

# Biología

Conceptos y Aplicaciones, 8a. Ed.

Starr • Evers • Starr

# ¡Obtén más beneficios a partir de tu inversión!

Cada libro de texto que compras es una importante inversión para tu futuro, y cuando esos libros son de Cengage Learning, puedes estar seguro de que obtendrás el mayor valor por tu dinero, porque cada libro que publicamos refleja nuestro continuo compromiso con tu éxito. Desde mejores características en el texto hasta nuestras herramientas interactivas en línea, siempre nos esforzamos para ayudar a que aprendas más en menos tiempo y a obtener las calificaciones que deseas.

- **Sitios web complementarios con textos específicos** puedes encontrar este texto en el sitio [www.cengage.com/biology/starr](http://www.cengage.com/biology/starr))
- **eBooks/eChapters** que te permiten acceder al material que buscas desde cualquier computadora y en cualquier momento.
- **Guías impresas de estudio** con herramientas de preparación para los exámenes capítulo por capítulo.



Tú decides si compras o rentas, así ¡ahorras!

## CENGAGE **brain**.com\*

Obtén la mejor calificación en el menor tiempo posible

Visita [www.CengageBrain.com](http://www.CengageBrain.com) para acceder a más de 10000 herramientas digitales, impresas y audios.

\* Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



# Biología

Conceptos y Aplicaciones 8a. Ed.







# Biología

## Conceptos y Aplicaciones 8a. Ed.

Cecie Starr  
Christine A. Evers  
Lisa Starr

### Traducción

**Dr. Eugenio De la Mora Lugo**  
Universidad Nacional Autónoma de México.

**Dr. José Alberto Camas Reyes**  
Lab. Biol. Sistemas y Biol. Sintética. Dpto. Ingeniería Genética.  
Cinvestav-Irapuato.

**Biol. Lorena M. L. López Sánchez**  
Unidad de Microscopía. Instituto de Neurobiología, Juriquilla, UNAM.

**Ing. Biomédico. Efrén Alatorre Miguel**  
Laboratorio de Neurofisiología, División de Investigación,  
Instituto Nacional de Rehabilitación.

**Quím. María Teresa Aguilar Ortega**  
Facultad de Química, UNAM.

**Dr. Francisco Enrique Gómez Rodríguez**  
Departamento de Fisiología de la Nutrición. Instituto Nacional  
de Ciencias Médicas y Nutrición Salvador Zubirán.

**Mtro. Carlos Alberto Cruz Martínez**  
Traductor profesional

**Lic. Ángel Guillermo Serrano Calvo**  
Traductor profesional

### Revisión técnica

**Dra. Leonor Oñate Ocaña**  
Posgrado en Ciencias de la Facultad de Ciencias, UNAM.  
Comunidad Montessori, A.C.

**M. en C. Juan Hernández Delgado**  
Escuela Nacional Preparatoria núm. 6, UNAM.



**Biología. Conceptos y Aplicaciones, 8a. Ed.**  
Cecie Starr, Christine A. Evers y Lisa Starr.

**Presidente de Cengage Learning  
Latinoamérica:**  
Fernando Valenzuela Migoya

**Director Editorial, de Producción y de  
Plataformas Digitales para Latinoamérica:**  
Ricardo H. Rodríguez

**Gerente de Procesos para Latinoamérica:**  
Claudia Islas Licona

**Gerente de Manufactura para  
Latinoamérica:**  
Raúl D. Zendejas Espejel

**Gerente Editorial de Contenidos en Español:**  
Pilar Hernández Santamarina

**Gerente de Proyectos Especiales:**  
Luciana Rabuffetti

**Coordinador de Manufactura:**  
Rafael Pérez González

**Editora:**  
Abril Vega Orozco

**Diseño de portada:**  
John Walker

**Imagen de portada:**  
Puma de Florida (*Puma concolor coryi*). Una población de unos cien individuos es todo lo que queda en el sur de Florida de esta subespecie que una vez se distribuyó a lo largo del sureste de Estados Unidos (© James Baloy/Getty Images).

**Composición tipográfica:**  
Ivokar creativa

© D.R. 2013 por Cengage Learning Editores, S.A. de C.V., una Compañía de Cengage Learning, Inc.  
Corporativo Santa Fe  
Av. Santa Fe núm. 505, piso 12  
Col. Cruz Manca, Santa Fe  
C.P. 05349, México, D.F.  
Cengage Learning® es una marca registrada usada bajo permiso.

DERECHOS RESERVADOS. Ninguna parte de este trabajo amparado por la Ley Federal del Derecho de Autor, podrá ser reproducida, transmitida, almacenada o utilizada en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea gráfico, electrónico o mecánico, incluyendo, pero sin limitarse a lo siguiente: fotocopiado, reproducción, escaneo, digitalización, grabación en audio, distribución en Internet, distribución en redes de información o almacenamiento y recopilación en sistemas de información a excepción de lo permitido en el Capítulo III, Artículo 27 de la Ley Federal del Derecho de Autor, sin el consentimiento por escrito de la Editorial.

Traducido del libro *Biology: Concepts and Applications*, Eighth Edition. Cecie Starr, Christine A. Evers and Lisa Starr.  
Publicado en inglés por Brooks/Cole, una compañía de Cengage Learning ©2011  
ISBN: 978-1-4390-4673-9

Datos para catalogación bibliográfica:  
Starr, Cecie, Christine A. Evers y Lisa Starr.  
Biología. Conceptos y Aplicaciones, 8a. Ed.  
ISBN 13: 978-607-481-927-4

Visite nuestro sitio en:  
<http://latinoamerica.cengage.com>



# CONTENIDO BREVE

## INTRODUCCIÓN

- 1 Invitación a la biología

## UNIDAD 1 PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

- 2 Bases químicas de la vida
- 3 Moléculas de la vida
- 4 Estructura de la célula
- 5 Fundamentos del metabolismo
- 6 Fotosíntesis: el comienzo
- 7 Cómo liberan energía química las células

## UNIDAD 2 GENÉTICA

- 8 Estructura y función del ADN
- 9 Del ADN a la proteína
- 10 Regulación génica
- 11 Cómo se reproducen las células
- 12 Meiosis y reproducción sexual
- 13 Observación de patrones en caracteres heredados
- 14 Herencia humana
- 15 Biotecnología

## UNIDAD 3 PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

- 16 Evidencias de la evolución
- 17 Proceso evolutivo
- 18 Origen de la vida y evolución temprana

## UNIDAD 4 EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

- 19 Virus, bacterias y arqueas
- 20 Protistas
- 21 Evolución vegetal

- 22 Hongos
- 23 Animales I: Grupos mayores de invertebrados
- 24 Animales II: Cordados

## UNIDAD 5 CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS

- 25 Tejidos vegetales
- 26 Nutrición y transporte vegetal
- 27 Reproducción y desarrollo vegetal

## UNIDAD 6 CÓMO FUNCIONAN LOS ANIMALES

- 28 Tejidos, órganos y sistemas animales
- 29 Control neural
- 30 Percepción sensorial
- 31 Regulación endocrina
- 32 Soporte estructural y movimiento
- 33 Circulación
- 34 Inmunidad
- 35 Respiración
- 36 Digestión y nutrición humanas
- 37 Ambiente interno
- 38 Reproducción y desarrollo

## UNIDAD 7 PRINCIPIOS DE ECOLOGÍA

- 39 Comportamiento animal
- 40 Ecología de poblaciones
- 41 Ecología de comunidades
- 42 Ecosistemas
- 43 Biosfera
- 44 Efectos humanos sobre la biosfera



# CONTENIDO DETALLADO

## INTRODUCCIÓN

### 1 Invitación a la biología

- 1.1 Vida secreta de la Tierra 3
- 1.2 La ciencia de la Naturaleza 4
  - La vida es más que la suma de sus partes 4
  - Patrón en la organización de la vida 4
- 1.3 ¿En qué se asemejan los seres vivos? 6
  - Los organismos requieren energía y nutrientes 6
  - Los organismos perciben y responden al cambio 7
  - Los organismos utilizan ADN 7
- 1.4 Cómo se diferencian los seres vivos 8
- 1.5 Organización de la información sobre las especies 10
  - Una rosa con otro nombre 10
- 1.6 La naturaleza de la ciencia 12
  - Pensar acerca de pensar 12
  - Cómo funciona la ciencia 12
- 1.7 Ejemplos de experimentos biológicos 14
  - Papas fritas y dolor estomacal 14
  - Mariposas y aves 14
- 1.8 Formular preguntas útiles 16
  - Problema con las tendencias 16
  - Problemas con la probabilidad 16
  - Problemas con la tendencia o sesgo 17
- 1.9 La filosofía de la ciencia 18
  - Acerca de la palabra “teoría” 18
  - Límites de la ciencia 18

- La vida secreta de la Tierra (una vez más) 19

## UNIDAD 1 PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

### 2 Bases químicas de la vida

- 2.1 Incremento del mercurio 23
- 2.2 Comienzo con los átomos 24
  - Isótopos y radioisótopos 25
- 2.3 Importancia de los electrones 26
  - Niveles de energía 26

Intercambio de electrones 27

Compartiendo electrones 27

#### 2.4 Por qué interactúan los átomos 28

Enlaces iónicos 28

Enlaces covalentes 28

Enlaces o puentes de hidrógeno 29

#### 2.5 Propiedades del agua para la vida 30

Cada molécula de agua es polar 30

Agua, magnífico disolvente 30

Cohesión 31

Agua, estabilizador de la temperatura 31

#### 2.6 Ácidos y bases 32

- Incremento del mercurio (una vez más) 33

### 3 Moléculas de la vida



#### 3.1 Miedo a freír 37

#### 3.2 Moléculas de la vida: de la estructura a la función 38

Grupos funcionales 38

Qué hacen las células con los compuestos orgánicos 39

#### 3.3 Carbohidratos 40

Azúcares simples 40

Carbohidratos de cadena corta 40

Carbohidratos complejos 40

#### 3.4 Lípidos 42

Grasas 42

Fosfolípidos 43

Ceras 43

Esteroides 43

#### 3.5 Proteínas: diversidad de estructura y función 44

Aminoácidos 44

Formación de proteínas 44

Estructura de las proteínas 44

#### 3.6 Importancia de la estructura proteínica 46

#### 3.7 Ácidos nucleicos 47

- Miedo a freír (una vez más) 47

### 4 Estructura de la célula

#### 4.1 Temas para meditar 51

#### 4.2 ¿Qué es exactamente una célula? 52

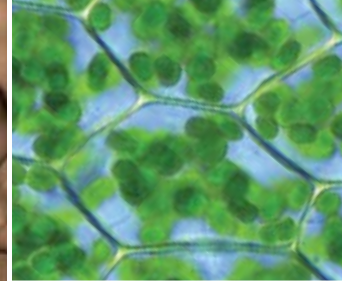
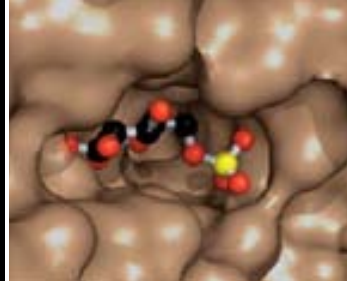
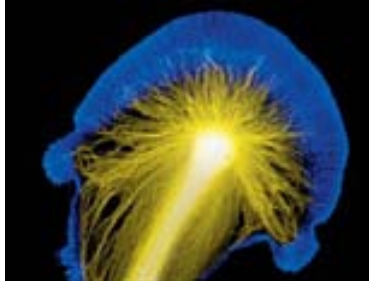
Rasgos comunes a todas las células 52

Restricciones para el tamaño de la célula 52

Teoría celular 53







- 4.3 Observación de las células 54
- 4.4 Estructura y funcionamiento de la membrana 56
  - Proteínas de membrana 56
  - Variaciones del modelo 57
- 4.5 Introducción a las bacterias y las arqueas 58
  - Biocapas 59
- 4.6 Introducción a las células eucariontes 60
- 4.7 Núcleo 61
- 4.8 Sistema de endomembranas 62
  - Retículo endoplásmico 62
  - Variación de vesículas 62
  - Aparato de Golgi 63
- 4.9 Mitocondrias y plástidos 64
  - Mitocondrias 64
  - Cloroplastos y otros plástidos 65
- 4.10 Citoesqueleto dinámico 66
- 4.11 Especializaciones de la superficie celular 68
  - Matrices entre las células y alrededor de ellas 68
  - Uniones celulares 69
- 4.12 Resumen visual de los componentes de la célula eucarionte 70
- 4.13 Naturaleza de la vida 71
- Temas para meditar (una vez más) 71
- 5 Fundamentos del metabolismo**
- 5.1 Brindemos por la deshidrogenasa alcohólica 75
- 5.2 La energía y el mundo de los seres vivos 76
  - La energía se dispersa 76
  - El flujo unidireccional de la energía 76
- 5.3 La energía en las moléculas de la vida 78
  - Entrada y salida de energía 78
  - Por qué la Tierra no se incendia 78
  - ATP: la moneda energética de la célula 79
- 5.4 ¿Cómo funcionan las enzimas? 80
  - Ayudan a los sustratos a unirse 80
  - Orientar los sustratos en posiciones que favorecen la reacción 80
  - Inducción de un ajuste entre la enzima y el sustrato 80
  - Expulsión de las moléculas de agua 81
  - Efectos de la temperatura, el pH y la salinidad 81
  - Ayuda de cofactores 81
- 5.5 El metabolismo: reacciones organizadas y mediadas por enzima 82
  - Tipos de rutas metabólicas 82
  - Controles del metabolismo 82
  - Reacciones redox 83
- 5.6 Desplazamiento de iones y moléculas 84
  - Difusión a través de membranas 84
  - Turgencia 85
- 5.7 Mecanismos para atravesar la membrana 86
  - Transporte pasivo 86
  - Transporte activo 86
- 5.8 Tráfico de membrana 88
- Brindemos por la deshidrogenasa alcohólica (una vez más) 89
- 6 Fotosíntesis: el comienzo**
- 6.1 Energía verde 93
- 6.2 Luz solar como fuente de energía 94
  - Propiedades de la luz 94
  - Pigmentos: en busca del arcoíris 94
- 6.3 Exploración del arcoíris 96
- 6.4 Generalidades acerca de la fotosíntesis 97
- 6.5 Reacciones dependientes de la luz 98
  - Captura de luz para la fotosíntesis 98
  - Ruta no cíclica 98
  - Reemplazo de electrones perdidos 98
  - Captación de la energía de los electrones 98
  - Ruta cíclica 99
- 6.6 Flujo de energía en la fotosíntesis 100
- 6.7 Reacciones independientes de la luz: la fábrica de azúcar 101
- 6.8 Adaptaciones: diferentes rutas para la fijación del carbono 102
- Energía verde (una vez más) 103
- 7 Cómo liberan energía química las células**
- 7.1 Cuando las mitocondrias funcionan mal 107
- 7.2 Obtención de la energía de los carbohidratos 108
  - Evolución de la atmósfera de la Tierra 108
  - Rutas metabólicas de descomposición de los carbohidratos 108

- 7.3 Glucólisis: empieza la descomposición de la glucosa 110
- 7.4 Segunda etapa de la respiración aerobia 112  
Ciclo de Krebs 112
- 7.5 El gran rendimiento de energía de la respiración aerobia 114  
Fosforilación acoplada al transporte de electrones 114  
En resumen: la cosecha de energía 115
- 7.6 Rutas de la fermentación 116  
Fermentación alcohólica 116  
Fermentación láctica 116
- 7.7 Fuentes alternativas de energía en el cuerpo 118  
Energía a partir de las grasas 119  
Energía a partir de las proteínas 119
- Cuando las mitocondrias funcionan mal (una vez más) 119

## UNIDAD 2 GENÉTICA

### 8 Estructura y función del ADN

- 8.1 Clones dorados de un perro heroico 123
- 8.2 Cromosomas eucariontes 124  
Número cromosómico 124  
Tipos de cromosomas 125
- 8.3 Descubrimiento de la función del ADN 126  
Primeras pistas desconcertantes 126  
Confirmación de la función del ADN 127
- 8.4 Descubrimiento de la estructura del ADN 128  
Bloques de construcción del ADN 128  
Secuencia de apareamiento de bases del ADN 129
- 8.5 Gloria y fama 130
- 8.6 Replicación y reparación del ADN 130  
Procesos de corrección de errores 131
- 8.7 Utilización de ADN para duplicar mamíferos actuales 132
- Clones dorados de un perro heroico (una vez más) 133

### 9 Del ADN a la proteína

- 9.1 Ricina y tus ribosomas 137
- 9.2 Naturaleza de la información genética 138  
Conversión de un gen en ARN 138  
Conversión de ARNm en proteína 138
- 9.3 Transcripción 140  
Modificaciones postranscripcionales 141

- 9.4 ARN y el código genético 142  
ARNr y ARNt: los traductores 143
- 9.5 Traducción del código: del ARN a la proteína 144
- 9.6 Genes mutados y sus productos proteicos 146  
¿Qué causa las mutaciones? 147
- Ricina y tus ribosomas (una vez más) 148

### 10 Regulación génica

- 10.1 Entre tú y la eternidad 151
- 10.2 Expresión génica en células eucariontes 152  
Regulación de la transcripción 152  
Procesamiento del ARNm 153  
Transporte del ARNm 153  
Regulación traduccional 153  
Modificación postraduccional 153
- 10.3 Hay una mosca en mi investigación 154  
Genes homeóticos 154  
Afinando detalles del plan corporal 155
- 10.4 Algunas consecuencias de la regulación génica 156  
Inactivación del cromosoma X 156  
Determinación del sexo masculino en humanos 156  
Formación floral 157
- 10.5 Regulación génica en bacterias 158  
El operón lactosa 158  
Intolerancia a la lactosa 159
- Entre tú y la eternidad (una vez más) 159

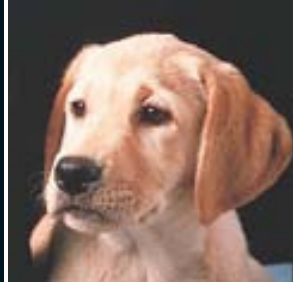
### 11 Cómo se reproducen las células

- 11.1 Células inmortales de Henrietta 163
- 11.2 Multiplicación por división 164  
Vida de una célula 164  
Imagen más detallada de la división celular 165
- 11.3 Mitosis 166
- 11.4 Citocinesis: división del citoplasma 168
- 11.5 Controles sobre la división celular 169
- 11.6 Cáncer: cuando se ha perdido el control 170
- Células inmortales de Henrietta (una vez más) 171

### 12 Meiosis y reproducción sexual

- 12.1 ¿Por qué existe el sexo? 175
- 12.2 La meiosis divide el número cromosómico a la mitad 176  
Introducción a alelos 176  
En qué consiste la meiosis 176
- 12.3 Procesos de la meiosis 178





Meiosis I 178

Meiosis II 179

#### 12.4 Cómo la meiosis introduce variaciones en los caracteres 180

Entrecruzamiento en la profase I 180

Segregación de cromosomas en los gametos 180

#### 12.5 De los gametos a la descendencia 182

Formación de gametos en las plantas 182

Formación de gametos en los animales 182

Fertilización 182

#### 12.6 Mitosis y meiosis: ¿una conexión ancestral? 184

### ■ ¿Por qué existe el sexo? (una vez más) 185

## 13 Observación de patrones en caracteres heredados

#### 13.1 Amenaza de la mucosa 189

#### 13.2 Mendel, los chícharos o guisantes y los patrones de la herencia 190

Enfoque experimental de Mendel 190

Herencia en términos modernos 191

#### 13.3 Ley de la segregación de Mendel 192

#### 13.4 Ley de la distribución independiente de Mendel 194

Contribución de entrecruzamientos 195

#### 13.5 Más allá de la dominancia simple 196

Codominancia 196

Dominancia incompleta 196

Epistasia 197

Pleiotropía 197

#### 13.6 Variación compleja de los caracteres 198

Variación continua 198

Efectos ambientales sobre el fenotipo 198

### ■ Amenaza de la mucosa (una vez más) 199

## 14 Herencia humana

#### 14.1 Tonos de piel 203

#### 14.2 Análisis genético humano 204

Tipos de variación genética 204

#### 14.3 Patrones de herencia autosómica 206

Patrón autosómico dominante 206

Patrón autosómico recesivo 207

#### 14.4 Patrones de herencia ligados al cromosoma X 208

Daltonismo al rojo y verde 208

Hemofilia A 209

Distrofia muscular de Duchenne 209

#### 14.5 Cambios heredables en la estructura de los cromosomas 210

Duplicación 210

Deleción 210

Inversión 210

Traslocación 210

Cambios cromosómicos en la evolución 211

#### 14.6 Cambios hereditarios en el número cromosómico 212

Modificaciones autosómicas y síndrome de Down 212

Cambios en el número cromosómico sexual 212

Anormalidades en el cromosoma femenino 212

Anormalidades en el cromosoma masculino 213

#### 14.7 Análisis genético 214

Diagnóstico prenatal 214

Diagnósticos previos a la implantación 215

### ■ Tonos de piel (una vez más) 215

## 15 Biotecnología

#### 15.1 Análisis personalizado de ADN 219

#### 15.2 Clonación de ADN 220

Clonación de ADNc 221

#### 15.3 De pajares a agujas 222

Aislamiento de los genes 222

PCR 222

#### 15.4 Secuenciación de ADN 224

El proyecto genoma humano 225

#### 15.5 Genómica 226

Perfil por ADN 226

#### 15.6 Ingeniería genética 228

#### 15.7 Plantas diseñadas 228

#### 15.8 Corrales biotecnológicos 230

Bloqueo de genes y fábricas de órganos 230

#### 15.9 Asuntos de seguridad 231

#### 15.10 Humanos modificados genéticamente 232

### ■ Análisis personalizado del ADN (una vez más) 233

## UNIDAD 3 PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

### 16 Evidencias de la evolución

- 16.1 Reflexiones sobre un pasado remoto 237
- 16.2 Creencias antiguas, descubrimientos que crearon confusión 238
- 16.3 Ráfaga de nuevas teorías 240
  - Nuevas evidencias, viejas creencias 240
  - Darwin y el HMS *Beagle* 240
- 16.4 Darwin, Wallace y la selección natural 242
  - Huesos antiguos y armadillos 242
  - Concepto clave: la variación en los caracteres 242
  - Las grandes mentes piensan igual 243
- 16.5 Fósiles: evidencia de vida antigua 244
  - Registro fósil 244
  - Datación radiométrica 245
- 16.6 Poner el tiempo en perspectiva 246
- 16.7 Deriva continental y formación de mares 248
- 16.8 Similitudes en forma y función 250
  - Divergencia morfológica 250
  - Convergencia morfológica o analogías 251
- 16.9 Similitudes en los patrones del desarrollo 252
  - Genes similares en las plantas 252
  - Comparación del desarrollo en los animales 252
    - Por siempre joven 253
- Reflexiones sobre un pasado remoto (una vez más) 253

### 17 Proceso evolutivo

- 17.1 Ascenso de las súper ratas 257
- 17.2 Las poblaciones evolucionan, los individuos no 258
  - Variación en las poblaciones 258
  - Visión evolutiva de las mutaciones 258
  - Frecuencias alélicas 259
- 17.3 Acercamiento al equilibrio génico 260
  - La fórmula de Hardy-Weinberg 260
  - Aplicaciones de la regla 261
- 17.4 Patrones de selección natural 261
- 17.5 Selección direccional 262
  - Polillas del abedul 262
  - Ratones abazón 262
  - Resistencia a los antibióticos 263
- 17.6 Selección estabilizadora y disruptiva 264
  - Selección estabilizadora 264
  - Selección disruptiva 265

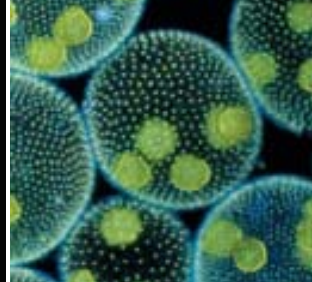
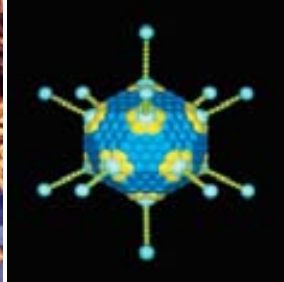
- 17.7 Fomento de la diversidad 266
  - Apareamiento no aleatorio 266
  - Polimorfismo balanceado 267
- 17.8 Deriva génica 268
  - Cuellos de botella 268
- 17.9 Flujo génico 269
- 17.10 Aislamiento reproductivo 270
  - Mecanismos de aislamiento reproductivo 270
    - Aislamiento temporal 270
    - Aislamiento mecánico 270
    - Aislamiento ecológico 270
    - Aislamiento conductual 271
    - Incompatibilidad de gametos 271
    - Inviabilidad del híbrido 271
    - Esterilidad del híbrido 271
- 17.11 Especiación alopátrica 272
  - Especiación en los archipiélagos 272
- 17.12 Especiación simpátrica y parapátrica 274
  - Especiación simpátrica 274
  - Especiación parapátrica 275
- 17.13 Macroevolución 276
  - Patrones de la macroevolución 276
    - Estasis 276
    - Extinciones en masa 276
    - Radiación adaptativa 276
    - Coevolución 277
    - Teoría evolutiva 277
- 17.14 Filogenia 278
  - Clasificación contra agrupamiento 278
  - Cómo utilizamos la biología evolutiva 278

- Ascenso de las súper ratas (una vez más) 279

### 18 Origen de la vida y evolución temprana

- 18.1 En busca de la vida 283
- 18.2 Origen de la Tierra y condiciones tempranas 284
  - Del *big bang* a la Tierra temprana 284
  - Condiciones sobre la primitiva Tierra 284
- 18.3 Origen de los bloques de construcción de la vida 285
  - Reacciones atmosféricas estimuladas por los rayos 285
  - Reacciones en los respiraderos hidrotermales 285
  - Envío desde el espacio 285
- 18.4 De polímeros a células 286
  - Pasos en el camino hacia la vida 286
  - Origen del metabolismo 286
  - Origen de la membrana celular 286
  - Origen del genoma 287





- 18.5 Evolución temprana de la vida 288
  - Origen de las bacterias y de las arqueas 288
  - Efectos del incremento de oxígeno 288
  - Surgimiento de los eucariontes 289
- 18.6 Evolución de los organelos 290
  - Origen del núcleo 290
  - Mitocondrias y cloroplastos 290
  - Evidencia adicional de la endosimbiosis 291
- 18.7 Línea del tiempo del origen y evolución de la vida 292
- En busca de la vida (una vez más) 294

## UNIDAD 4 EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

### 19 Virus, bacterias y arqueas

- 19.1 Evolución de una enfermedad 297
- 19.2 Estructura y función viral 298
  - Características y diversidad virales 298
  - Replicación viral 298
    - Replicación de bacteriófagos 298
    - Replicación del VIH 298
- 19.3 Efectos de los virus sobre la salud humana 300
  - Enfermedades virales comunes 300
  - Enfermedades virales emergentes 300
    - Fiebre del Nilo occidental 300
    - SARS 300
    - Influenza H5N1 y H1N1 300
- 19.4 Viroides: pequeños patógenos de plantas 301
- 19.5 Estructura y función de las bacterias 302
  - Tamaño, estructura y movilidad celulares 302
  - Abundancia y diversidad metabólica 302
- 19.6 Reproducción bacteriana e intercambio genético 303
  - Transferencia horizontal de genes 303
- 19.7 Diversidad bacteriana 304
  - Bacterias amantes del calor 304
  - Cianobacterias productoras de oxígeno 304
  - Gran diversidad en las proteobacterias 304
  - Bacterias Gram-positivas de paredes gruesas 304
  - Espiroquetas helicoidales 305
  - Clamidas parásitas 305

- 19.8 Arqueas 306
  - Descubrimiento del tercer dominio 306
  - Diversidad arqueana 306
- Evolución de una enfermedad (una vez más) 307

### 20 Protistas

- 20.1 Floraciones algales nocivas 311
- 20.2 Una colección de linajes 312
- 20.3 Protozoarios flagelados 313
- 20.4 Protozoarios con concha 314
- 20.5 Alveolados 314
  - Dinoflagelados 314
  - Ciliados 315
  - Apicomplejos 315
- 20.6 Mosquitos nocturnos y malaria 316
- 20.7 Estramenópilos o heterokonta 317
- 20.8 Algas rojas y algas verdes 318
  - Algas rojas, habitantes de las profundidades 318
  - Algas verdes 318
  - Conexión evolutiva con las plantas terrestres 319
- 20.9 Amebozoarios 320
  - Amebas solitarias 320
  - Mohos mucilaginosos 320
- Floraciones algales nocivas (una vez más) 321

### 21 Evolución vegetal

- 21.1 En defensa de los árboles 325
- 21.2 Tendencias adaptativas entre las plantas 326
  - Adaptaciones estructurales a la vida terrestre 326
  - Ciclo de vida de las plantas 326
  - Polen y semillas 327
- 21.3 Briofitas 328
  - Características de las briofitas 328
  - Musgos 329
  - Hepáticas y antoceros 329
- 21.4 Plantas vasculares sin semilla 330
  - Licopodiofitas 330
  - Colas de caballo y juncos 330
  - Helechos: las plantas sin semilla más diversas 330



- 21.5 Historia de las plantas vasculares 332
  - De plantas diminutas a bosques de carbón 332
  - Surgimiento de las plantas con semilla 332
- 21.6 Gimnospermas: plantas con semillas desnudas 334
  - Coníferas 334
  - Gimnospermas menos ilustres 334
  - Ciclo de vida representativo 334
- 21.7 Angiospermas: plantas con flor 336
  - Características y diversidad de las angiospermas 336
  - Linajes más importantes 336
  - Ciclo de vida representativo 336
- 21.8 Importancia ecológica y económica de las angiospermas 338
  - En defensa de los árboles (una vez más) 339

## 22 Hongos

- 22.1 Hongos de altos vuelos 343
- 22.2 Características y diversidad fúngicas 344
  - Estructura y función 344
  - Ciclos de vida 344
  - Diversidad fúngica 344
- 22.3 Quitridios, zigomicetos y parientes 345
  - Quitridios 345
  - Zigomicetos 345
  - Glomeromicetos 345
- 22.4 Ascomicetos 346
  - Ciclo de vida 346
  - Muestreo de la diversidad 346
- 22.5 Basidiomicetos 347
- 22.6 Asociaciones fúngicas 348
  - Líquenes 348
  - Micorrizas: hongos + raíces 348
- 22.7 Los hongos patógenos 349
  - Patógenos vegetales 349
  - Patógenos humanos 349
- Hongos de altos vuelos (una vez más) 349

## 23 Animales I: Grupos mayores de invertebrados

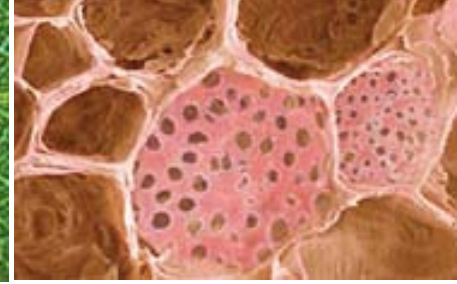
- 23.1 Genes antiguos, nuevos medicamentos 353
- 23.2 Características y tendencias de los animales 354
  - ¿Qué es un animal? 354
  - Evolución de los planes corporales animales 354
- 23.3 Origen animal y radiaciones tempranas 356
  - Origen colonial 356
  - El animal más sencillo 356
  - Evidencia fósil 356

- 23.4 Esponjas 357
  - Características generales 357
  - Reproducción 357
- 23.5 Cnidarios 358
  - Características generales 358
  - Ciclos de vida y diversidad de los cnidarios 358
  - Decaimiento de los corales, ascenso de las medusas 359
- 23.6 Platelminetos 360
  - Estructura de un platelminto de vida libre 360
  - Tremátodos y céstodos: parásitos 361
- 23.7 Anélidos 362
  - Poliquetos marinos 362
  - Sanguijuelas 362
  - Lombrices de tierra: oligoquetos que se entierran 362
- 23.8 Moluscos 364
  - Gasterópodos 364
  - Bivalvos 364
  - Cefalópodos 365
- 23.9 Nemátodos 366
- 23.10 Claves de la diversidad de artrópodos 367
  - Grupos principales 367
  - Adaptaciones clave de los artrópodos 367
    - Exoesqueleto endurecido 367
    - Apéndices articulados 367
    - Segmentos modificados 367
    - Estructuras respiratorias 367
    - Especializaciones sensoriales 367
    - Etapas especializadas del desarrollo 367
- 23.11 Arañas y sus parientes 368
- 23.12 Crustáceos 369
- 23.13 Características y diversidad de los insectos 370
  - Características distintivas 370
  - Diversidad y abundancia 370
- 23.14 La importancia de los insectos 372
  - Servicios ecológicos 372
  - Competencia por los cultivos 372
  - Vectores de enfermedades 372
- 23.15 Equinodermos 373
  - Genes antiguos, nuevos medicamentos (una vez más) 373

## 24 Animales II: Cordados

- 24.1 Ventanas hacia el pasado 377
- 24.2 Herencia de los cordados 378
  - Características de los cordados 378
  - Cordados invertebrados 378
  - Visión general de la evolución de los cordados 378





- 24.3 Peces 380
  - Peces sin mandíbula 380
  - Peces con mandíbula 380
    - Peces cartilaginosos 380
    - Peces óseos 381
- 24.4 Anfibios: los primeros tetrápodos 382
  - Conquista de la tierra 382
  - Anfibios modernos 382
  - Declinación de la diversidad de anfibios 383
- 24.5 Evolución de los amniotas 384
- 24.6 Reptiles distintos de las aves 385
  - Principales grupos 385
    - Lagartijas y serpientes 385
    - Tortugas 385
    - Cocodrilos 385
- 24.7 Aves: reptiles emplumados 386
- 24.8 Mamíferos: productores de leche 387
  - Caracteres de los mamíferos 387
  - Tres linajes de mamíferos 387
- 24.9 Características y tendencias evolutivas de los primates 388
  - Tendencias clave en la evolución de los primates 388
- 24.10 Surgimiento de los primeros humanos 390
  - Primeros homínidos 390
  - Primeros humanos 390
- 24.11 Surgimiento de los humanos modernos 392
  - Ramificaciones del linaje humano 392
  - ¿En dónde se originaron los humanos? 392
    - Modelo multirregional 392
    - Modelo de reemplazo 392
  - Nuevos horizontes 393
- Ventanas hacia el pasado (una vez más) 393

- Generalidades sobre los sistemas de tejidos vegetales 398
- Dicotiledóneas y monocotiledóneas 399
- Introducción a los meristemos 399

- 25.3 Componentes de los tejidos vegetales 400
  - Tejidos simples 400
  - Tejidos complejos 400
    - Tejidos dérmicos 400
    - Tejidos fundamentales 401
    - Tejidos vasculares 401
- 25.4 Brotes primarios 402
  - Estructura interna de los tallos 402
  - Crecimiento primario de un tallo 403
- 25.5 Acercamiento a las hojas 404
  - Similitudes y diferencias 404
  - Estructura fina 404
    - Epidermis 404
    - Mesófilo 405
    - Nervadura: los haces vasculares de las hojas 405
- 25.6 Raíces primarias 406
  - Sistemas de raíces 406
  - Estructura interna de las raíces 407
- 25.7 Crecimiento secundario 408
- 25.8 Variaciones de los tallos 410
  - Estolones 410
  - Rizomas 410
  - Bulbos 410
  - Cormos 410
  - Tubérculos 410
  - Cladodios 410
- 25.9 Anillos de los árboles y viejos secretos 411
  - Los bosques como sumideros de carbono (una vez más) 411

## UNIDAD 5 CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS

### 25 Tejidos vegetales

- 25.1 Los bosques como sumideros de carbono 397
- 25.2 Organización del cuerpo vegetal 398
  - El plan básico del cuerpo 398

### 26 Nutrición y transporte vegetal

- 26.1 Fantásticos equipos de limpieza verde 415
- 26.2 Nutrientes vegetales y el suelo 416
  - Nutrientes vegetales 416
  - Propiedades del suelo 416
    - Cómo se forman los suelos 417
- 26.3 ¿Cómo las raíces absorben el agua y las sales minerales? 419
  - Especializaciones de las raíces 418

Pelos radiculares 418  
Micorrizas 418  
Nódulos radiculares 418  
Control sobre la captación 418

26.4 Movimiento del agua dentro de las plantas 420  
Teoría de la tensión-cohesión 420

26.5 Adaptaciones de las hojas y los tallos para  
conservar el agua 422  
Cutícula 422  
Estomas 422

26.6 Movimiento de los compuestos orgánicos  
en las plantas 424  
Teoría del flujo por presión 424

■ Fantásticos equipos de limpieza verde  
(una vez más) 425

## 27 Reproducción y desarrollo vegetal

27.1 Situación difícil para las abejas melíferas 429

27.2 Estructuras reproductivas de las plantas con flores 430  
Anatomía de una flor 430  
Polinizadores 431

27.3 Comienza una nueva generación 432

27.4 De los cigotos a las semillas y los frutos 434  
Formación del esporofito embrionario 434  
Frutos 434

27.5 Reproducción asexual en las plantas 435

27.6 Patrones de desarrollo en las plantas 436  
Desarrollo de la planta 437

27.7 Hormonas vegetales y otras moléculas  
de señalización 439  
Hormonas vegetales 438

Giberelinas 438

Auxinas 438

Ácido abscísico 439

Citocininas 439

Etileno 439

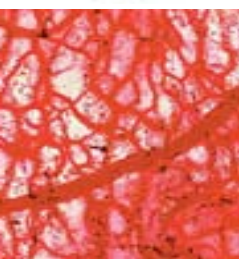
Otras moléculas de señalización 439

27.8 Ajustando la dirección y la tasa de crecimiento 440  
Respuestas a la gravedad 440  
Respuestas a la luz 440  
Respuestas al contacto 441

27.9 Percepción de cambios ambientales recurrentes 442  
Relojes biológicos 442  
Ajuste del reloj 442  
¿Cuándo florecer? 442

27.10 Defensas vegetales 444  
Senescencia 444

■ Situación difícil para las abejas melíferas  
(una vez más) 445



## 28 Tejidos, órganos y sistemas animales

28.1 Células madre 449

28.2 Organización del cuerpo de los animales 450  
Niveles de organización 450  
El ambiente interno 450  
Evolución de la estructura de los animales 451

28.3 Tejido epitelial 452  
Características generales 452  
Tipos de epitelio 452  
Carcinomas: células cancerosas epiteliales 453

28.4 Tejidos conectivos 454  
Tejidos conectivos blandos 454  
Tejido conectivo especializado 454

28.5 Tejido muscular 456  
Músculo esquelético 456  
Músculo cardíaco 456  
Músculo liso 456

28.6 Tejido nervioso 457

28.7 Órganos y sistemas de órganos 458  
Órganos en cavidades corporales 458  
Sistemas de órganos de los vertebrados 458

28.8 Descripción detallada de un órgano: la piel  
humana 460  
Estructura de la piel 460  
Efectos de la luz solar en la piel 461  
Efectos de la edad 461  
Cultivo de piel 461

28.9 Actividades integradas 462  
Detección y respuesta al cambio 462  
Control de la temperatura corporal por retroalimentación  
negativa 462  
Comunicación intercelular 463

■ Células madre (una vez más) 463

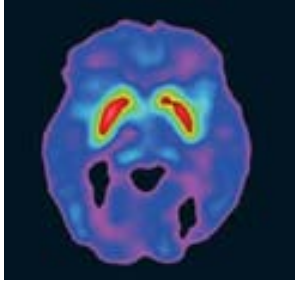
## 29 Control neural

29.1 En busca del éxtasis 467

29.2 Evolución de los sistemas nerviosos 468  
Red nerviosa de los cnidarios 468  
Invertebrados cefalizados bilaterales 468  
Sistema nervioso de los vertebrados 469

29.3 Neuronas: comunicadoras 470

29.4 Potenciales de membrana 471  
Potencial en reposo 471  
Potencial de acción 471



### 29.5 Un acercamiento a los potenciales de acción 472

Aproximación al umbral 472

Ley del todo o nada 472

Propagación a lo largo del axón 473

### 29.6 Comunicación química en las sinapsis 474

Envío de señales en la sinapsis 474

Eliminación del espacio 474

Integración sináptica 475

Diversidad de neurotransmisores y receptores 475

### 29.7 Alteración de señales: trastornos y fármacos 476

Trastornos neurológicos 476

Mal de Parkinson 476

Trastorno de déficit de atención con hiperactividad 476

Enfermedad de Alzheimer 476

Trastornos anímicos 476

Efectos de las drogas psicoactivas 476

Estimulantes 477

Analgésicos 477

Depresores 477

Alucinógenos 477

### 29.8 Sistema nervioso periférico 478

Haces de axones forman nervios 478

Divisiones somática y autónoma 478

### 29.9 Médula espinal 480

Estructura de la médula espinal 480

Actos reflejos 480

Lesión a la médula espinal y esclerosis múltiple 480

### 29.10 Cerebro de los vertebrados 482

Desarrollo y evolución del cerebro 482

Ventrículos y barrera hematoencefálica 482

Cerebro humano 482

### 29.11 Cerebro humano 484

Funciones de la corteza cerebral 484

Conexiones con el sistema límbico 484

Almacenamiento de recuerdos 485

### ■ En busca del éxtasis (una vez más) 485

## 30 Percepción sensorial

### 30.1 Dilema del tamaño de una ballena 489

### 30.2 Detección de estímulos y formación de percepciones 490

Excitación de las neuronas sensoriales 490

Fuentes de información acerca de un estímulo 490

Sensación y percepción 490

### 30.3 Sensaciones somáticas y viscerales 491

Corteza somatosensorial 491

Dolor 491

### 30.4 ¿Ves tú lo mismo que yo? 492

Requisitos para la visión 492

Ojo humano 492

Mecanismos de enfoque 493

### 30.5 La retina humana 494

### 30.6 Trastornos de la vista 495

Daltonismo 495

Falta de enfoque 495

Enfermedades relacionadas con la edad 495

### 30.7 Sentidos químicos 496

Sentido del olfato 496

Sentido del gusto 496

### 30.8 Equilibrio corporal 497

### 30.9 Detección de sonidos 498

Propiedades del sonido 498

Cómo escuchan los vertebrados 498

Pérdidas auditivas 499

### ■ Dilema del tamaño de una ballena (una vez más) 499

## 31 Regulación endocrina

### 31.1 Equilibrio hormonal 503

### 31.2 Sistema endocrino de los vertebrados 504

Mecanismos de señalización intercelular 504

Descubrimiento de las hormonas 504

Interacciones neuroendocrinas 504

### 31.3 Naturaleza de la acción hormonal 506

Recepción y transducción de señales y respuesta 506

Receptores intracelulares 506

Receptores en la membrana plasmática 506

Función y diversidad de los receptores 506

### 31.4 Hipotálamo y glándula hipófisis 508

Funcionamiento de la parte posterior de la hipófisis 508

Funcionamiento de la región anterior de la hipófisis 508

### 31.5 Fuentes y efecto de otras hormonas de los vertebrados 510

### 31.6 Tiroides y glándulas paratiroides 511

Control de funcionamiento tiroideo o retroalimentación 511

Glándulas paratiroides y niveles de calcio 511



- 31.7 Glándulas suprarrenales 512
  - Corteza suprarrenal 512
  - Médula suprarrenal 512
  - Salud, estrés y niveles elevados de cortisol 512
  - Insuficiencia suprarrenal 513
- 31.8 Hormonas pancreáticas 514
- 31.9 Diabetes 515
  - Diabetes tipo 1 515
  - Diabetes tipo 2 515
- 31.10 Gónadas, glándula pineal y timo 516
  - Gónadas 516
  - Glándula pineal 516
  - Timo 516
- 31.11 Hormonas en los invertebrados 517
  - Evolución de la diversidad de receptores 517
  - Control de la muda 517
- Equilibrio hormonal (una vez más) 517

## 32 Soporte estructural y movimiento

- 32.1 Músculos y miostatina 521
- 32.2 Esqueleto de los animales 522
  - Tipos de esqueletos 522
  - Características del endoesqueleto de los vertebrados 522
  - Esqueleto humano 523
- 32.3 Huesos y articulaciones 524
  - Estructura y funcionamiento de los huesos 524
  - Formación y recambio óseos 524
  - Sitio donde los huesos se unen: las articulaciones del esqueleto 525
- 32.4 Sistema musculoesquelético 526
  - Funciones del músculo esquelético 526
  - Tendones adoloridos o desgarrados 526
- 32.5 Cómo se contrae el músculo esquelético 528
  - Estructura del músculo esquelético 528
  - Modelo del filamento deslizante 528
- 32.6 De la señal a la respuesta 530
  - Control nervioso de la contracción 530
  - Unidades motoras y tensión muscular 530
  - Energía para la contracción 531
  - Tipos de fibras musculares 531
- 32.7 Músculos y salud 532
  - Efectos del ejercicio 532
  - Distrofia muscular 532
  - Trastornos de las neuronas motoras 533
  - Botulismo y tétanos 533
- Músculos y miostatina (una vez más) 533

## 33 Circulación

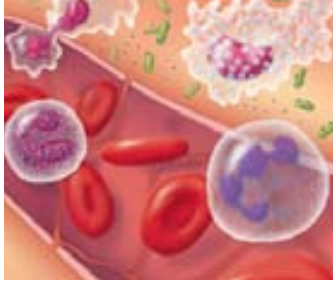
- 33.1 Y entonces mi corazón se detuvo 537

- 33.2 Sistemas de transporte interno 538
  - Sistemas circulatorios abierto y cerrado 538
  - Evolución de la circulación de los vertebrados 538
- 33.3 Sistema cardiovascular humano 540
- 33.4 Corazón humano 542
  - Estructura del corazón 542
  - Flujo hacia el corazón, a través de él y desde él 542
  - Ciclo cardíaco 542
  - Ritmo de la contracción 543
- 33.5 Características y funciones de la sangre 544
  - Funciones de la sangre 544
  - Volumen y composición de la sangre humana 544
    - Plasma 544
    - Glóbulos rojos 544
    - Glóbulos blancos 545
    - Plaquetas y hemostasia 545
- 33.6 Función y estructura de los vasos sanguíneos 546
  - Transporte rápido en las arterias 546
  - Ajuste del flujo en las arteriolas 546
  - Intercambios en los capilares 546
  - Regreso al corazón: vénulas y venas 546
- 33.7 Presión sanguínea 547
- 33.8 Intercambio en capilares 548
  - Desaceleración en capilares 548
  - Cómo las sustancias atraviesan las paredes capilares 548
- 33.9 Función venosa 549
  - Movimiento de la sangre hacia el corazón 549
  - Cuando el flujo venoso se demora 549
- 33.10 Trastornos cardiovasculares 550
  - Ritmos y arritmias 550
  - Aterosclerosis y enfermedad cardíaca 550
  - Factores de riesgo 551
- 33.11 Interacciones con el sistema linfático 552
  - Sistema linfático vascular 552
  - Órganos y tejidos linfoides 553
- Y entonces mi corazón se detuvo (una vez más) 553

## 34 Inmunidad

- 34.1 El último deseo de Frankie 557
- 34.2 Respuestas integradas a las amenazas 558
  - Evolución de las defensas del organismo 558
  - Tres líneas de defensa 558
  - Defensores 558
- 34.3 Barreras de superficie 560
  - Barreras contra la infección 561
- 34.4 Respuestas inmunes naturales 562
  - Fagocitos y complemento 562
  - Inflamación 562
  - Fiebre 563





- 34.5 Receptores de antígenos en la inmunidad adaptativa 564
  - Anticuerpos y otros receptores de antígenos 564
  - Diversidad de los receptores de antígenos 565
  - Procesamiento de antígenos 565
- 34.6 Resumen de la respuesta inmune adaptativa 566
  - Reconocimiento de lo propio/agentes extraños 566
  - Especificidad 566
  - Diversidad 566
  - Memoria 566
  - Primer paso: alerta de antígeno 566
  - Dos ramas de la inmunidad adaptativa 566
  - Interceptar y erradicar antígenos 567
- 34.7 La respuesta inmune mediada por anticuerpos 568
- 34.8 Grupo sanguíneo 569
- 34.9 Respuesta mediada por células 570
- 34.10 Alergias 571
- 34.11 Vacunas 572
- 34.12 Anticuerpos 573
  - Trastornos autoinmunes 573
  - Inmunodeficiencia 573
- 34.13 Sida 574
  - VIH una vez más 574
  - Lucha titánica 574
  - Transmisión 575
  - Pruebas 575
  - Fármacos y vacunas 575
- El último deseo de Frankie (una vez más) 575
- 35 Respiración**
  - 35.1 Y el humo asciende 579
  - 35.2 Proceso de la respiración 580
    - Intercambio de gases 580
    - Factores que afectan el intercambio gaseoso 580
  - 35.3 Respiración de los invertebrados 581
  - 35.4 Respiración de los vertebrados 582
    - Respiración en los peces 582
    - Evolución del par de pulmones 582
  - 35.5 Sistema respiratorio humano 584
    - Funciones del sistema 584
    - De las vías respiratorias a los alvéolos 584
    - Los pasajes respiratorios 584
    - El par de pulmones 585
    - Músculos y respiración 585
  - 35.6 Cómo respiras 586
    - Ciclo respiratorio 586
    - Volúmenes respiratorios 586
    - Control de la respiración 587
  - 35.7 Intercambio de gases y transporte 588
    - Membrana respiratoria 588
    - Transporte y almacenamiento de oxígeno 588
    - Transporte del dióxido de carbono 588
    - Monóxido de carbono: una amenaza 589
    - Efectos de la altitud 589
  - 35.8 Enfermedades y trastornos respiratorios comunes 590
    - Interrupción de la respiración 590
    - Tuberculosis y neumonía 590
    - Bronquitis, asma y enfisema 590
  - Y el humo asciende (una vez más) 591
- 36 Digestión y nutrición humanas**
  - 36.1 Batalla contra la obesidad 595
  - 36.2 Sistemas digestivos de los animales 596
    - Sistemas completo e incompleto 596
    - Adaptaciones estructurales relacionadas con la dieta 596
      - Picos y mordidas 596
      - Adaptación de las vísceras 597
  - 36.3 Sistema digestivo humano 598
  - 36.4 Digestión en la boca 599
  - 36.5 Almacenamiento y digestión de la comida en el estómago 600
    - Estructura y función del estómago 600
    - Trastornos del estómago 600
      - Reflujo gastroesofágico 600
      - Úlceras estomacales 600
  - 36.6 Estructura del intestino delgado 601
  - 36.7 Digestión y absorción en el intestino delgado 602
    - Digestión y absorción de carbohidratos 602
    - Digestión y absorción de las proteínas 602
    - Digestión y absorción de grasas 602
    - Absorción del fluido 603
    - Trastornos que afectan la digestión en el intestino delgado 603



Intolerancia a la lactosa 603  
Cálculos biliares 603  
Pancreatitis 603

- 36.8 Intestino grueso 604
  - Estructura y función 604
  - La salud y el colon 604
- 36.9 Destino de los compuestos absorbidos 605
- 36.10 Requerimientos nutricionales humanos 606
  - Recomendaciones de dieta del USDA 606
  - Carbohidratos ricos en energía 606
  - Grasa buena y grasa mala 606
  - Proteínas formadoras del cuerpo 607
- 36.11 Vitaminas y minerales 609
- 36.12 Mantener un peso saludable 610
  - ¿Qué es un peso saludable? 610
  - ¿Por qué la obesidad no es saludable? 610
  - Trastornos alimenticios 611
- Batalla contra la obesidad (una vez más) 611

## 37 Ambiente interno

- 37.1 La verdad en un tubo de ensayo 615
- 37.2 Mantenimiento del volumen y la composición de los fluidos corporales 616
  - Pérdida y ganancia de agua y solutos 616
  - Balance de agua y solutos en los invertebrados 616
  - Balance de agua y solutos en los vertebrados 617
- 37.3 Estructura del sistema urinario 618
  - Componentes del sistema 618
  - Introducción a las nefronas 618
    - Visión general de la estructura de la nefrona 618
    - Vasos sanguíneos relacionados con las nefronas 619
- 37.4 Formación de la orina 620
  - Filtración glomerular 620
  - Reabsorción tubular 620
  - Secreción tubular 620
  - Concentración de la orina 620
  - Efectos hormonales en la formación de orina 621
- 37.5 Enfermedades del riñón 622
  - Causas de las fallas del riñón 622
  - Tratamiento de las fallas renales 622
- 37.6 Pérdida y ganancia de calor 623
  - Cambios en la temperatura central 623
  - ¿Endoterma? ¿Ectoterma? ¿Heteroterma? 623
- 37.7 Regulación de la temperatura en mamíferos 624
  - Reacciones al estrés por calor 624
  - Reacción al estrés por frío 624
- La verdad en un tubo de ensayo (una vez más) 625

## 38 Reproducción y desarrollo

- 38.1 Nacimientos asombrosos 629
- 38.2 Formas de reproducción animal 630
  - Reproducción asexual 630
  - Reproducción sexual 630
  - Formación y fertilización de gametos 630
  - Alimentar a las crías en desarrollo 631
- 38.3 Función reproductora masculina 632
  - Anatomía del aparato reproductor masculino 632
  - Formación de los espermatozoides 633
- 38.4 Función reproductora femenina 634
  - Anatomía reproductora femenina 634
  - Maduración y liberación del ovocito 635
- 38.5 Hormonas y ciclo menstrual 636
  - Ciclos ovárico y menstrual 636
  - Trastornos menstruales 637
    - Síndrome premenstrual (SPM) 637
    - Dolor menstrual 637
  - De la pubertad a la menopausia 637
- 38.6 Cuando se encuentran el óvulo y los espermatozoides 638
  - Coito 638
  - Fertilización 638
- 38.7 Prevención del embarazo 640
- 38.8 Enfermedades de transmisión sexual 641
- 38.9 Visión general del desarrollo animal 642
- 38.10 Primeras órdenes 644
  - Componentes del óvulo y de los espermatozoides 644
  - Segmentación: el comienzo de la pluricelularidad 644
  - De la blástula a la gástrula 645
- 38.11 Células especializadas, tejidos y órganos 646
  - Diferenciación celular 646
  - Comunicación celular en desarrollo 646
  - Movimientos celulares y apoptosis 646
  - Patrón de formación 647
  - Evolución y desarrollo 647
- 38.12 Desarrollo humano temprano 648
  - Segmentación e implantación 648
  - Membranas extraembrionarias 648
  - Gastrulación y formación de órganos 649
- 38.13 Aparición de los rasgos humanos distintivos 650
- 38.14 Función de la placenta 652
- 38.15 Nacimiento y lactancia 653
  - Dar a luz 653
  - Alimentación del recién nacido 653
- Nacimientos asombrosos (una vez más) 653





## UNIDAD 7 PRINCIPIOS DE ECOLOGÍA

### 39 Comportamiento animal

- 39.1 Defensa agresiva 657
- 39.2 Bases genéticas del comportamiento 658
  - Cómo los genes pueden influir sobre el comportamiento 658
  - Variaciones genéticas dentro de una especie 658
  - Variación genética entre especies 659
  - Genética del comportamiento humano 659
- 39.3 Instinto y aprendizaje 660
  - Comportamiento instintivo 660
  - Aprendizaje temporal-sensorial 660
  - Respuestas condicionadas 661
  - Otros tipos de comportamiento aprendido 661
- 39.4 Aprendizaje adaptativo 662
- 39.5 Señales de comunicación 663
- 39.6 Parejas, descendencia y éxito reproductivo 664
  - Comportamiento de apareamiento 664
  - Cuidado paterno 665
- 39.7 Vivir en grupos 666
  - Defensa contra los depredadores 666
  - Oportunidades mejoradas de alimentación 666
  - Jerarquías de predominio 667
  - En cuanto a los costos 667
- 39.8 ¿Por qué sacrificarse? 668
  - Insectos sociales 668
  - Ratas-topo sociales 668
  - Evolución del altruismo 668
- 39.9 Evolución del comportamiento humano 669
  - Defensa agresiva (una vez más) 669

### 40 Ecología de poblaciones

- 40.1 Desastres de granzidos 673
- 40.2 Demografía de poblaciones 674
  - Tamaño de la población 674
  - Densidad y distribución de la población 674
    - Distribución aglomerada 674
    - Distribución uniforme 675
    - Distribución al azar 675

- Estructura de edades 675
- Efectos del tamaño y distribución 675

- 40.3 Tamaño de la población y crecimiento exponencial 676
  - Ganancias y pérdidas en el tamaño de la población 676
  - Del crecimiento cero al exponencial 676
  - ¿Qué es el potencial biótico? 677
- 40.4 Límites al crecimiento de una población 678
  - Limitantes ambientales sobre el crecimiento 678
  - Capacidad de carga y crecimiento logístico 678
  - Dos categorías de factores limitantes 678
- 40.5 Patrones de ciclo de vida 680
  - Patrones de sobrevivencia y reproducción 680
  - Distribución de la inversión reproductiva 681
- 40.6 Evidencia de patrones evolutivos del ciclo de vida 682
  - Efecto de depredación en los guppis 682
  - Efecto de la sobreexplotación del bacalao del Atlántico 683
- 40.7 Crecimiento de la población humana 684
  - Historia del crecimiento de la población humana 684
  - Tasas de fertilidad y crecimiento futuro 685
- 40.8 Crecimiento poblacional y los efectos económicos 686
  - Desarrollo y demografía 686
  - Desarrollo y consumo 687
  - Desastres de granzidos (una vez más) 687

### 41 Ecología de comunidades

- 41.1 Combate a las hormigas de fuego invasoras 691
- 41.2 Estructura de la comunidad 692
- 41.3 Mutualismo 693
- 41.4 Interacciones competitivas 694
  - Efectos de la competencia 694
  - Repartición de recursos 695
- 41.5 Depredación y herbivoría 696
  - Depredador y abundancia de presas 696
  - Coevolución de depredadores y presas 696
  - Coevolución de herbívoros y plantas 697
- 41.6 Parásitos, parásitos de cría y parasitoides 698
  - Parasitismo 698
  - Extraños en el nido 698
  - Parasitoides 699
  - Controles biológicos 699

- 41.7 Sucesión ecológica 700
  - Cambios en la sucesión 700
  - Factores que influyen en la sucesión 700
- 41.8 Interacción entre especies e inestabilidad de la comunidad 702
  - El papel de las especies clave 702
  - Adaptación a las perturbaciones 702
  - Especies introducidas 703
- 41.9 Patrones biogeográficos en la estructura de la comunidad 704
  - Patrones de latitud 704
  - Patrones de islas 704
- Combate a las hormigas de fuego invasoras (una vez más) 705

## 42 Ecosistemas

- 42.1 Demasiado de lo bueno 709
- 42.2 Naturaleza de los ecosistemas 710
  - Productores primarios y producción 710
  - Papel de los consumidores 710
  - Flujo de energía y ciclo de nutrientes 710
- 42.3 Cadenas alimenticias 711
- 42.4 Redes alimenticias 712
- 42.5 Pirámides ecológicas 713
- 42.6 Ciclos biogeoquímicos 714
- 42.7 Ciclo del agua 714
  - Cómo y dónde se mueve el agua 714
  - Agua dulce limitada 714
- 42.8 Ciclo del carbono 716
  - Reservas y transferencia de carbono 716
  - Carbono, efecto invernadero y calentamiento global 717
- 42.9 Ciclo del nitrógeno 718
  - Reservas y transferencia de nitrógeno 718
  - Efectos humanos en el ciclo del nitrógeno 718
- 42.10 Ciclo del fósforo 719
  - Demasiado de lo bueno (una vez más) 719

## 43 Biosfera

- 43.1 Efectos de El Niño 723

- 43.2 Patrones de circulación del aire 724
  - Efectos estacionales 724
  - Circulación del aire y precipitación pluvial 724
  - Patrones de vientos de superficie 725
- 43.3 Océano, accidentes geográficos y climas 726
  - Corrientes del océano 726
  - Efectos regionales 726
- 43.4 Biomas 728
  - Diferencias entre biomas 728
  - Similitudes dentro de un bioma 728
- 43.5 Desiertos 730
  - Lugares y condiciones del desierto 730
  - Adaptaciones a las condiciones desérticas 730
  - Comunidad de la corteza 731
- 43.6 Pradera 732
  - Praderas templadas 732
  - Sabanas 732
- 43.7 Matorrales y bosques secos 733
- 43.8 Bosques templados de hoja ancha 734
  - Bosques caducifolios y semiperennes 734
  - Selvas tropicales lluviosas 734
- 43.9 Bosques de coníferas 736
- 43.10 Tundra 737
  - Tundra ártica 737
  - Tundra alpina 737
- 43.11 Ecosistemas de agua dulce 738
  - Lagos 738
    - Contenido y sucesión de nutrientes 738
    - Cambios estacionales 738
  - Corrientes y ríos 739
  - Importancia del oxígeno disuelto 739
- 43.12 Ecosistemas costeros 740
  - Humedales costeros 740
  - Riberas rocosas y arenosas 740
- 43.13 Arrecifes de coral 741
- 43.14 Mar abierto 742
  - Zona pelágica 742
  - Zona bentónica 742
- Efectos de El Niño (una vez más) 743





## 4.4 Efectos humanos sobre la biosfera

- 44.1 Un largo tramo 747
- 44.2 La crisis global de extinción de especies 748
  - Especies amenazadas y en peligro 748
  - Causas de la disminución de especies 748
  - Pérdidas desconocidas 749
- 44.3 Prácticas dañinas del uso de la tierra 750
  - Desertificación 750
  - Deforestación 750
- 44.4 Lluvia ácida 751
- 44.5 Efectos biológicos de contaminantes químicos 752
  - Acumulación y amplificación 752
  - Fuentes móviles e inmóviles 752
- 44.6 El problema de la basura 753
- 44.7 Reducción del ozono y contaminación 754
  - Reducción de la capa de ozono 754
  - Contaminación de ozono cercana al suelo 754
- 44.8 Cambio climático global 755
- 44.9 Biología de la conservación 756
  - El valor de la biodiversidad 756
  - Establecer prioridades 756
  - Preservación y restauración 757
- 44.10 Reducción del impacto negativo 758
- Un largo tramo (una vez más) 759

Apéndice I

Apéndice II

Apéndice III

Apéndice IV

Apéndice V

Apéndice VI

Apéndice VII

Apéndice VIII

Apéndice IX

Apéndice X

Sistema de clasificación

Comentarios a un artículo de revista

Respuestas de las autoevaluaciones y los problemas genéticos

Tabla periódica de los elementos

Modelos moleculares

Un vistazo más cercano a algunas de las principales vías metabólicas

Un mapa simplificado de los cromosomas humanos

Escenarios geológicos de la vida

Unidades de medida

Una vista comparativa de la mitosis en células vegetales y animales



# PREFACIO



*Aptostichus stephencolberti*

Desde que se publicó la última edición de este libro, los investigadores han descubierto la existencia de hielo en Marte y han documentado el rápido deshielo de los glaciares en la Tierra. Han identificado miles de nuevas especies, incluyendo una araña (*izquierda*) que fue nombrada en honor de un programa de televisión. También han descubierto una gran cantidad de información sobre especies extintas, incluyendo algunos de nuestros parientes más cercanos. Los biólogos han creado una vacuna que protege a las mujeres contra el cáncer cervicouterino y ya pueden producir células troncales a partir de células adultas diferenciadas.

En resumen, lo que sabemos acerca de los sistemas biológicos ha cambiado muy rápido. Dado el ritmo de los cambios, es conveniente ayudar a nuestros estudiantes a que se conviertan en alumnos para toda la vida. La mayoría de los estudiantes que utilizan este libro no se convertirán en biólogos, y varios de ellos nunca volverán a tomar un curso sobre ciencia. Aun así, todos enfrentarán decisiones que requieren una comprensión básica de los principios biológicos y de la ciencia en general para desempeñar su papel de ciudadanos. Este libro proporciona fundamentos para ese tipo de decisiones. Enseña a los estudiantes a establecer conexiones entre los descubrimientos recientes y las teorías biológicas que han permanecido durante años.

## Novedades en esta edición



### Conceptos clave realzados con imágenes

Las páginas iniciales de cada capítulo introducen **Conceptos clave**, es decir, enunciados concisos que establecen el contexto para las descripciones detalladas que les seguirán. En esta edición, cada concepto clave está acompañado de una imagen que captura la atención del alumno. El estudiante encontrará nuevamente estas imágenes durante el capítulo y en los **Resúmenes ilustrados de los capítulos** como un mensaje visual que toma forma a través de cada capítulo.

**Mejor integración entre los capítulos** Conservamos los **Vínculos a conceptos anteriores** al inicio de cada capítulo. Este breve párrafo le recuerda al estudiante la información relevante que ha sido cubierta en los capítulos anteriores. También mejoramos la utilidad de las Referencias a los vínculos contenidas dentro de los capítulos incluyendo una breve descripción del material relevante. Por ejemplo, el encabezado de la sección que abarca el potencial de membrana en las neuronas menciona que este material tiene relación con la “Energía potencial 5.2” y las “Proteínas de transporte 5.7”.

**Glosario por sección** Además de un glosario completo de términos al final del libro, ahora cada sección tiene un **Glosario por sección**. Los términos importantes que aparecen en negritas son redefinidos en el Glosario por sección. El alumno puede consultar este glosario para una rápida revisión de la definición de un término. Como ayuda adicional, el Resumen del capítulo incluye todos los términos del glosario, también en negritas, empleados en contexto.

### Preguntas basadas en figuras para una fácil respuesta

Ahora, muchas descripciones de las figuras incluyen la sección **Adivina** que permite al estudiante comprobar si ha comprendido el contenido de la figura. Por ejemplo, la figura 12.5, que muestra las fases de la meiosis, está acompañada por una pregunta que le pide al estudiante identificar la etapa de la meiosis en la cual se reduce el número cromosómico. La Respuesta a las pre-

guntas planteadas en la sección **Adivina** es presentada en la misma página. La Autoevaluación y las preguntas incluidas en el Pensamiento crítico, al final del capítulo, son un material adicional para la autoevaluación del estudiante.

**Énfasis en el análisis científico de los datos** Al final de cada capítulo se ha agregado la sección de **Actividad de análisis de datos**, la cual pule la habilidad analítica del alumno mientras refuerza el quehacer científico. Cada actividad invita al estudiante a interpretar los datos presentados en una gráfica o en una tabla. Todos los datos están relacionados con el material del capítulo y la mayoría de ellos han sido obtenidos a partir de trabajos o experimentos científicos publicados. Por ejemplo, la actividad de análisis de datos del capítulo 27, “Reproducción y desarrollo vegetal”, requiere el análisis de datos derivados de un estudio que prueba si los jerbos son polinizadores de ciertas plantas del desierto.

**Cambios específicos en cada capítulo** Esta nueva edición contiene 140 nuevas imágenes y casi 400 ilustraciones nuevas o actualizadas. Adicionalmente, el texto de cada capítulo ha sido actualizado y revisado para hacerlo más claro. Una guía página por página para el nuevo contenido y las figuras está disponible sobre pedido, pero a continuación resumimos las más destacadas. Observa que hemos añadido un capítulo final, *Efectos humanos sobre la biosfera*. También hemos eliminado un capítulo (“Plantas y animales: retos comunes”) que aparecía en la edición anterior. El material que se encontraba en el capítulo mencionado se ha integrado en otros capítulos.

- **Capítulo 1, Invitación a la biología** Una cobertura revisada y expandida del pensamiento crítico y de los procesos de la ciencia; los niveles de organización ahora son ilustrados con el mismo organismo.
- **Capítulo 2, Bases químicas de la vida** Un nuevo ensayo de apertura describe la toxicidad del mercurio y su persistencia; las revisiones enfatizan el comportamiento de los electrones en los átomos y lo relacionan con los iones y con los enlaces.
- **Capítulo 3, Moléculas de la vida** Un nuevo ensayo de apertura describe el impacto de las grasas *trans* sobre la salud; la importancia de la estructura de las proteínas ahora es ejemplificada con los priones.
- **Capítulo 4, Estructura de la célula** Un nuevo ensayo de apertura sobre la contaminación de los alimentos con la cepa O157:H7 de la bacteria *E. coli*; incluye una descripción expandida y nuevas imágenes de las arqueas.
- **Capítulo 5, Fundamentos del metabolismo** El ejemplo del ensayo ahora es la ADH, la cual permite vincular el ensayo con las secciones sobre el metabolismo del alcohol, los defectos en la vía que afectan el comportamiento de los bebedores, y los efectos del abuso del alcohol.
- **Capítulo 6, Fotosíntesis: el comienzo** Un nuevo ensayo de apertura sobre los biocombustibles establece un nexo con la discusión sobre la fotosíntesis, el dióxido de carbono y el cambio climático.
- **Capítulo 7, Cómo liberan energía química las células** Una nueva sección introductoria discute la relación entre la evolución de la fotosíntesis oxigénica y la respiración aerobia.
- **Capítulo 8, Estructura y función del ADN** Un nuevo ensayo de apertura describe la clonación de *Trakr*, el perro rescatista del 9/11; contiene una discusión más extensa sobre las técnicas de clonación y sus aplicaciones.
- **Capítulo 9, Del ADN a la proteína** El material introductorio incluye un panorama general sobre la información genética y la expresión génica; todas las ilustraciones sobre la traducción son nuevas.
- **Capítulo 10, Regulación génica** El tema sobre las conexiones evolutivas ha sido reforzado; por ejemplo, en la comparación de los efectos de las mutaciones sobre el mismo gen homeótico de moscas y humanos.

- *Capítulo 11, Cómo se reproducen las células* El panel de la mitosis ahora compara las micrografías de células de plantas y animales; se incluye una nueva sección sobre la regulación del ciclo celular y los neoplasmas.
- *Capítulo 12, Meiosis y reproducción sexual* Una nueva apertura actualizada; incluye una nueva imagen de los granos de polen germinando en el estigma; las secciones sobre la meiosis y la segregación fueron actualizadas.
- *Capítulo 13, Observación de patrones en caracteres heredados* Un ensayo actualizado con el modelo vigente de la patogénesis de la CF y un mayor énfasis sobre la genética que existe detrás de la ubicuidad del alelo.
- *Capítulo 14, Herencia humana* Un nuevo ensayo de apertura explora la genética de la variación del color de la piel en los seres humanos y discute las ventajas evolutivas que refuerzan las pequeñas diferencias en los alelos.
- *Capítulo 15, Biotecnología* Un nuevo ensayo de apertura discute los análisis genéticos personales; incluye una sección más extendida y actualizada sobre genómica.
- *Capítulo 16, Evidencias de la evolución* Nuevas imágenes, incluyendo una página del diario de Darwin y una sobre los “eslabones perdidos” en la historia evolutiva de los cetáceos; incluye una escala geológica del tiempo que se relaciona gráficamente con la estratigrafía del Gran Cañón.
- *Capítulo 17, Proceso evolutivo* Nuevos ejemplos ilustrados que incluyen la especiación alopatrica en una especie de camarones; aborda la especiación simpátrica en los ciclidos del lago Victoria, la radiación adaptativa de los melíferos y la coevolución de la mariposa azul *Maculinea arion* y las hormigas.
- *Capítulo 18, Origen de la vida y evolución temprana* Una nueva sección de apertura se enfoca en la astrobiología; se añadió información sobre los marcadores biológicos como parte de la evidencia histórica.
- *Capítulo 19, Virus, bacterias y arqueas.* Una nueva sección de apertura discute la evolución del VIH; nuevas imágenes sobre la replicación del VIH; nueva información sobre las cepas de influenza H5N1 y H1N1.
- *Capítulo 20, Protistas* La sección de apertura ahora se enfoca en los nocivos afloramientos algales; nuevas gráficas muestran las relaciones de los protistas con otros grupos; nueva representación artística del ciclo de *Plasmodium*.
- *Capítulo 21, Evolución vegetal* La sección de apertura ahora se enfoca en los esfuerzos de la ganadora del Premio Nobel, Wangari Maathai, para recuperar los bosques tropicales; nueva sección enfocada en la importancia ecológica y económica de las angiospermas.
- *Capítulo 22, Hongos* Una sección de apertura que describe la amenaza que representa la roya del trigo para los suministros de alimento; incluye una cobertura más extensa de los hongos y las plantas que son patógenos humanos.
- *Capítulo 23, Animales I: Grupos mayores de invertebrados* Un árbol evolutivo actualizado muestra las relaciones entre los grupos de animales; una reestructuración mayor de la cobertura sobre insectos y una discusión mejorada sobre su impacto ecológico, económico y sobre la salud.
- *Capítulo 24, Animales II: Cordados* Dos nuevos árboles evolutivos, uno para los primates y otro para los cordados.
- *Capítulo 25, Tejidos vegetales* Un nuevo ensayo de apertura sobre el secuestro de carbono en los tejidos de las plantas; una nueva sección introduce las especializaciones del tallo ilustradas con fotos de vegetales alimenticios comunes.
- *Capítulo 26, Nutrición y transporte vegetal* Se añadieron funciones a la tabla de nutrientes; incluye una nueva fotografía de la erosión en el Cañón de la Providencia en Georgia, Estados Unidos.
- *Capítulo 27, Reproducción y desarrollo vegetal* Un nuevo ensayo de apertura sobre el desorden del colapso colonial se ilustra con fotografías que muestran un fruto superior de flores polinizadas por insectos.
- *Capítulo 28, Tejidos, órganos y sistemas animales* Un ensayo de apertura actualizado sobre las células troncales; una cobertura mejorada sobre los tejidos embrionarios y el desarrollo de las cavidades del cuerpo.
- *Capítulo 29, Control neural* Información acerca de los resultados de nuevos estudios sobre el éxtasis; el material relacionado con el sistema nervioso de los vertebrados fue reorganizado para mejorar la claridad.
- *Capítulo 30, Percepción sensorial* Nuevas gráficas que describen los efectos de los trastornos visuales; una discusión mejorada sobre las sensaciones viscerales.
- *Capítulo 31, Regulación endocrina* Se añadió una subsección sobre las interacciones neuroendocrinas; una mayor cobertura sobre los trastornos de la glándula adrenal y sobre cómo surgen las complicaciones causadas por la diabetes.
- *Capítulo 32, Soporte estructural y movimiento* La sección de apertura ahora discute los efectos de las mutaciones que afectan a la mios-tatina; nuevos gráficos que ilustran la anatomía de la rodilla y los músculos opuestos del brazo; nuevo material sobre la clasificación de las fibras musculares como rojas contra blancas y como lentas contra rápidas.
- *Capítulo 33, Circulación* La sección de apertura ahora se enfoca en un joven atleta salvado por la RCP y el empleo de un desfibrilador externo automático; el material histórico sobre el primer ECG fue eliminado.
- *Capítulo 34, Inmunidad* Un nuevo ensayo introductorio sobre el VPH y el cáncer cervicouterino, incluyendo la vacuna Gardasil. Una nueva sección que detalla las reacciones de los antígenos y los factores de inmunidad durante las transfusiones de sangre.
- *Capítulo 35, Respiración* Una nueva figura enfatiza los dos sitios de intercambio de gases; una figura mejorada ilustra el flujo a contracorriente en los peces; se añadió información sobre la neumonía y el asma.
- *Capítulo 36, Digestión y nutrición humanas* Nueva información sobre un alelo común asociado con la obesidad; la descripción del estómago y los intestinos fue reorganizada para mejorar la claridad; se añadió información sobre la enfermedad celíaca, los efectos de los diferentes lípidos sobre la salud y cómo interpretar las etiquetas de los alimentos.
- *Capítulo 37, Ambiente interno* Se añadió una discusión sobre los sistemas de regulación de los solutos en los vertebrados; una nueva figura explica la formación de la orina.
- *Capítulo 38, Reproducción y desarrollo* Se revisó el contenido para reducir la extensión del capítulo; la sección de apertura describe la FIV y relata la historia de la famosa “Ootomom”.
- *Capítulo 39, Comportamiento animal* Nuevo material sobre la genética del comportamiento y una cobertura más extensa sobre los mecanismos de aprendizaje.
- *Capítulo 40, Ecología de poblaciones* Un nuevo ensayo de apertura que se enfoca en el enorme número de gansos en Canadá; la tabla de la vida humana y los diagramas de estructura de edades fueron actualizados.
- *Capítulo 41, Ecología de comunidades* Nueva descripción y fotografías sobre la competencia interespecífica; una cobertura más concisa sobre las especies exóticas; una nueva subsección sobre la herbivoría.
- *Capítulo 42, Ecosistemas* Una sección de apertura que se enfoca en la contaminación del agua por fosfatos; nuevos diagramas de los ciclos del agua, el carbono, el nitrógeno y el fósforo.
- *Capítulo 43, Biosfera* Una discusión más extensa sobre los desiertos; los perfiles del suelo fueron integrados en la descripción de los biomas.
- *Capítulo 44, Efectos humanos sobre la biosfera* Incluye material sobre la disminución de la biodiversidad, la desertificación, la deforestación, la escasez y contaminación del agua, la acumulación y la magnificación biológica, los efectos de la basura sobre los ecosistemas marinos, el agotamiento de la capa de ozono, la contaminación por ozono a nivel del suelo, los efectos del cambio climático, la biología de la conservación y el uso de recursos sustentables.



## Recursos para estudiantes y profesores

**Test Bank\*** Cerca de 4000 artículos clasificados de acuerdo a su dificultad y que constan de ejercicios cortos, de opción múltiple (organizados por encabezados de sección), de selección de la excepción, de relación de conceptos y de marcado. Los ejercicios incluyen imágenes seleccionadas del texto. Están incluidos en el DVD de PowerLecture\*, en formato de Microsoft® Word.

El DVD sólo se incluye en el libro en inglés. Para cualquier información adicional consulte *Biology: Concepts and Applications*, Eighth Edition. Cecie Starr, Christine A. Evers and Lisa Starr. ISBN: 978-1-4390-4673-9

**ExamView®\*** Crea, entrega y personaliza exámenes en minutos, ya sea en línea o impresos, con este simple sistema tutorial de valoración. Incluye el material del final de cada capítulo.

**Instructor's Resource Manual\*** Incluye bosquejos, objetivos, conceptos clave, esbozos de lecturas, sugerencias para presentar el material, ideas enriquecedoras para el salón de clase y el laboratorio, temas de discusión, temas para trabajos, posibles respuestas a preguntas de pensamiento crítico, respuestas para las actividades de análisis de datos y más. También viene incluido en formato de Microsoft® Word en el DVD PowerLecture.

**Resource Integration Guide\*** Una guía capítulo por capítulo que te ayuda a utilizar los recursos del libro de manera eficiente. Cada capítulo incluye lecturas aplicadas, todas las animaciones del capítulo, segmentos de videos de la ABC y la BBC, ejemplos con hipervínculos, una lista de las preguntas ¿Cómo votarías? Y videos tutoriales.

**Student Interactive Workbook\*** Ejercicios para marcar las respuestas, preguntas de revisión y ejercicios de pensamiento crítico que ayudan a que los alumnos retengan la información y obtengan mejores resultados en sus exámenes.

**PowerLecture\*** Esta útil herramienta facilita la preparación de clases personalizadas. Cada capítulo incluye las siguientes características, todas ellas organizadas por capítulo: diapositivas, las fotografías y gráficos de cada capítulo, animaciones, videos del Manual del Profesor, Banco de pruebas, el programa ExamView,\* encuestas JoinIn\* y diapositivas con preguntas. Este disco pone a tu alcance todos los recursos multimedia.

**The Brooks/Cole Biology Video Library 2009\* con galería de videos de la BBC** ¿Busca una forma de impulsar sus clases? La serie Brooks/Cole contiene segmentos cortos muy interesantes: Nuevas restricciones sobre los pesticidas: ¿qué tan útiles serán?; Una reducción de la biodiversidad; ¿Los biocombustibles son tan verdes como se dice?; La médula ósea como una nueva fuente para crear esperma; Reparación del daño del corazón con células troncales de los mismos pacientes; Virus modificados genéticamente para combatir el cáncer; Bancos de semillas que ayudan a salvar nuestros frágiles ecosistemas; El impacto de la desaparición de las abejas sobre nuestros suministros de alimento.

**CengageNOW\*** Ahorra tiempo, aprende más y ten éxito en el curso con CengageNOW, un conjunto de recursos en línea (incluyendo Planes de estudio personalizados) que te ofrecen las opciones y herramientas necesarias para estudiar de la mejor manera y obtener las mejores calificaciones. Tendrás acceso a cientos de animaciones para aclarar las

ilustraciones del texto. También tendrás acceso en línea a tutorías con un profesor de biología experimentado. En esta nueva edición encontrarás tutores en línea que te ayudarán a manejar los temas claves con explicaciones en video. ¡Comienza hoy mismo!

**Webtutors for WebCT and Blackboard\*** Reactiva tu curso con contenido enriquecido, flexible y con textos específicos. Ya sea que quieras habilitar tu clase en línea o subir todo el curso a la red, el tutor en línea lo hace por ti. El tutor en línea ofrece una amplia gama de recursos multimedia que incluyen acertijos, pruebas, vínculos para acceder a páginas en línea, ejercicios, memorias USB y más. Visita [webtutor.cengage.com](http://webtutor.cengage.com) para aprender más. En esta nueva edición encontrarás tutores que te ayudarán a manejar los temas clave con breves explicaciones en video.

**Biology CourseMate\*** El Biology CourseMate de Cengage Learning relaciona los conceptos con la vida cotidiana mediante aprendizaje y estudio interactivos, así como con herramientas de preparación para el examen que apoyan al libro de texto y al libro electrónico incluido. Con el Compañero de curso, los profesores podrán utilizar el Engagement Tracker\* para evaluar el compromiso y la preparación de los alumnos. Utiliza las herramientas de rastreo para ver el progreso de la clase como conjunto o de cada alumno individual.

**Premium e-Book\*** Esta versión en línea del libro de texto completo está integrada con recursos multimedia y características especiales para estudiar, proporcionando la motivación que muchos alumnos requieren para estudiar y la interactividad que necesitan para aprender. En esta nueva edición encontrarás tutores en línea que te ayudarán a manejar temas clave con breves explicaciones en video.

**\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.**

## Agradecimientos

Agradecemos a nuestros asesores académicos por su influencia decisiva sobre el contenido del libro. Estamos particularmente agradecidas con Jean deSaix, David Rintoul y Michael Plotkin por sus constantes consejos y críticas constructivas. Esta edición también refleja las contribuciones de los instructores enlistados en la página siguiente, quienes ayudaron a dar forma a nuestro pensamiento. Los "Conceptos clave", "Actividades de análisis de datos" y el uso de videos son la respuesta a sus sugerencias.

Cengage Learning continúa demostrando por qué es uno de los editores líderes a nivel mundial. A Michelle Julet y Yolanda Cossio les agradecemos de nuevo por permitirnos mantener nuestros ideales y expresar nuestra creatividad. Estamos, como siempre, agradecidas con Peggy Williams por su guía y motivación continua; gracias por darnos la libertad de mejorar y actualizar esta edición. La creación de este libro no hubiera sido posible sin la magia organizativa y la inmensa paciencia de Grace Davidson. El talento de John Walker merece el crédito por el atractivo visual del libro; su diseño inspirador, junto con la dedicación de Paul Forkner para la búsqueda de las imágenes más adecuadas, crearon la conjunción perfecta entre el texto y las ilustraciones. Anita Wagner, la correctora de estilo y Kathleen Dragolich, la correctora de pruebas, nos ayudaron a mantener el texto claro, conciso y correcto; la incansable asistente editorial de Alexis Glubka organizó las reuniones, las revisiones y el papeleo. Elizabeth Momb gestionó la producción de los varios complementos del libro y Lauren Oliveira creó un paquete de tecnología de clase mundial para alumnos y profesores.

LISA STARR, CHRIS EVERS Y CECIE STARR 2010

## Colaboradores en esta edición

Brenda Alston-Mills  
*North Carolina State University*

Norris Armstrong  
*University of Georgia*

Dave Bachoon  
*Georgia College & State University*

Neil R. Baker  
*The Ohio State University*

Andrew Baldwin  
*Mesa Community College*

David Bass  
*University of Central Oklahoma*

Lisa Lynn Boggs  
*Southwestern Oklahoma State University*

Gail Breen  
*University of Texas at Dallas*

Marguerite “Peggy” Brickman  
*University of Georgia*

David William Bryan  
*Cincinnati State College*

Uriel Buitrago-Suarez  
*Harper College*

Sharon King Bullock  
*Virginia Commonwealth University*

John Capehart  
*University of Houston - Downtown*

Daniel Ceccoli  
*American InterContinental University*

Tom Clark  
*Indiana University South Bend*

Heather Collins  
*Greenville Technical College*

Deborah Dardis  
*Southeastern Louisiana University*

Cynthia Lynn Dassler  
*The Ohio State University*

Carole Davis  
*Kellogg Community College*

Lewis E. Deaton  
*University of Louisiana - Lafayette*

Jean Swaim DeSaix  
*University of North Carolina - Chapel Hill*

(Joan) Lee Edwards  
*Greenville Technical College*

Hamid M. Elhag  
*Clayton State University*

Patrick Enderle  
*East Carolina University*

Daniel J. Fairbanks  
*Brigham Young University*

Amy Fenster  
*Virginia Western Community College*

Kathy E. Ferrell  
*Greenville Technical College*

Rosa Gambier  
*Suffolk Community College - Ammerman*

Tim D. Gaskin  
*Cuyahoga Community College - Metropolitan*

Stephen J. Gould  
*Johns Hopkins University*

Marcella Hackney  
*Baton Rouge Community College*

Gale R. Haigh  
*McNeese State University*

John Hamilton  
*Gainesville State*

Richard Hanke  
*Rose State Community College*

Chris Haynes  
*Shelton St. Community College*

Kendra M. Hill  
*South Dakota State University*

Juliana Guillory Hinton  
*McNeese State University*

W. Wyatt Hoback  
*University of Nebraska, Kearney*

Kelly Hogan  
*University of North Carolina*

Norma Hollebeke  
*Sinclair Community College*

Robert Hunter  
*Trident Technical College*

John Ireland  
*Jackson Community College*

Thomas M. Justice  
*McLennan College*

Timothy Owen Koneval  
*Laredo Community College*

Sherry Kraysky  
*University of Louisiana - Lafayette*

Dubear Kroening  
*University of Wisconsin - Fox Valley*

Jerome Krueger  
*South Dakota State University*

Jim Krupa  
*University of Kentucky*

Mary Lynn LaMantia  
*Golden West College*

Kevin T. Lampe  
*Bucks County Community College*

Susanne W. Lindgren  
*Sacramento State University*

Madeline Love  
*New River Community College*

Dr. Kevin C. McGarry  
*Kaiser College - Melbourne*

Jeanne Mitchell  
*Truman State University*

Alice J. Monroe  
*St. Petersburg College - Clearwater*

Brenda Moore  
*Truman State University*

Erin L. G. Morrey  
*Georgia Perimeter College*

Rajkumar “Raj” Nathaniel  
*Nicholls State University*

Francine Natalie Norflus  
*Clayton State University*

Alexander E. Olvido  
*Virginia State University*

John C. Osterman  
*University of Nebraska, Lincoln*

Bob Patterson  
*North Carolina State University*

Shelley Penrod  
*North Harris College*

Mary A. (Molly) Perry  
*Kaiser College - Corporate*

John S. Peters  
*College of Charleston*

Michael Plotkin  
*Mt. San Jacinto College*

Ron Porter  
*Penn State University*

Karen Raines  
*Colorado State University*

Larry A. Reichard  
*Metropolitan Community College - Maplewood*

Jill D. Reid  
*Virginia Commonwealth University*

Robert Reinswold  
*University of Northern Colorado*

Ashley E. Rhodes  
*Kansas State University*

David Rintoul  
*Kansas State University*

Darryl Ritter  
*Northwest Florida State College*

Amy Wolf Rollins  
*Clayton State University*

Sydhya Salihu  
*West Virginia University*

Jon W. Sandridge  
*University of Nebraska*

Robin Searles-Adenegan  
*Morgan State University*

Julie Shepker  
*Kaiser College - Melbourne*

Rainy Shorey  
*Illinois Central College*

Eric Sikorski  
*University of South Florida*

Robert (Bob) Speed  
*Wallace Junior College*

Tony Stancampiano  
*Oklahoma City Community College*

Jon R. Stoltzfus  
*Michigan State University*

Peter Svensson  
*West Valley College*

Jeffrey L. Travis  
*University at Albany*

Nels H. Troelstrup, Jr.  
*South Dakota State University*

Allen Adair Tubbs  
*Troy University*

Will Unsell  
*University of Central Oklahoma*

Rani Vajravelu  
*University of Central Florida*

Jack Waber  
*West Chester University of Pennsylvania*

Kathy Webb  
*Bucks County Community College*

Amy Stinnett White  
*Virginia Western Community College*

Virginia White  
*Riverside Community College*

Robert S. Whyte  
*California University of Pennsylvania*

Kathleen Lucy Wilsenn  
*University of Northern Colorado*

Penni Jo Wilso  
*Cleveland State Community College*

Michael L. Womack  
*Macon State College*

Maury Wrightson  
*Germann Community College*

Mark L. Wygoda  
*McNeese State University*

Lan Xu  
*South Dakota State University*

Poksyn (“Grace”) Yoon  
*Johnson and Wales University*

Muriel Zimmermann  
*Chaffey College*



# Biología

Conceptos y Aplicaciones 8a. Ed.



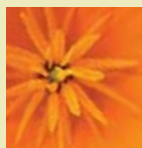


## INTRODUCCIÓN

◀ Vínculos a conceptos anteriores

La organización de los temas en este libro se asemeja a los niveles de organización de la vida. En ambos casos, cada nivel se fundamenta en el anterior. Al principio de cada capítulo, recordaremos los conceptos en capítulos previos que ayudarán a comprender el material presentado en el capítulo actual. Dentro de los capítulos, las referencias cruzadas se vincularán con secciones relevantes en los capítulos anteriores.

### Conceptos clave



#### Ciencia de la Naturaleza

Comprendemos la vida al estudiarla en sus diferentes niveles de organización, que se extienden desde los átomos y las moléculas hasta la biosfera. Los atributos que caracterizan a la “vida” emergen al nivel de las células.



#### Unidad de la vida

Todos los organismos se componen de una o más células que asimilan energía y materias primas para mantenerse con vida, todos perciben y responden a diversos estímulos, y todos funcionan y se reproducen con la ayuda del ADN.



# 1 Invitación a la biología

## 1.1 Vida secreta de la Tierra

En esta era del Google Earth y sistemas de posicionamiento global, ¿sería posible que aún quedaran lugares inexplorados sobre la Tierra? En realidad, sí. Por ejemplo, en el 2005 un equipo de científicos llegó en helicóptero al centro de un vasto bosque de niebla, inaccesible de otro modo, en Indonesia (figura 1.1). En cuestión de minutos, los exploradores se dieron cuenta de que su sitio de aterrizaje, un pantano lluvioso y cubierto de musgo, era el hogar de plantas y animales antes desconocidos para la ciencia. Durante el mes siguiente se descubrieron docenas de nuevas especies, incluyendo una planta con flores del tamaño de un plato y una rana del tamaño de un guisante. También se encontraron con cientos de especies que están al borde de la extinción en otras partes del mundo, algunas que se creían extintas y una que no se había visto durante tantos años por lo que los científicos se habían olvidado de ella.

Los animales en el bosque nunca habían aprendido a tener miedo de los seres humanos, de manera que se acercaban a ellos e incluso permitían que los sujetaran. Algunas especies fueron descubiertas por casualidad mientras merodeaban por el campamento. Bruce Beehler, miembro del equipo, comentó: “Por dondequiera que miráramos encontramos seres sorprendentes que nunca antes habíamos visto. Yo estaba impactado. Éste fue uno de esos viajes únicos en la vida, lleno de experiencias increíbles.”

Todos los días se descubren nuevas especies, a menudo en lugares mucho más mundanos que la selva tropical de Indonesia. Pero ¿cómo sabemos a qué especie pertenece un organismo en particular? En todo caso, ¿qué es una especie y por qué el descubrimiento de una nueva debería interesarle a alguien más que a un científico? Encontrarás las respuestas a estas preguntas en este libro, ya que son parte de la ciencia que estudia la vida, la **biología**, que es una de las muchas maneras en que los seres humanos tratamos de darle sentido al mundo que nos rodea.

Tratar de comprender el enorme alcance de la vida en la Tierra nos proporciona una perspectiva de dónde encajamos. Por ejemplo, de manera habitual se descubren cientos de especies cada año, pero *cada minuto* se

extinguen por sí solas 20 especies en los bosques lluviosos, y estas son sólo las que conocemos. La tasa actual de extinción es casi mil veces más alta de lo normal. Las actividades humanas son responsables de esta



**Figura 1.1** Un vistazo al interior del bosque de niebla de las montañas Foja de Nueva Guinea (*página opuesta*). Hace poco los exploradores descubrieron docenas de especies raras, e incluso algunas nuevas, en estos bosques. *Arriba*, un lechuza gavilana papú (*Ninox theomacha*). Esta especie es una residente habitual de Indonesia, incluyendo las montañas de Foja.

situación. A este ritmo, nunca conoceremos a la mayoría de las especies que viven en la Tierra actualmente. ¿Tiene esto alguna importancia? Los biólogos creen que sí. Seamos o no conscientes, estamos conectados con el mundo que nos rodea. Nuestras actividades están modificando las condiciones de la vida en la Tierra. Los cambios están, a su vez, afectándonos de maneras que sólo apenas estamos empezando a comprender.

Resulta irónico que cuanto más aprendemos acerca del mundo natural, más nos damos cuenta de que todavía tenemos mucho que aprender. Pero no te limites a aceptar este enunciado. Busca información sobre lo que saben los biólogos y lo que no conocen, y así tendrás una base sólida sobre la cual basar tus propias opiniones acerca de nuestro lugar en este mundo. Al leer este libro, estás eligiendo aprender acerca de la conexión del ser humano, tu propia conexión, con toda la vida en la Tierra.

**biología** Ciencia que estudia la vida.



### Diversidad de la vida

Las características observables varían mucho entre los organismos. Varios sistemas de clasifi-

cación nos ayudan a no perder de vista las diferencias.



### Naturaleza de la ciencia

La ciencia nos ayuda a ser objetivos respecto a nuestras observaciones, abordando sólo lo obser-

vable. Involucra la creación, comprobación y evaluación de hipótesis.



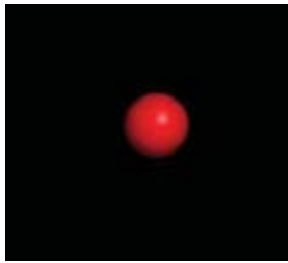
### Experimentos e investigación

Los investigadores diseñan y llevan a cabo experimentos a fin de desentrañar

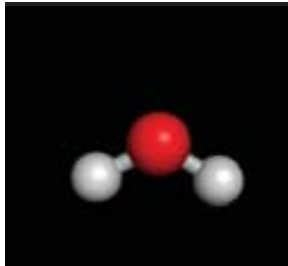
las relaciones de causa y efecto en los sistemas naturales complejos.



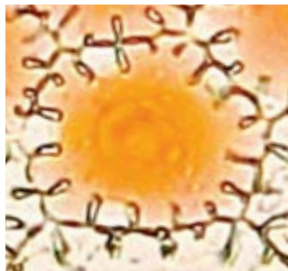
› Los biólogos estudian la vida pensando en sus diferentes niveles de organización.



**1 átomo**  
Los átomos son las unidades fundamentales de todas las sustancias, estén vivas o no. Esta imagen muestra un modelo de un átomo.



**2 molécula**  
Los átomos se unen en enlaces químicos. Este es un modelo de una molécula de agua. Las moléculas de la vida son mucho más grandes y más complejas que la del agua.



**3 célula**  
La célula es la unidad más pequeña de la vida. Algunas, como esta célula vegetal, viven y se reproducen como parte de un organismo pluricelular, mientras que otras lo hacen por sí mismas.



**4 tejido**  
Es un conjunto organizado de células y sustancias que interactúan en una tarea colectiva. Este es un tejido epidérmico en la superficie exterior del pétalo de una flor.



**5 órgano**  
Es la unidad estructural formada por tejidos asociados para lograr una función. Las flores son los órganos reproductores de muchas plantas.



**6 sistemas orgánicos**  
Un conjunto de órganos interactivos. El sistema de retoños y brotes de esta planta de adormidera incluye sus partes aéreas: hojas, flores y tallos.

Figura 1.3 Animada Niveles de organización de la vida.

## La vida es más que la suma de sus partes

¿A qué llamamos “vida” exactamente? Tal vez nunca encontraremos una buena definición. Los seres vivos son muy diversos, y están conformados por los mismos componentes básicos que la materia inerte. Cuando tratamos de definir la vida, siempre acabamos identificando las propiedades que diferencian a los seres vivos de los objetos inanimados.

Las propiedades complejas, incluyendo la vida, a menudo surgen de las interacciones de partes mucho más simples. Por ejemplo, observemos los dibujos de la figura 1.2. La propiedad de la “redondez” surge cuando las partes se organizan de un modo y no de otro. Las características de un sistema que no aparecen en ninguno de los componentes del sistema se denominan **propiedades emergentes**. La idea de que las estructuras con propiedades emergentes pueden ser creadas a partir de los mismos bloques básicos de construcción es un tema recurrente en nuestro mundo, y también en la biología.

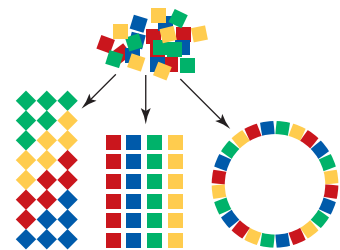
## Patrón en la organización de la vida

Los biólogos estudian todos los aspectos pasados y presentes de la vida. A través de su trabajo, estamos comenzando a entender que existe un gran patrón en la organización de la vida. Esa organización se produce en sucesivos niveles, con nuevas propiedades emergentes apareciendo en cada nivel (figura 1.3).

La organización de la vida se inicia cuando los átomos interactúan. Los **átomos** son los bloques fundamentales de construcción de todas las sustancias, vivas o inertes **1**. No hay átomos únicos de la vida, pero sí hay moléculas únicas. Las **moléculas** son átomos unidos en

Figura 1.2 Animada

Ejemplo de cómo pueden estructurarse objetos diferentes a partir de las mismas partes. La redondez es una propiedad emergente del objeto que se encuentra en el extremo derecho.



- átomo** Bloque de construcción fundamental de toda la materia.
- biosfera** Todas las regiones de la Tierra donde viven los organismos.
- célula** Unidad mínima de la vida.
- comunidad** Todas las poblaciones de todas las especies en un área determinada.
- ecosistema** Comunidad que interactúa con su medio.
- molécula** Asociación de dos o más átomos.
- organismo** Individuo que contiene una o más células.
- órgano** En organismos pluricelulares, una agrupación de tejidos involucrados en una tarea colectiva.
- población** Grupo de individuos de la misma especie que viven en una localidad y comparten un mismo acervo génico.
- propiedad emergente** Característica de un sistema que no aparece en ninguna de las partes componentes del sistema.
- sistemas orgánicos** En los organismos pluricelulares, conjunto de órganos que participan en una tarea colectiva que mantiene el organismo funcionando.
- tejido** En los organismos pluricelulares, células especializadas organizadas en un patrón que les permita realizar una función colectiva.

enlaces químicos **2**. Sólo los seres vivos crean las “moléculas de la vida”, que son lípidos y carbohidratos complejos, proteínas, ADN y ARN.

La propiedad emergente de la “vida” aparece en el siguiente nivel, cuando muchas moléculas de la vida se organizan como una célula **3**. Una **célula** es la unidad mínima de la vida que puede sobrevivir y reproducirse por sus propios medios gracias a la información contenida en su ADN y al aprovechamiento de energía y materias primas. Algunas células viven y se reproducen de manera independiente. Otras lo hacen como parte de un organismo pluricelular. Un **organismo** es un individuo que se compone de una o más células. Una planta de adormidera es un ejemplo de un organismo pluricelular **7**.

En la mayoría de los organismos pluricelulares, las células conforman tejidos **4**. Las células de un **tejido** están especializadas y organizadas en un patrón particular. El arreglo permite que las células realicen de manera colectiva una función en especial, como el movimiento que realiza el tejido muscular y el almacenamiento de grasas del que se encarga el tejido adiposo.

Un **órgano** es un conjunto organizado de tejidos que llevan a cabo de manera colectiva una tarea o conjunto de tareas en particular **5**. Por ejemplo, una flor es un órgano de reproducción en las plantas, mientras que un corazón es un órgano que bombea sangre en los animales. Un **sistema** es un conjunto de órganos y tejidos que interactúan para mantener el cuerpo de un individuo funcionando de manera óptima **6**. Ejemplos de sistemas incluyen las partes aéreas de una planta (sistema de brotes o retoños) y el corazón y los vasos sanguíneos de un animal (sistema circulatorio).

Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie, que viven en un área determinada **8**. Un ejemplo serían todas las adormideras californianas en la reserva de adormideras del Valle del Antílope, en California. En el siguiente nivel, una **comunidad** se compone de todas las poblaciones de todas las especies en un área determinada. La comunidad de la reserva del Valle del Antílope incluye las adormideras californianas y muchos otros organismos como microorganismos, animales y otras plantas **9**. Las comunidades pueden ser grandes o pequeñas, dependiendo del área definida.

El siguiente nivel de organización es el **ecosistema**, definido como una comunidad interactuando con el medio físico y químico. El nivel más inclusivo, la **biosfera**, abarca todas las regiones de la

corteza terrestre, las aguas y la atmósfera en las que viven los organismos **11**.



### **7** organismo pluricelular

Individuo que se compone de muchas células. Las células de esta planta de adormidera de California son parte de sus dos sistemas orgánicos: los brotes aéreos y los subterráneos.

### **8** población

Grupo de individuos unicelulares o pluricelulares de una especie que habitan en un área particular. Esta población de plantas de adormideras californianas se encuentra en la reserva de adormideras en el Valle del Antílope en California.

### **9** comunidad

Todas las poblaciones de todas las especies en un área específica. Estas plantas con flores son parte de la comunidad de la reserva de adormideras del Valle del Antílope.

### **10** ecosistema

Una comunidad que interactúa con su ambiente físico a través de la transferencia de energía y materia. La luz solar, el agua y otros factores físicos sostienen la comunidad natural en el Valle del Antílope.

### **11** biosfera

La suma de todos los ecosistemas: toda región de la atmósfera, corteza y aguas de la Tierra en la que viven los organismos. La biosfera es un sistema finito, en donde ningún ecosistema puede estar aislado de los demás.

## Para repasar en casa ¿Cómo se distingue lo “vivo” de lo “no vivo”?

- Todas las cosas, vivas o no, se componen de las mismas unidades de construcción: los átomos. Los átomos se unen en moléculas.
- Las propiedades únicas de la vida emergen a medida que ciertas clases de moléculas comienzan a organizarse en células.
- Los niveles más altos de la organización de la vida incluyen los organismos pluricelulares, las poblaciones, las comunidades, los ecosistemas y la biosfera.
- Las propiedades emergentes se presentan en cada nivel sucesivo de la organización de la vida.

## 1.3 ¿En qué se asemejan los seres vivos?

- › La continua entrada de energía y el intercambio de materiales mantienen la compleja organización de la vida.
- › Los organismos son sensibles y responden al cambio.
- › Todos los organismos utilizan la información del ADN heredado de sus progenitores, para su funcionamiento y reproducción.

A pesar de que no podemos definir “vida”, podemos comprender de manera intuitiva lo que significa debido a que todos los seres



**Figura 1.4 Animada** El flujo unidireccional y el intercambio de materiales en el mundo de la vida. La fotografía muestra un productor adquiriendo energía y nutrientes a partir del ambiente, y los consumidores adquiriendo la energía y los nutrientes alimentándose de los productores.

vivos comparten algunas características esenciales. Todos requieren aportaciones constantes de energía y materias primas, todos son sensibles y responden al cambio, y todos tienen ADN que guía su funcionamiento.

### Los organismos requieren energía y nutrientes

No todos los seres vivos comen, pero todos requieren energía y nutrientes de manera constante. La **energía** y la materia son esenciales para mantener el funcionamiento y la organización de la vida. La energía es la capacidad para realizar trabajo. Un **nutriente** es una sustancia que un organismo necesita para crecer y sobrevivir, pero que no puede fabricar por sí mismo.

Los organismos gastan mucho tiempo adquiriendo energía y nutrientes. Sin embargo, el tipo de energía y nutrientes que adquieren varía en forma considerable dependiendo del tipo de organismo. Las diferencias nos permiten clasificar a todos los seres vivos en dos categorías: productores y consumidores. Los **productores** elaboran su propio alimento haciendo uso de la energía y las materias primas simples que obtienen de su ambiente. Las plantas son productores que utilizan la energía del sol para fabricar azúcares a partir del dióxido de carbono del ambiente, mediante el proceso llamado **fotosíntesis**. En contraste, los **consumidores** no pueden fabricar sus propios alimentos. Obtienen energía y nutrientes alimentándose de otros organismos. Los animales son consumidores. También hay descomponedores que se alimentan de los desechos o residuos de otros organismos. Las sobras de los alimentos de los consumidores terminan en el ambiente, donde sirven como nutrientes para los productores. Dicho de otro modo, los nutrientes se reciclan entre los productores y los consumidores.

Sin embargo, la energía no se recicla. Fluye a través del mundo de la vida en una sola dirección: desde el ambiente, a través de los organismos, y de regreso al ambiente. El flujo de la energía mantiene la organización de los organismos, y es el fundamento de cómo los organismos interactúan entre sí y con su ambiente.

**ADN** Ácido desoxirribonucleico; almacena y conduce la información hereditaria que guía el crecimiento y el desarrollo.

**consumidor** Organismo que obtiene energía y nutrientes al alimentarse de tejidos, desechos o residuos de otros organismos.

**crecimiento** En especies pluricelulares, aumento en el número, tamaño y volumen de las células.

**desarrollo** Proceso de múltiples pasos por el cual la primera célula de un nuevo individuo se convierte en un adulto pluricelular.

**energía** Capacidad para hacer trabajo.

**fotosíntesis** Proceso por medio del cual los productores utilizan la energía luminosa para producir energía química que ocupan en la síntesis de azúcares a partir de dióxido de carbono.

**herencia** Transmisión de caracteres de padres a hijos a través del ADN.

**homeostasis** Conjunto de procesos mediante los cuales el organismo mantiene un equilibrio interno compatible con la vida.

**nutriente** Sustancia que un organismo necesita para el crecimiento y la supervivencia, pero que no puede elaborar por sí mismo.

**productor** Organismo que fabrica su propio alimento a partir de energía y materias primas del ambiente.

**reproducción** Proceso mediante el cual un individuo o varios producen descendencia.



**Figura 1.5** Los organismos perciben y responden a los estímulos. Este orangután bebé se está riendo en respuesta a las cosquillas. Los simios y los seres humanos emiten sonidos diferentes cuando les hacen cosquillas, pero los patrones sonoros son tan similares que se suele decir que los simios se ríen.



También es un flujo en un mismo sentido, puesto que en cada transferencia parte de la energía se pierde en forma de calor. Las células no pueden usar el calor para realizar trabajo. De este modo, toda la energía que entra al mundo de la vida lo abandona más tarde de manera permanente (figura 1.4).

### Los organismos perciben y responden al cambio

Un organismo no puede sobrevivir por mucho tiempo en un ambiente inestable, a menos que se adapte a los cambios. Por lo tanto, todo ser vivo tiene la capacidad de detectar y responder a las condiciones que se presentan tanto dentro como fuera de él (figura 1.5). Por ejemplo, después de comer, los azúcares de tus alimentos entran en tu torrente sanguíneo. Los azúcares agregados ponen en marcha una serie de eventos que hace que las células de todo el cuerpo absorban azúcar más rápido, por lo que decae el nivel de azúcar en la sangre. Esta respuesta mantiene tu nivel de azúcar en la sangre dentro de ciertos límites, lo que a su vez ayuda a mantener tus células vivas y tu cuerpo en funcionamiento.

El fluido en tu sangre es parte del ambiente interno de tu cuerpo, que se compone de todos los fluidos corporales al exterior de las células. A menos que el ambiente interno se mantenga dentro de ciertos rangos de composición, temperatura y otras condiciones, las células de tu cuerpo morirán. Al detectar y adaptarse a los cambios, tú y todos los demás organismos mantienen las condiciones del ambiente interno dentro de un intervalo que favorece la supervivencia celular. La **homeostasis** es el nombre de este proceso, y es una característica exclusiva de la vida.

### Los organismos utilizan ADN

Con pequeñas variaciones, los mismos tipos de moléculas realizan las mismas funciones básicas en todos los organismos. Por ejemplo, la información codificada en el **ADN** (ácido desoxirribonucleico) de un organismo dirige las actividades metabólicas en curso

que sostienen al individuo durante toda su vida. Tales actividades incluyen el **crecimiento**: un incremento en el número, tamaño y volumen de las células; el **desarrollo**: el proceso mediante el cual la primera célula de un nuevo individuo se convierte en un adulto pluricelular, y la **reproducción**: los procesos mediante los cuales los individuos producen descendencia.

Los individuos de toda población natural son semejantes en ciertos aspectos de su morfología y comportamiento, un resultado de la información compartida codificada en el ADN. Los orangutanes tienen el aspecto de orangutanes, y no de orugas, debido al ADN heredado del orangután, que se distingue del ADN de las orugas en la información que porta. La **herencia** se refiere a la transmisión del ADN de los padres a sus hijos. Todos los organismos reciben su ADN de los padres.

De este modo, el ADN es la base de las semejanzas tanto de forma como de función entre los organismos. No obstante, los detalles de las moléculas del ADN difieren, y allí radica la fuente de la diversidad de la vida. Pequeñas variaciones en los fragmentos de la estructura del ADN dan origen a las diferencias entre los individuos y entre los tipos de organismos. Como se verá en capítulos posteriores, estas diferencias son la materia prima de la evolución.

#### Para repasar en casa ¿En qué se parecen todos los seres vivos?

- ▶ El flujo de energía en un mismo sentido y el reciclaje de los nutrientes sostienen la organización de la vida.
- ▶ Los organismos perciben y responden a condiciones dentro y fuera de ellos mismos. Realizan ajustes que mantienen las condiciones de su ambiente interno dentro de un intervalo que favorece la supervivencia celular, un proceso que se denomina homeostasis.
- ▶ Los organismos crecen, se desarrollan y se reproducen con base en la información codificada en el ADN, que heredan de sus padres. El ADN es el fundamento de las similitudes y diferencias tanto de forma como de función.

- Existe una gran variación en los detalles de aspecto y otras características observables de los seres vivos.

Los seres vivos se diferencian de manera asombrosa en sus características observables. Varios esquemas de clasificación nos ayudan a organizar lo que sabemos acerca de esta variación, que llamamos **biodiversidad**.

Por ejemplo, los organismos pueden clasificarse en grupos extensos dependiendo de la presencia de un **núcleo**, que es un saco con dos membranas que encierra y protege el ADN de una célula. Las **bacterias** y las **arqueas** son organismos cuyo ADN se encuentra libre en el citoplasma. Todas las bacterias y las arqueas son unicelulares, lo que significa que cada organismo se compone de una célula (figura 1.6A,B). Como grupo, también son los organismos más diversos en su metabolismo: diferentes clases son productores o consumidores en casi todas las regiones de la biosfera. Algunos habitan en ambientes tan extremos como rocas en desiertos congelados, lagos de azufre hirvientes y desechos de reactores nucleares. Las primeras células sobre la Tierra debieron enfrentar condiciones igualmente difíciles para sobrevivir.

Durante mucho tiempo los organismos sin núcleo se llamaron procariotas y se asignaron al Reino Monera al creer que estaban relacionados evolutivamente al poseer este tipo de célula. Las bacterias y las arqueas están menos relacionadas entre sí de lo que se creyó. Las arqueas en realidad están mucho más relacionadas con los **eucariotes**, organismos cuyo ADN se encuentra contenido dentro de un núcleo. Algunos eucariotes viven como células individuales; otros son pluricelulares (figura 1.6C). Las células eucariotes son por lo regular más grandes y más complejas que las bacterias o las arqueas.

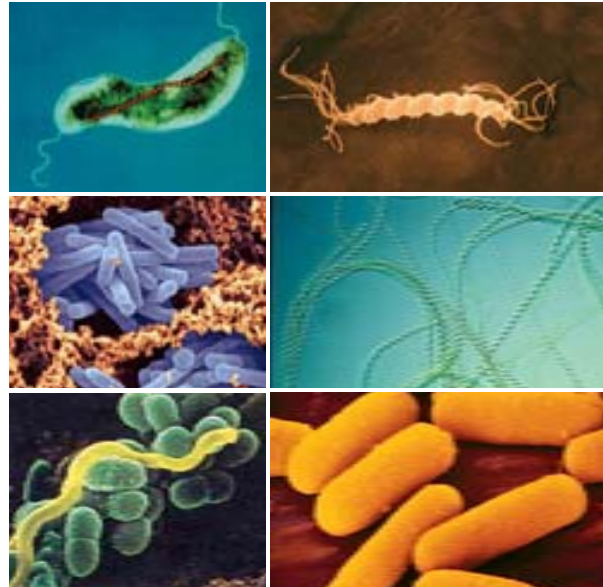
Por su estructura, los **protistas** son los eucariotes más sencillos, pero como grupo varían muchísimo. Los protistas abarcan desde las amibas unicelulares hasta las gigantescas algas marinas pluricelulares.

Los hongos, llamados **fungi**, son eucariotes pluricelulares. Los hongos son descomponedores que se alimentan por absorción, lo que significa que secretan enzimas que digieren el alimento al exterior del cuerpo, para que después sus células absorban los nutrientes liberados.

Las **plantas** son eucariotes pluricelulares que viven sobre la tierra o en ambientes de agua dulce y son productores fotosintéticos. Aparte de alimentarse a ellas mismas, las plantas y otros fotosintetizadores también sirven como alimento para la mayoría de los otros organismos en la biosfera.

Los **animales** son consumidores pluricelulares que ingieren los tejidos o jugos de otros organismos. Los herbívoros pastan, los carnívoros comen carne, los carroñeros consumen los desechos de

otros organismos, los parásitos extraen los nutrientes de los tejidos de un hospedero, etc. Los animales crecen y se desarrollan a través de una serie de etapas que los llevan hasta la forma adulta, y en su mayoría se mueven en forma activa durante gran parte de sus vidas.



**A** Las **bacterias** son de los organismos más diversos del planeta. Todas son unicelulares, pero los diferentes tipos varían tanto en forma como en tamaño. En el sentido de las manecillas del reloj desde el extremo superior izquierdo, una bacteria con una línea de cristales de hierro que actúa como una diminuta brújula; *Helicobacter*, un residente común en los estómagos de gatos, perros y humanos; una cianobacteria espiral; *E. coli*, residente benéfico de los intestinos humanos; tipos encontrados en la placa dental; células de *Lactobacillus* en el yogur.



**B** Las **arqueas** se parecen a las bacterias en que el ADN no está dentro de un núcleo, pero están mucho más relacionadas evolutivamente con los eucariotes. Izquierda, una arquea proveniente de los sedimentos volcánicos del océano. Derecha, dos tipos de arqueas provenientes de una fuente hidrotérmica en el fondo del mar.

**Figura 1.6 Animada** Representaciones de la diversidad de la vida.

**animal** Consumidor pluricelular que se desarrolla a través de una serie de etapas y movimientos durante una parte o la totalidad de su ciclo de vida.

**arquea** Grupo de organismos unicelulares que se distinguen de las eubacterias en su metabolismo y en otros caracteres moleculares.

**bacteria** Miembro de un gran grupo de organismos unicelulares procariotas.

**biodiversidad** Variación entre organismos vivientes.

**eucariotes** Organismo cuyas células tienen como característica un núcleo.

**fungi** Organismo que obtiene nutrientes por absorción de los nutrientes digeridos en el exterior del cuerpo.

**núcleo** Saco de doble membrana que encierra el ADN de una célula.

**planta** Productor fotosintético, pluricelular.

**protista** Grupo diverso de eucariotes unicelulares.

### Para repasar en casa ¿Cómo se distinguen los organismos entre sí?

- Los diferentes tipos de organismos varían mucho en las características observables. Por ejemplo, las células de algunos organismos tienen un núcleo, mientras que otros no.





Los **protistas** son un grupo de eucariontes muy diversos, que abarcan desde gigantescas algas pluricelulares hasta microscópicas células únicas. Muchos biólogos están considerando ahora a los "protistas" como varios grupos principales.



Las **plantas** son eucariontes pluricelulares fotosintéticos (realizan la fotosíntesis). En este grupo se desarrolló la tendencia a la formación de raíces, tallos y hojas. Las plantas son los productores primarios en los ecosistemas terrestres.



Los **fungi** son eucariontes que se nutren por absorción y se reproducen por esporas. La mayoría son pluricelulares. Existen distintas clases: parásitos, patógenos o descomponedores. Sin descomponedores como los fungi, las comunidades quedarían enterradas en sus propios desechos.



Los **animales** son eucariontes pluricelulares que ingieren tejidos o jugos de otros organismos. La mayoría se mueven en forma activa al menos durante parte de sus vidas.

**C** Las células **eucariontes** tienen el ADN contenido dentro de un núcleo.

## 1.5 Organización de la información sobre las especies

- › Cada tipo de organismo, o especie, tiene un nombre único.
- › Definimos y agrupamos especies con base en los caracteres compartidos.

Cada vez que descubrimos una nueva **especie**, o clase de organismo, le damos un nombre. La **taxonomía**, un sistema de nomenclatura y clasificación de especies, comenzó hace miles de años. Sin embargo, hacerlo de manera consistente no llegó a ser una prioridad sino hasta el siglo XVIII. En esa época, los exploradores y naturalistas europeos comenzaron a descubrir el alcance de la diversidad de la vida. Comenzaron a tener más y más problemas al comunicarse entre sí debido a que una sola especie solía tener muchos nombres.

Por ejemplo, un tipo de planta nativa de Europa, África y Asia fue conocida de forma alternativa como rosal perruno, rosal del brezo, brezo de brujas, hierba de la paciencia, brezo dulce, rosal silvestre, brezo perruno, bayas del perro, zarzarrosa, rosa mosqueta, árbol de la hepatitis, rosa de salto, árbol de cadera y semilla de cerdo... ¡y estos son sólo los nombres en un idioma! Las especies a veces también tenían múltiples nombres científicos, nombres en latín que eran descriptivos pero con frecuencia extravagantes. Por ejemplo, el nombre científico del rosal perruno era *Rosa sylvestris inodora seu canina* (rosal perruno silvestre sin olor), y también *Rosa sylvestris alba cum rubore, folio glabro* (rosa silvestre de color blanco rosado, con hojas lisas).

El naturalista del siglo XVIII Carolus Linnaeus (Carlos Linneo, en español) diseñó un sistema de nomenclatura que agrupaba a las especies de acuerdo con caracteres comunes simplificando la descripción de la especie. Mediante el sistema de Linneo, todas las especies tienen un nombre científico único compuesto por el **género**, que es un grupo de especies que comparten un conjunto único de características.

La segunda parte es el epíteto específico. Juntos, el nombre del género más el **epíteto específico** designan a una especie. De este modo, el rosal perruno ahora tiene un nombre oficial: *Rosa canina*.

Los nombres del género y la especie siempre se escriben en letras itálicas o cursivas. Por ejemplo, *Panthera* es un género de grandes felinos. Los leones pertenecen a la especie *Panthera leo*. Los tigres pertenecen a una especie diferente en el mismo género (*Panthera tigris*), lo mismo que los leopardos (*P. pardus*). Observa cómo el nombre del género puede ser abreviado después de que ha sido escrito más de una vez.

El sistema jerárquico de Linneo clasificó las especies en categorías cada vez más inclusivas. Cada categoría de Linneo, o **taxón**, es un grupo de organismos. Las categorías superiores a las especies (género, familia, orden, clase, filo o tronco, reino y dominio) son los taxones superiores (figura 1.7). Cada taxón superior se compone de un grupo del siguiente taxón inferior. Haciendo uso de este sistema, podemos clasificar toda la vida dentro de unas cuantas categorías y nombrar a la especie con los últimos dos taxones (figura 1.8 y tabla 1.1).

### Una rosa con otro nombre...

Los individuos de una especie comparten un conjunto único de características o rasgos. Por ejemplo, las jirafas tienen cuellos muy largos, manchas de color marrón sobre capas blancas, entre otras características. Estos son ejemplos de rasgos morfológicos (*morpho*, o *morfo*, significa forma). Los individuos de una especie también comparten rasgos fisiológicos, como las actividades metabólicas, y responden de la misma manera a ciertos estímulos, como cuando las jirafas hambrientas se alimentan de las hojas superiores de los árboles. Estos son rasgos de comportamiento.

				
<b>DOMINIO</b>	Eukarya	Eukarya	Eukarya	Eukarya
<b>REINO</b>	Plantae	Plantae	Plantae	Plantae
<b>FILO</b>	Magnoliophyta	Magnoliophyta	Magnoliophyta	Magnoliophyta
<b>CLASE</b>	Magnoliopsida	Magnoliopsida	Magnoliopsida	Magnoliopsida
<b>ORDEN</b>	Apiales	Rosales	Rosales	Rosales
<b>FAMILIA</b>	Apiaceae	Cannabaceae	Rosaceae	Rosaceae
<b>GÉNERO</b>	<i>Daucus</i>	<i>Cannabis</i>	<i>Rosa</i>	<i>Rosa</i>
<b>ESPECIE</b>	<i>carota</i>	<i>sativa</i>	<i>acicularis</i>	<i>canina</i>
<b>NOMBRE COMÚN</b>	zanahoria	mariguana	rosa ártica	rosa silvestre

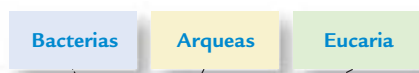
**Figura 1.7** Clasificación de

Linneo de cinco especies que están relacionadas a diferentes niveles. Cada especie se ha asignado a grupos cada vez más inclusivos, o taxones: en este caso, desde el género hasta el dominio, propuesto por Woese.

- › **Adivina:** ¿Cuál de las plantas que se muestran aquí están en el mismo orden?

Respuesta: la mariguana, la rosa silvestre se encuentran en el orden Rosales





Un sistema de tres dominios clasifica toda la vida entre ellos: bacterias, arqueas y eucaria (eucariontes). El dominio eucaria incluye a todos los organismos eucariontes.



Un sistema de clasificación de seis reinos en el cual todos los eucariontes han sido separados en cuatro reinos: protistas, plantas, fungi y animales. El reino protista incluye a los eucariontes pluricelulares más antiguos y a todos los eucariontes unicelulares.

**Tabla 1.1** Toda la vida en tres dominios

Bacterias	Unicelulares, sin núcleo. Es el linaje más antiguo.
Arqueas	Unicelulares, sin núcleo. En términos de evolución, están más cerca de eucariontes que las bacterias.
Eucaria	Células eucariontes (con un núcleo). Especies unicelulares y pluricelulares categorizadas como protistas, plantas, fungi y animales.

**Figura 1.8** Dos maneras de contemplar la gran pintura de la vida. Las líneas en los diagramas indican las conexiones evolutivas. Compárese con la figura 1.6.

Una especie es asignada a un taxón superior con base en algún conjunto de rasgos o características que comparte con otras especies. Esta asignación puede cambiar a medida que descubrimos más acerca de la especie y las características involucradas. Por ejemplo, Linneo agrupó las plantas por el número y arreglo de sus partes reproductivas sexuales, un esquema que produjo pares extraños, como las higuierillas con los árboles de pino. Al tener más información en la actualidad, colocamos a estas plantas en filos separados.

Algunas características varían un poco dentro de una especie, tal como el color de los ojos varía en las personas. Sin embargo, existen enormes diferencias entre las especies. Piensa en las petunias y las ballenas, los escarabajos y los emús. Tales especies tienen un aspecto muy diferente, de modo que es fácil separarlas. Las especies que comparten un ancestro más reciente pueden ser mucho más difíciles de distinguir (figura 1.9).

¿Cómo sabemos si organismos de aspecto semejante pertenecen a especies diferentes o no? La respuesta breve es que nos basamos en la información que tenemos. Por ejemplo, los primeros naturalistas estudiaban la anatomía y la distribución, que eran los únicos elementos disponibles en su tiempo. De este modo, las especies eran nombradas y clasificadas de acuerdo con la similitud morfológica y el lugar donde vivían. Los biólogos de la actualidad tienen a su disposición una variedad de técnicas e instrumentos más sofisticados que los del siglo XVIII. Son capaces de estudiar características que los primeros naturalistas ni siquiera conocían: la bioquímica, por ejemplo.

El biólogo evolutivo Ernst Mayr definió a la especie como uno o más grupos de individuos que pueden cruzarse y producir

descendencia fértil. Este es el “concepto de especie biológica” es útil, pero no es aplicable a todos los seres vivos. Por ejemplo, no todas las poblaciones de una especie siguen reproduciéndose. En muchos casos, nunca podremos saber si las poblaciones separadas por una gran distancia podrían cruzarse con éxito incluso si llegaran a reunirse. Además, a menudo las poblaciones continúan cruzándose incluso a medida que van diferenciándose, de modo que el momento exacto en el cual llegan a ser especies separadas es con frecuencia imposible de determinar. Retomaremos el tema de la especiación en el capítulo 17, pero por ahora es útil recordar que una “especie” es una construcción conveniente, pero artificial, de la mente humana.



**Figura 1.9** Cuatro mariposas, dos especies: ¿cuál es cuál? En la línea superior, dos formas de la especie *Heliconius melpomene*; en la línea inferior, otras dos de la especie *H. erato*. Estas dos especies nunca se cruzan. Sus patrones de coloración, alternos pero semejantes, evolucionaron como una señal compartida de peligro dirigida a las aves locales para indicarles que tienen un sabor horrible.

**epíteto específico** Segunda parte del nombre de una especie.

**especie** Grupo de organismos que se reproducen entre sí.

**género** Taxón que agrupa a varias especies relacionadas con un ancestro común. El género es la primera palabra de las dos que asignan el nombre de una especie.

**taxón** Categoría linneana; agrupación de organismos.

**taxonomía** Ciencia que tiene como objetivo nombrar y clasificar a los seres vivos.

### Para repasar en casa ¿Cómo podemos mantener un registro de todas las especies que conocemos?

- Cada especie tiene un nombre científico único, compuesto de dos partes.
- Diversos sistemas de clasificación agrupan las especies con base en rasgos o características compartidos.

## 1.6 La naturaleza de la ciencia

- › El pensamiento crítico significa juzgar la calidad de la información antes de aceptarla.
- › Los científicos hacen y prueban predicciones refutables acerca de cómo funciona el mundo natural.
- › La ciencia se limita a aquello que es observable.

### Pensar acerca de pensar

La mayoría de nosotros da por sentado que piensa por sí mismo, pero ¿en verdad es así? Te sorprenderías si supieras con cuánta frecuencia permitimos que otros piensen por nosotros. Por ejemplo, una responsabilidad de la escuela, que es impartir tanta información como sea posible a los estudiantes, encaja a la perfección con el deber del estudiante, que es adquirir tanto conocimiento como sea posible. Sin embargo, en este rápido intercambio de información, es muy fácil olvidar el aspecto de la calidad de lo que se está intercambiando. Cada vez que aceptas información sin cuestionarla, estás permitiendo que alguien más piense por ti.

El **pensamiento crítico** es el proceso deliberado de juzgar la calidad de la información antes de aceptarla. La palabra “crítico” viene del griego *kritikos*, que significa “juicio con discernimiento”. Cuando haces uso del pensamiento crítico, te mueves más allá del contenido de la nueva información al considerar la evidencia de soporte, el sesgo o la parcialidad de la información y las interpretaciones alternativas. ¿Cómo puede lograr esto el atareado estudiante? El pensamiento crítico no requiere tiempo adicional, sólo un poco de precaución adicional. Existen muchas maneras de hacerlo. Por ejemplo, puedes hacerte algunas de estas preguntas al momento de aprender algo nuevo:

- ¿Qué mensaje me están pidiendo que acepte?
- ¿El mensaje está basado en una opinión o en evidencias?
- ¿Existe una manera diferente de interpretar la evidencia?
- ¿Qué tan parcial puede ser el presentador?
- ¿Cómo mis propias creencias afectan lo que estoy aprendiendo?

Tales preguntas son ante todo una manera de estar consciente acerca de tu aprendizaje. Ellas te ayudarán a decidir si permites que la nueva información guíe tus creencias y tus acciones.



### Cómo funciona la ciencia

El pensamiento crítico es una parte de la **ciencia**, el estudio sistemático del mundo observable y su funcionamiento (figura 1.10). Una línea de investigación científica suele comenzar con la curiosidad acerca de algo observable, como una disminución en el número de aves de un área en particular. De manera rutinaria, un científico se informará acerca de lo que otros han descubierto antes de elaborar una **hipótesis**, es decir, una explicación comprobable para un fenómeno natural. Un ejemplo de una hipótesis sería: “El número de aves está disminuyendo debido a que el número de gatos ha aumentado”. Hacer una hipótesis de esta manera es un ejemplo de **razonamiento inductivo**, lo que significa que se llega a una conclusión con base en las observaciones que uno ha realizado. El razonamiento inductivo es la manera en que nos encontramos con nuevas ideas acerca de grupos de objetos o eventos.

A continuación, se establece la **predicción**, o el establecimiento de alguna condición que debería existir si la hipótesis fuera correcta. Hacer predicciones se conoce como el proceso si...-entonces..., en el cual la parte del “si...” es la hipótesis, y la parte del “entonces...” es la predicción. El uso de una hipótesis para efectuar una predicción es una forma del **razonamiento deductivo**, esto es, el proceso lógico de utilizar una premisa general para obtener una conclusión acerca de un caso específico.

Tabla 1.2 Ejemplo del método científico

1. Formular una hipótesis	Observar algún aspecto de la Naturaleza	Los síntomas de la resaca varían en intensidad.
2. Comprobar la hipótesis	Pensar en una explicación para la observación (una hipótesis) Hacer una predicción basada en la hipótesis  Probar la predicción (mediante experimentos o sondeos)	El consumo de alcachofas reduce la gravedad de los síntomas de la resaca.  Si comer alcachofas reduce la gravedad de los síntomas de la resaca, entonces el consumo de un extracto de alcachofas reducirá la gravedad de una resaca después del consumo de alcohol.  Durante una fiesta donde se consume alcohol, se administra el extracto de alcachofa a la mitad de las personas que se encuentran bebiendo. Al día siguiente, se pregunta a todos los que consumieron alcohol en la fiesta el grado de los síntomas de la resaca.
3. Evaluar la hipótesis	Analizar los resultados de las pruebas (datos) y hacer conclusiones	Se examina si existe una correlación entre la ingesta del extracto de alcachofa y la reducción de los síntomas de la resaca. Se envían los resultados y conclusiones a una revista científica con arbitraje imparcial para su publicación.



**Figura 1.10** Los científicos hacen investigación. De izquierda a derecha, investigando la vida salvaje en Nueva Guinea; haciendo la secuenciación del genoma humano; buscando hongos en el polvo atmosférico recolectado en Cabo Verde; mejorando la eficacia de la producción de biocombustibles a partir de desechos agrícolas; estudiando los beneficios del control de malas hierbas en las granjas.

A continuación, un científico ideará maneras para probar una predicción. Las pruebas pueden ser realizadas sobre un **modelo**, es decir, un sistema similar al estudiado, si es que trabajar con un objeto o evento en forma directa no es posible. Por ejemplo, las enfermedades de los animales a menudo son utilizadas como modelos para investigar enfermedades humanas semejantes. Las observaciones cuidadosas son una manera de probar las predicciones que surgen de una hipótesis. Esos son los **experimentos**: pruebas diseñadas para respaldar o rechazar una predicción. Un experimento típico explora una relación de causa y efecto.

Los investigadores estudian las relaciones causales mediante la modificación u observación de las **variables**, las cuales son características o eventos que pueden diferir entre los individuos o a través del tiempo. Una **variable independiente** está definida o controlada por la persona que efectúa el experimento. Una **variable dependiente**

es un resultado observado que se supone que es influido por la variable independiente. Por ejemplo, una variable independiente en una investigación de prevenciones para la resaca puede ser la administración de un extracto de alcachofa antes del consumo de alcohol. La variable dependiente en este experimento sería la intensidad o gravedad de la resaca por venir.

Los sistemas biológicos son complejos, con muchas variables en interacción. Puede ser difícil estudiar una variable aislada del resto. De este modo, los investigadores en biología a menudo prueban dos grupos de individuos de manera simultánea. Un **grupo experimental** es un conjunto de individuos que tiene una cierta característica o recibe un tratamiento determinado. A este grupo se le hacen pruebas junto con el **grupo control**, que es idéntico al grupo experimental, excepto por una variable independiente: la característica o el tratamiento que se está probando. Cualquier diferencia en los resultados experimentales hallados entre los dos grupos debería ser un efecto de modificar la variable.

Los resultados de prueba, o **datos**, que son consistentes con la predicción son evidencia en apoyo de la hipótesis. Los datos que no son consistentes con la predicción son evidencia de que la hipótesis es errónea y debería ser revisada.

Una parte necesaria de la ciencia es el informe de los resultados y conclusiones obtenidos, de una manera estandarizada, como en un artículo de una revista científica con arbitraje imparcial. El comunicado les proporciona a otros científicos una oportunidad para verificar y confirmar el trabajo.

El planteamiento, prueba y evaluación de las hipótesis se denomina **método científico** (tabla 1.2).

**ciencia** Estudio sistemático del mundo observable.

**datos** Registro de observaciones o de resultados experimentales.

**experimento** Prueba diseñada para respaldar o rechazar una predicción.

**grupo control** En un experimento, grupo de individuos que no son expuestos a la variable independiente que se está probando.

**grupo experimental** En un experimento, grupo de individuos en los que se miden los efectos cuando son expuestos a una variable independiente.

**hipótesis** Explicación comprobable de un fenómeno natural.

**método científico** Conjunto de pasos que llevan a cabo el planteamiento de un problema, la explicación o predicción a través de una hipótesis y la comprobación y evaluación de ésta.

**modelo** Sistema análogo similar al estudiado. Es utilizado para probar las hipótesis.

**pensamiento crítico** Juzgar la información antes de aceptarla.

**predicción** Afirmación, basada en una hipótesis, acerca de una condición que debería existir si la hipótesis fuera correcta.

**razonamiento deductivo** Utilizar una idea general para hacer una conclusión acerca de un caso específico.

**razonamiento inductivo** Obtener una conclusión con base en una observación.

**variable** En un experimento, una característica o evento que difiere entre los individuos o a lo largo del tiempo.

**variable dependiente** En un experimento, la variable que se supone que es afectada por la variable independiente que se está probando.

**variable independiente** Variable que es controlada por un experimentador investigador a fin de explorar su relación respecto a una variable dependiente.

### Para repasar en casa ¿Qué es la ciencia?

- La ciencia sólo se ocupa de lo que es observable: aquellos objetos o eventos para los que puede obtenerse evidencia objetiva.
- El método científico consiste en plantear, probar y evaluar hipótesis. Es una manera de pensamiento crítico, o de juzgar de manera sistemática la calidad de la información antes de permitirle que guíe nuestras creencias y acciones.
- Los experimentos miden cómo el cambio en una variable independiente afecta a una variable dependiente.



## 1.7 Ejemplos de experimentos biológicos

- Los investigadores desentrañan las relaciones de causa y efecto en los complejos procesos naturales al modificar una variable a la vez.

Existen diferentes maneras de hacer investigación en biología. Algunos biólogos hacen muestreos y observan sin hacer hipótesis. Algunos más hacen hipótesis y dejan la experimentación a otras personas. A pesar de las diferencias, los experimentos científicos suelen estar diseñados en forma organizada, sistemática y consistente. Los investigadores tratan de modificar una variable independiente a la vez, y observan qué le ocurre a una variable dependiente.

Para que tengamos una idea de cómo funcionan los experimentos biológicos, a continuación resumiremos dos estudios ya publicados.

### Papas fritas y dolor estomacal

En 1996 la Administración de Alimentos y Fármacos de Estados Unidos (Food Drug Administration) aprobó Olestra®, un sustituto de grasas, elaborado a partir de azúcar y aceite vegetal, como un aditivo alimenticio. Las papas fritas fueron el primer producto con Olestra en el mercado de Estados Unidos.

Poco tiempo después surgió una acalorada controversia acerca del aditivo alimenticio. Muchas personas se quejaron de sufrir

problemas intestinales después de comer las papas, por lo que concluyeron que el causante era el Olestra. Dos años más tarde, investigadores de la Escuela de Medicina de la Universidad Johns Hopkins diseñaron un experimento para probar si Olestra provocaba cólicos.

Los investigadores predijeron que si el Olestra en realidad provocaba cólicos, entonces quienes consumieran este aditivo tendrían más probabilidades de padecerlos que las personas que no lo hicieran. Para comprobar la predicción, emplearon como “laboratorio” un cine de Chicago. Pidieron a más de 1100 personas entre los 13 y 38 años de edad que acudieran a ver una película y comieran una porción de papas fritas. Cada persona recibió una bolsa sin marca que contenía 13 onzas del producto.

En este experimento, los individuos que recibieron las papas que contenían Olestra fueron el grupo experimental y quienes recibieron una bolsa de papas fritas normales conformaron el grupo control. La variable independiente fue la presencia o la ausencia de Olestra en las papas.

Unos cuantos días después de finalizar el experimento, los investigadores contactaron a todas las personas participantes y recolectaron los informes de problemas gastrointestinales posteriores a la exhibición de la película. De las 563 personas que constituyeron el grupo experimental, 89 (15.8 por ciento) se quejaron de cólicos. Sin embargo, también lo hicieron 93 de las 529 personas (17.6 por ciento) que constituyeron el grupo de control, que habían ingerido papas fritas normales.

Las personas tenían casi la misma probabilidad de padecer cólicos ya fuera que hubieran o no comido las papas preparadas con Olestra. Estos resultados refutaron la predicción, de manera que los investigadores concluyeron que el consumo de Olestra no provocaba los cólicos (figura 1.11).

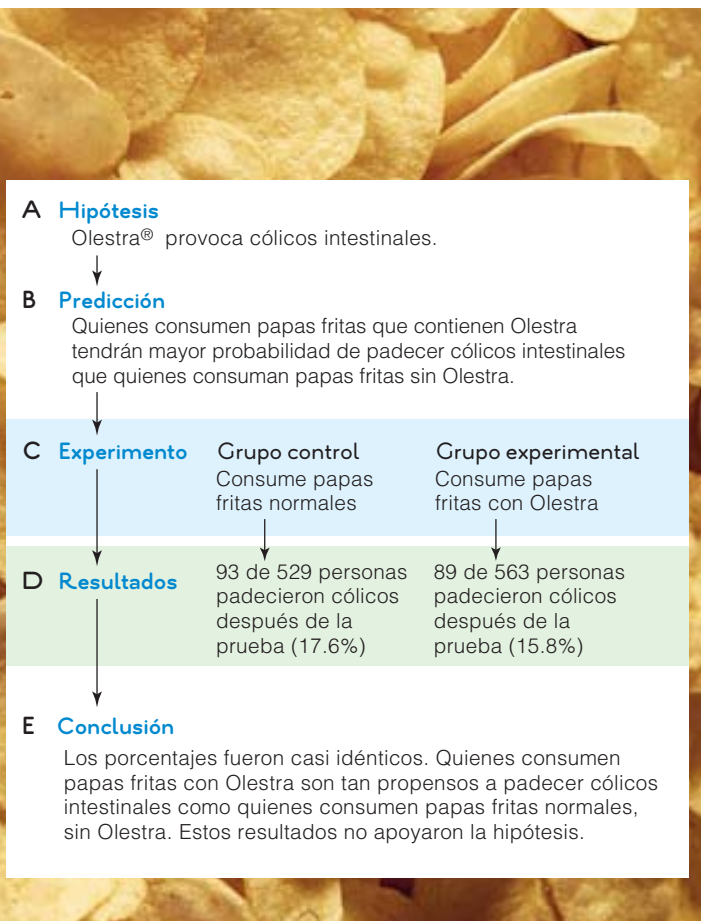
### Mariposas y aves

Consideremos a la mariposa pavorreal, un insecto alado que recibió este nombre debido a las enormes y coloridas manchas en sus alas. En el 2005, los investigadores publicaron un informe sobre sus pruebas para identificar los factores que ayudan a las mariposas pavorreal a defenderse de los pájaros insectívoros. Los investigadores hicieron dos observaciones. Primero, cuando una mariposa pavorreal se encuentra en reposo, dobla sus alas de modo que sólo se muestre el oscuro reverso (figura 1.12A). Segundo, cuando una mariposa ve que se aproxima un depredador, agita sus alas, abriéndolas y cerrándolas, mientras que, al mismo tiempo, cada ala delantera se desliza sobre la trasera produciendo un sonido sibilante y una serie de chasquidos.

**Figura 1.11** Los pasos en un experimento científico para determinar si el Olestra provocaba cólicos. Un informe de este estudio fue publicado en el *Journal of the American Medical Association* en enero de 1998.

**» Adivina:** ¿Cuál era la variable dependiente en este experimento?

Respuesta: Si una persona tenía o no cólicos





**Figura 1.12** Defensas de la mariposa pavorreal contra las aves depredadoras. **A** Con las alas plegadas, una mariposa pavorreal en reposo se parece a una hoja seca. **B** Cuando se aproxima un ave, la mariposa aletea varias veces, abriendo y cerrando sus alas, con un comportamiento que expone las brillantes manchas de sus alas y también produce sibilantes sonidos y chasquidos.

Los investigadores probaron si el comportamiento desalentaba a los paros (herrerillos) azules. **C** Cubrieron con pintura las manchas de las alas de algunas mariposas, cortaron la parte de las alas que producían los sonidos en otras mariposas, e hicieron ambas cosas en un tercer grupo de mariposas; más adelante, los biólogos expusieron cada mariposa a un pájaro hambriento.

Los resultados, que se enlistan en la **tabla 1.3**, apoyaron la hipótesis de que tanto las manchas como los sonidos producidos por la mariposa pavorreal pueden disuadir a las aves depredadoras.

**>> Adivina:** ¿Qué porcentaje de mariposas sin manchas ni sonidos sobrevivieron a la prueba?

Respuesta: Sólo 20 por ciento

Los investigadores tuvieron curiosidad acerca de por qué la mariposa pavorreal aleteaba. Después de revisar estudios previos, formularon dos hipótesis que podrían explicar el comportamiento de abrir y cerrar las alas:

1. Aunque el aleteo tal vez atraiga a las aves depredadoras, también expone las manchas brillantes de la mariposa, que asemejan los ojos de un búho (**figura 1.12B**). Cualquier cosa parecida a los ojos de un búho asusta a las avecillas comedoras de mariposas, de modo que al exponer las manchas de sus alas, la mariposa puede desalentar a los depredadores.
2. Los sonidos sibilantes y los chasquidos que se producen cuando la mariposa pavorreal frota las secciones de sus alas, una contra otra, pueden ser una defensa adicional que disuade a las aves depredadoras.

Los investigadores decidieron probar sus hipótesis, haciendo las siguientes predicciones:

1. Si las mariposas pavorreal asustan a las aves depredadoras al exponer sus brillantes manchas en las alas, entonces los individuos con manchas en sus alas tendrán menos probabilidad de ser comidos por las aves depredadoras que aquellos sin manchas en las alas.
2. Si los sonidos que producen las mariposas pavorreal desalientan a las aves depredadoras, entonces los individuos que producen sonidos tendrán menos probabilidades de ser comidos por las aves depredadoras que los individuos silenciosos.

**Tabla 1.3** Resultados del experimento de la mariposa pavorreal\*

Manchas en las alas	Sonido de las alas	Número total de mariposas	Número de mariposas consumidas	Número de mariposas sobrevivientes
Con manchas	Con sonido	9	0	9 (100%)
Sin manchas	Con sonido	10	5	5 (50%)
Con manchas	Sin sonido	8	0	8 (100%)
Sin manchas	Sin sonido	10	8	2 (20%)

\* *Procedimientos de la Royal Society of London, Series B* (2005) 272: 1203–1207.

El siguiente paso fue realizar el experimento. Los investigadores utilizaron un marcador para pintar de negro las manchas de las alas de algunas mariposas, y cortaron con tijeras la parte que produce sonido en las alas traseras de otras. En un tercer grupo, hicieron ambas cosas a las mariposas. Luego, los investigadores colocaron a cada mariposa en una jaula grande con un paro o herrerillo azul hambriento (**figura 1.12C**) y después observaron a la pareja durante 30 minutos.

La **tabla 1.3** enlista los resultados del experimento. Todas las mariposas con las manchas sin modificar en sus alas sobrevivieron, sin importar que produjeran sonido o no. En contraste, sólo la mitad de las mariposas con las manchas cubiertas, pero que podían producir sonidos con las alas, sobrevivieron. La mayoría de las mariposas que no tenían manchas ni estructuras para emitir sonidos fueron devoradas al poco tiempo. Los resultados de la prueba confirmaron ambas predicciones, de modo que apoyaron las hipótesis. Las aves son desalentadas por los sonidos de las alas de las mariposas pavorreal, pero lo son todavía más por las manchas de sus alas.

### Para repasar en casa ¿Por qué los biólogos realizan experimentos?

- ▶ Los procesos naturales con frecuencia se ven influidos por muchas variables que interactúan entre sí.
- ▶ Los experimentos ayudan a los investigadores a desentrañar las causas de complejos procesos naturales al enfocarse en los efectos que produce la modificación de una sola variable.

- › La ciencia es, de manera ideal, un proceso de autocorrección debido a que los científicos verifican sus trabajos entre sí.



1 Con los ojos vendados, Natalia toma al azar un frijol de dulce de un tarro. Se tienen 120 frijoles de dulce de color verde y 280 de color negro en el tarro, de modo que 30% de los dulces del tarro son verdes y 70% son negros.



2 El tarro se oculta de la vista de Natalia antes de que se quite la venda. Ella ve un frijol de dulce de color verde en su mano y supone que el tarro sólo contiene frijoles verdes.



3 Con los ojos vendados de nuevo, Natalia saca 50 frijoles de dulce del tarro. Ella finaliza con 10 de color verde y 40 de color negro.



4 La muestra más grande le lleva a suponer a Natalia que la quinta parte de los frijoles de dulce del tarro son de color verde (20%) y las cuatro quintas partes son de color negro (80%). La muestra se aproxima mucho a la proporción real de 30% de frijoles verdes contra 70% de frijoles negros en el tarro. Mientras más veces repita Natalia el muestreo, más cerca estará de conocer la proporción real.

Figura 1.13 Animada Demostración del error de muestreo.

### Problema con las tendencias

Los investigadores rara vez pueden observar a todos los individuos de un grupo. Por ejemplo, los exploradores a los cuales nos referi-

mos en la sección 1.1 no examinaron (y no podrían haberlo hecho) toda la parte no habitada de Nueva Guinea. El mismo bosque de niebla encubre más de dos millones de acres de las montañas Foja, de manera que examinarlo todo ocuparía enormes cantidades de tiempo y esfuerzo. Aparte, recorrer incluso una pequeña área puede dañar los delicados ecosistemas del bosque.

Debido a estas limitaciones, los investigadores a menudo examinan subconjuntos de un área, una población, un evento, o algún otro aspecto de la Naturaleza. Prueban o sondean el subconjunto para luego utilizar los resultados a fin de hacer generalizaciones. Sin embargo, la generalización a partir de un subconjunto es riesgosa debido a que un subconjunto puede no ser representativo de todo el conjunto.

Por ejemplo, el canguro arborícola de manto dorado (*Dendrolagus pulcherrimus*) fotografiado a la derecha fue identificado por primera vez en 1993 en la cima de una montaña boscosa en Nueva Guinea. Por más de una década, la especie nunca fue vista fuera de ese hábitat, el cual se reducía cada año debido a las actividades humanas.

De este modo, el canguro arborícola de manto dorado fue considerado uno de los animales con mayor riesgo de extinción en el planeta. Tiempo después, en el 2005, los exploradores en Nueva Guinea descubrieron que esta especie era bastante común en el bosque de niebla de las montañas Foja. Como consecuencia, los biólogos ahora creen que su futuro está asegurado, al menos por el momento.



### Problemas con la probabilidad

Hacer generalizaciones a partir de pruebas o sondeos en un subconjunto es riesgoso debido al error de muestreo. El **error de muestreo** es una diferencia entre los resultados obtenidos a partir de un subconjunto y los resultados provenientes del conjunto entero (figura 1.13).

Como se mostró en el ejemplo del canguro arborícola de manto dorado, a veces es imposible evitar el error de muestreo. Sin embargo, conocer cómo puede ocurrir ayuda a los investigadores a diseñar mejor sus experimentos y minimizar este error. Por ejemplo, el error de muestreo puede ser un problema sustancial con un subconjunto pequeño, de manera que los experimentadores intentan comenzar con una muestra más o menos grande y repetir sus experimentos.

Para entender por qué tales prácticas reducen el riesgo del error de muestreo, piensa acerca de lo que ocurre cuando arrojas una moneda al aire. Existen dos posibles resultados: cara o cruz. Así, con cada intento, la oportunidad de que la moneda caiga con la cara hacia arriba es de una de dos ( $1/2$ ), lo cual es una proporción de 50 por ciento. No obstante, cuando arrojas una moneda varias veces, a menudo cae con cara, o cruz, varias veces en serie. Con sólo tres tiradas, la proporción de veces que la cara cae hacia arriba puede estar bastante lejos de 50 por ciento. Con

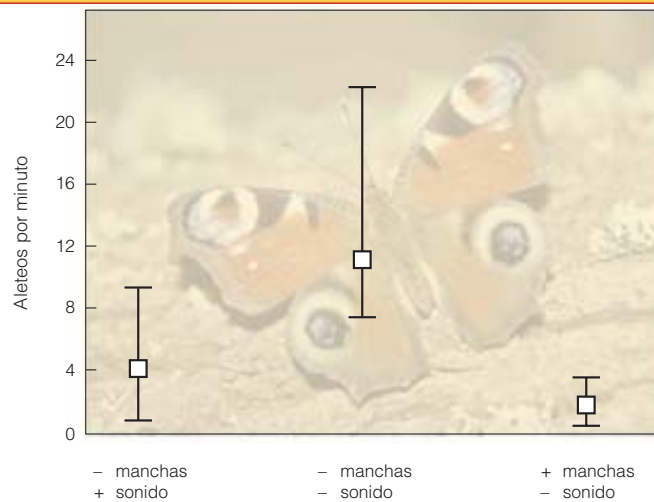
**Figura 1.14** Ejemplo de barras de error en una gráfica. Esta gráfica en particular fue adaptada a partir de la investigación de la mariposa pavorreal descrita en la sección 1.7.

Los investigadores registraron el número de veces que cada mariposa aleteaba en respuesta al ataque de un ave.

Los cuadrados representan la frecuencia promedio del aleteo para cada conjunto de muestra de las mariposas. Las barras de error que se extienden por encima y por debajo de los cuadrados indican el intervalo de valores: el error de muestreo.

**>> Adivina:** ¿Cuál es la velocidad más alta a la que una mariposa sin manchas o sonidos mueve sus alas?

Respuesta: 22 veces por minuto



1000 tiradas, la proporción total de veces que la moneda cae con la cara hacia arriba estará cerca de 50 por ciento.

En casos como el de arrojar una moneda, es posible calcular la **probabilidad**: la medida, expresada como un porcentaje, de la posibilidad de que ocurra un resultado particular. Esa posibilidad depende del número total de resultados posibles. Por ejemplo, si 10 millones de personas entran a un sorteo, cada una tiene la misma probabilidad de ganar: 1 en 10 millones, es decir, un muy improbable 0.00001 por ciento.

El análisis de los datos experimentales incluye con frecuencia cálculos de probabilidad. Si se determina que un resultado presenta baja probabilidad de que haya ocurrido por azar, se dice que es **estadísticamente significativo**. En este contexto, la palabra "significativo" no se refiere a la importancia del resultado. Significa que el resultado ha estado sujeto a un riguroso análisis estadístico que muestra que tiene una muy baja probabilidad (por lo regular de 5 por ciento o menor) de ser distorsionado por el error de muestreo.

La variación en los datos se muestra a menudo con barras de error en una gráfica (figura 1.14). Dependiendo de la gráfica, las barras de error pueden indicar una variación alrededor de un promedio para un conjunto de muestras o la diferencia entre dos conjuntos de muestras.

## Problemas con la tendencia o sesgo

Cuando se estudia a los seres humanos, suele ser imposible la experimentación con una variable simple apartada de todas las demás. Por ejemplo, recuerda que las personas que participaron en el experi-

mento de Olestra fueron elegidas de manera aleatoria. Esto significa que el estudio no fue controlado tomando en cuenta las diferencias debidas al sexo, la edad, el peso, los medicamentos consumidos, entre otras. Tales variables bien pueden haber influido en los resultados.

Los seres humanos somos subjetivos por naturaleza, y los científicos no son la excepción. Los investigadores corren el riesgo de interpretar sus resultados en términos de lo que quieren descubrir. Esta es la razón por la cual acostumbran diseñar experimentos que produzcan resultados cuantitativos, ya sean conteos o algunos otros datos que pueden ser medidos u obtenidos de manera objetiva. Tales resultados minimizan el potencial de parcialidad o prejuicio (sesgo) y también proporcionan a otros científicos una oportunidad para repetir los experimentos y verificar las conclusiones obtenidas de los mismos.

Este último punto nos lleva de regreso al papel del pensamiento crítico en la ciencia. Los científicos esperan que sus colegas pongan a prueba sus hipótesis evitando cualquier sesgo, y en dado caso, refutarlas. Si un científico no lo hace, entonces otros lo harán, porque en la ciencia exponer los errores es tan útil como aplaudir las ideas. La comunidad científica se compone de gente de pensamiento crítico que intenta encontrar los defectos en las ideas de los otros. Sus esfuerzos colectivos hacen de la ciencia un esfuerzo continuo de autocorrección.

**error de muestreo** Diferencia entre los resultados obtenidos de probar un grupo entero de sucesos o de individuos y los resultados derivados de probar un subconjunto del grupo.

**estadísticamente significativo** Resultado que marca una tendencia estadística, lo que indica que es improbable que ocurra debido al azar.

**probabilidad** Posibilidad de que un resultado específico de un evento suceda; depende de la cantidad total de resultados posibles.

## Para repasar en casa ¿De qué manera la ciencia aborda los riesgos potenciales de hacer investigación?

- Los investigadores minimizan el error de muestreo mediante el uso de muestras de gran tamaño, o bien repitiendo sus experimentos.
- Los cálculos de probabilidad pueden mostrar si es probable que un resultado haya ocurrido sólo por azar.
- La ciencia es un proceso de autocorrección debido a que es llevada a cabo por una comunidad de personas que verifican en forma sistemática sus propias ideas y las de los demás.



- › Las teorías científicas son nuestras mejores descripciones de la realidad.
- › La ciencia nos ayuda a ser objetivos respecto a nuestras observaciones, en parte porque está limitada a lo que es observable.

### Acerca de la palabra “teoría”

Supongamos que una hipótesis se mantiene incluso después de años de pruebas, es consistente con todos los datos que se obtienen y nos ha ayudado a hacer útiles predicciones sobre otros fenómenos. Cuando una hipótesis satisface estos criterios, es considerada como una **teoría científica** (tabla 1.4).

Para dar un ejemplo, todas las observaciones a la fecha han sido consistentes con la hipótesis de que la materia se compone de átomos. Los científicos no gastan su tiempo probando esta hipótesis por la sencilla razón de que, puesto que hemos iniciado la búsqueda hace 200 años, nadie ha descubierto materia que no esté compuesta de átomos. De este modo, los científicos utilizan la hipótesis, ahora conocida como la teoría atómica, para hacer otras hipótesis acerca de la materia y del modo en que se comporta.

Las teorías científicas son nuestras mejores descripciones de la realidad. Sin embargo, nunca pueden ser probadas de forma absoluta, debido a que para hacerlo así necesitaríamos probarlas para toda circunstancia posible. Por ejemplo, a fin de demostrar la teoría atómica, tendría que verificarse la composición atómica de toda la materia en el Universo, una tarea imposible incluso si alguien quisiera intentarlo.

Como todas las hipótesis, una teoría científica puede ser refutada por una sola observación o resultado que sea inconsistente con ella. Por ejemplo, si alguien descubriese una forma de materia que no estuviera compuesta por átomos, la teoría atómica tendría que ser revisada. La posibilidad de que las teorías científicas puedan estar equivocadas implica que la ciencia debe tener un

sistema de verificaciones y evaluaciones. Una teoría seguirá siendo revisada hasta que nadie pueda probar que es incorrecta. Por ejemplo, la teoría de la evolución, que establece que las especies han cambiado todavía se mantiene después de un siglo de observaciones y pruebas. Al igual que con todas las teorías científicas, nadie puede estar 100 por ciento seguro de que una teoría se sostendrá bajo todas las condiciones posibles, pero tiene una gran probabilidad de no estar equivocada. Otras pocas teorías han resistido tanto escrutinio.

Puedes escuchar a las personas aplicar la palabra “teoría” para una idea especulativa, como en la frase siguiente: “Eso es sólo una teoría”. Este uso cotidiano de la palabra difiere mucho de la manera en que se utiliza en la ciencia. La especulación es una opinión, creencia o convicción personal que no siempre está sustentada en evidencia alguna. Una teoría científica es diferente. Por definición, está apoyada por una gran cantidad de evidencia y es consistente con todos los hechos conocidos.

Una teoría científica también difiere de una **ley de la Naturaleza**, la cual describe un fenómeno que ha sido observado, y que ocurre en cada circunstancia sin fallas, pero para el cual todavía no se tiene una explicación científica completa. Las leyes de la termodinámica, las cuales describen la energía, son las más conocidas. Sabemos cómo se comporta la energía, pero ignoramos por qué se comporta del modo en que lo hace.

### Límites de la ciencia

La ciencia nos ayuda a ser objetivos respecto a nuestras observaciones, en parte debido a sus limitaciones. Por ejemplo, la ciencia no se hace cargo de preguntas como “¿por qué existo?” Las respuestas a tales preguntas sólo pueden provenir desde el interior como una integración de las experiencias personales y las conexiones mentales que integran nuestra conciencia. Esto no significa que las respuestas subjetivas no tienen valor, porque ninguna



Tabla 1.4 Ejemplos de teorías científicas

Teoría atómica	Todas las sustancias se componen de átomos.
<i>Big bang</i>	El Universo se originó a partir de una explosión y continúa expandiéndose.
Teoría celular	Todos los organismos se componen de una o más células, la célula es la unidad básica de la vida y todas las células provienen de células existentes.
Evolución	Las especies cambian cuando el ambiente selecciona individuos con caracteres favorables que al sobrevivir heredan sus características a la descendencia.
Calentamiento global	Las actividades humanas están provocando que la temperatura promedio de la Tierra se incremente.
Tectónica de placas	La corteza terrestre se encuentra fracturada en grandes placas que están en movimiento.



## Vida secreta de la Tierra (una vez más)

sociedad humana puede funcionar por mucho tiempo a menos que sus individuos compartan estándares para realizar juicios, incluso si éstos no son objetivos. Los estándares morales, estéticos y filosóficos varían de una sociedad a otra, pero todos ayudan a las personas a decidir lo que es importante y bueno. Todo le da significado a nuestras vidas.

Tampoco la ciencia aborda lo sobrenatural, esto es, cualquier cosa que se encuentre “más allá de lo natural”. La ciencia no supone ni niega que ocurran fenómenos sobrenaturales, pero los científicos suelen causar controversia cuando descubren una explicación natural para algo que se pensaba que no tenía ninguna. Tales controversias surgen cuando los estándares morales de una sociedad se entretrejen con su interpretación de la Naturaleza.

Por ejemplo, en 1540 Nicolás Copérnico llegó a la conclusión de que la Tierra orbitaba alrededor del Sol. En la actualidad esta idea es aceptada por la comunidad científica, pero en la época de Copérnico el sistema de creencias existente consideraba a la Tierra como el centro inamovible del Universo. En 1610, el astrónomo Galileo Galilei publicó evidencia en apoyo al modelo copernicano del sistema solar, un acto que produjo su detención y encarcelamiento. Fue forzado a retractarse de su trabajo, pasando el resto de su vida bajo arresto domiciliario, y nunca se le permitió volver a publicar.

Como lo ilustra la historia de Galileo, explorar la visión tradicional del mundo natural desde una perspectiva científica puede ser malinterpretado como una violación de la moralidad, aunque la ciencia y la moral sean cosas muy distintas. Como grupo, los científicos no tienen menos moral que cualquier persona. Sin embargo, siguen un conjunto de reglas particular que no siempre se aplica a los demás: su trabajo tiene que ver sólo con el mundo natural, y sus ideas deben ser comprobadas de maneras que otros puedan repetir.

La ciencia nos ayuda a comunicar nuestras experiencias sin prejuicios. Como tal, puede estar tan cerca como podemos pensar de un lenguaje universal. Estamos bastante seguros, por ejemplo, de que las leyes de la gravedad se aplican en todas partes del Universo. Los seres inteligentes de un planeta distante tal vez comprenderían el concepto de gravedad. Bien podemos hacer uso del concepto de la gravedad u otro concepto científico para comunicarnos con ellos. No obstante, el objetivo de la ciencia no es comunicarse con alienígenas, sino encontrar puntos de entendimiento aquí en la Tierra.

**ley de la Naturaleza** Generalización que describe un fenómeno natural consistente, pero para el que no existe una explicación científica completa.

**teoría científica** Cuerpo de conocimientos relacionados y congruentes que logran explicar un fenómeno y que han sido probados rigurosamente a través del método científico.

### Para repasar en casa ¿Por qué funciona la ciencia?

- ▶ La ciencia tiene un sistema de verificaciones y evaluaciones que nos ayudan a ser objetivos acerca de nuestras observaciones.
- ▶ Debido a que una teoría científica es revisada hasta que nadie pueda probar que está equivocada, es nuestra mejor manera de describir la realidad.

- ▶ Hemos descubierto apenas una pequeña fracción de las especies que comparten la Tierra con nosotros.



Sobre el cálculo de 100 000 millones de especies que han existido, tal vez existan en la actualidad 100 millones. Este número es sólo una estimación debido a que todavía estamos descubriendo miles de especies anualmente. Por ejemplo, una expedición recién llegada de las montañas Foja de Nueva Guinea volvió con una zarigüeya del tamaño de un ratón, y una rata con las dimensiones de un gato. Otros sondeos encontraron lémures (figura 1.15) y mur-



**Figura 1.15** Es una tradición que el descubridor de una nueva especie tenga el honor de darle el nombre. *Arriba*, este diminuto lémur ratón, descubierto en Madagascar en el 2005, fue nombrado *Microcebus lehilahytsara* en honor del primatólogo Steve Goodman (*lehilahytsara* es una combinación de las palabras malgaches para “bueno” y “hombre”). *Abajo*, el Dr. Jason Bond sostiene un ejemplar de araña que descubrió en California en el 2008. Bond le dio a la araña el nombre *Aptostichus stephencolberti*, por el personaje de la TV Stephen Colbert.

ciélagos con patas de ventosas en Madagascar; pájaros en Filipinas; monos en Tanzania, Brasil e India; arañas e insectos habitando en cuevas de dos parques nacionales de California; esponjas carnívoras cerca de la Antártida; ballenas, tiburones, gigantes animales tipo medusa, peces y otras formas de vida silvestre acuática, así como gran cantidad de plantas y organismos pluricelulares. La mayoría fueron descubiertos por biólogos que sólo estaban intentando averiguar lo que vivía allí.

Los biólogos realizan descubrimientos cada día, aunque no siempre nos enteremos de su trabajo. Cada especie que descubren es un nuevo recordatorio de que aún no conocemos todos los organismos existentes en nuestro propio planeta. Incluso ignoramos cuántos podemos buscar. La vasta información sobre los 1.8 millones de especies que conocemos cambia tan rápido que había sido imposible concentrarla en un solo lugar. Un nuevo sitio web, la *Enciclopedia de la vida* (*Encyclopedia of life*), es una de las mejores fuentes de información sobre las especies, y está disponible gracias al esfuerzo de colaboración de muchos científicos. Consulta sus progresos en el sitio [www.eol.org](http://www.eol.org).

**¿Cómo votarías?** Existe la posibilidad de que en algunas áreas aún sin explorar existan enormes poblaciones de algunas especies que en la actualidad están clasificadas como en peligro de extinción. ¿Deberíamos esperar a que toda la Tierra haya sido explorada para proteger a las especies en peligro de extinción? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Sección 1.1** La **biología** es el estudio sistemático de la vida. Hemos encontrado apenas una fracción de los organismos que viven sobre la Tierra debido, en parte, a que sólo hemos explorado una fracción de sus regiones no habitadas por el hombre.



**Sección 1.2** Los biólogos estudian la vida desde sus diferentes niveles de organización. Las **propiedades emergentes** aparecen en niveles superiores sucesivos. La vida surge al nivel celular. Toda la materia se compone de **átomos**, los cuales se combinan como **moléculas**. Los **organismos** son individuos que se componen de una o más **células**. Las células de los organismos pluricelulares más grandes están organizadas como **tejidos**, **órganos** y **sistemas orgánicos**. Una **población** es un grupo de individuos de una especie en un área determinada; una **comunidad** se compone de todas las poblaciones de todas las especies en un área determinada. Un **ecosistema** es una comunidad que interactúa con su ambiente. La **biosfera** incluye a todas las regiones de la Tierra que sostienen la vida.



**Sección 1.3** Todos los seres vivos tienen características similares. 1) Todos los organismos requieren **energía** y **nutrientes** por lo que intercambian materia y energía: los **productores** cosechan la energía del ambiente para fabricar sus propios alimentos mediante procesos como la **fotosíntesis**; los **consumidores** se alimentan de otros organismos, o bien de sus desechos y residuos. 2) Los organismos mantienen el equilibrio en su ambiente interno, lo que se denomina **homeostasis**. 3) El **ADN** contiene información que dirige todas las actividades metabólicas de un organismo, incluyendo su **crecimiento**, **desarrollo** y **reproducción**. El paso del ADN de padres a hijos es la **herencia**.



**Sección 1.4** Los diferentes tipos de organismos que existen en la Tierra se distinguen en detalles como la forma y la función. La **biodiversidad** es la suma de las diferencias entre los seres vivos. Las **bacterias** y las arqueas son todas unicelulares, y su ADN no está contenido dentro de un **núcleo**. Los **eucariontes** (**protistas**, **plantas**, **fungi** y **animales**) pueden ser unicelulares o pluricelulares. Su ADN se encuentra contenido dentro de un núcleo.



**Sección 1.5** Cada tipo de organismos tienen un nombre conformado por dos partes. La primera parte es el nombre del **género**. Cuando se combina con el **epíteto específico**, se define una **especie** en particular. La **taxonomía** de Linneo clasifica todas las especies en acción en sucesivos **taxones** con base en características compartidas.



**Sección 1.6** El **pensamiento crítico**, es decir, el acto de juzgar la calidad de la información que uno aprende, es parte fundamental de la **práctica científica**. En general, un investigador observa algo en la Naturaleza, utiliza el **razonamiento inductivo** para formar una **hipótesis** (explicación comprobable) para el evento observado y luego utiliza el **razonamiento deductivo** para hacer una **predicción** acerca de lo que puede ocurrir si la hipótesis no está equivocada. Las predicciones son probadas con observaciones, **experimentos**, o ambos. Por lo regular, los experimentos son realizados en un **grupo experimental** que será comparado con un **grupo de control**; en ocasiones también se utilizan

**modelos** científicos. Se obtienen conclusiones a partir de los resultados experimentales, o **datos**. Una hipótesis que no es consistente con los datos debe ser modificada. Plantear, probar y evaluar hipótesis es lo que conocemos como el **método científico**.

Los sistemas biológicos suelen estar determinados por muchas **variables** que interactúan entre sí. Una **variable independiente** tiene influencia sobre una **variable dependiente**.



**Sección 1.7** Los enfoques científicos difieren, pero los experimentos son diseñados de una manera consistente: un investigador modifica una variable independiente controlando todas las demás variables, luego observa los efectos del cambio sobre una variable dependiente. Esta práctica permite que el investigador desentrañe una relación de causa-efecto en un sistema natural complejo.



**Sección 1.8** Una muestra pequeña tiene más posibilidades de generar un **error de muestreo** en los resultados experimentales. En ciertos casos, los resultados de las pruebas realizadas en un subconjunto pueden no ser representativos del conjunto completo. Los investigadores diseñan sus experimentos con mucho cuidado, tratando de minimizar el error de muestreo, así como el sesgo, y hacen uso de las reglas de **probabilidad** para verificar que sus resultados sean **estadísticamente significativos**. La ciencia es un proceso continuo de autocorrección debido a que los científicos verifican y comprueban sus ideas entre sí.



**Sección 1.9** La ciencia nos ayuda a ser objetivos respecto a nuestras observaciones debido a que está fundamentada en ideas comprobables acerca de los aspectos observables de la Naturaleza. La opinión y las creencias tienen un valor en la cultura humana, pero no pueden ser el fundamento de la ciencia, pues la ciencia es objetiva. Una **teoría científica** es un cuerpo de conocimientos relacionados entre sí obtenidos a través del método científico, bien consolidados a lo largo del tiempo y que todavía son útiles para hacer predicciones acerca de otros fenómenos. Por lo tanto, es nuestra mejor manera para describir la realidad. Una **ley de la Naturaleza** describe algo que ocurre siempre, pero para lo cual no tenemos una explicación científica completa.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Los bloques constitutivos fundamentales de toda la materia se llaman: \_\_\_\_\_.
- La unidad más pequeña de vida se llama: \_\_\_\_\_.
- ¿Cómo se llama al grupo taxonómico de organismos que presenta locomoción y se nutre por ingestión? \_\_\_\_\_.
- Los organismos requieren \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_ para mantenerse, crecer y reproducirse.
- El proceso que mantiene las condiciones del ambiente interno dentro un intervalo tolerable para las células se llama \_\_\_\_\_.
- Característica del ADN \_\_\_\_\_.
  - guía el crecimiento y el desarrollo
  - es el fundamento de los rasgos o características
  - es transmitido de padres a hijos
  - todas las anteriores
- El proceso por medio del cual un organismo produce descendientes se denomina \_\_\_\_\_.

## Actividades de análisis de datos

### Defensas de la mariposa pavorreal contra los depredadores

Las fotografías de la *derecha* representan los grupos experimental y de control reales utilizados en el experimento de la mariposa pavorreal discutido en la sección 1.7.

Trata de identificar cada grupo experimental y relaciónalo con el o los grupos de control correspondientes. *Sugerencia*: identifica la variable que está siendo probada en cada grupo (cada variable tiene un control).



A Manchas de las alas cubiertas con pintura



B Manchas de las alas visibles; alas silenciadas



C Manchas de las alas cubiertas con pintura; alas silenciadas



D Alas pintadas, pero con manchas visibles



E Alas cortadas, pero no silenciadas



F Alas pintadas, pero con manchas visibles; alas cortadas, pero no silenciadas

- Es la transmisión de ADN a la descendencia \_\_\_\_\_.
  - reproducción
  - desarrollo
  - homeostasis
  - herencia
- Características de animales \_\_\_\_\_ (elige todas las que sean correctas).
  - organismo
  - dominio
  - especie
  - eucarionte
  - consumidor
  - productor
  - hipótesis
  - característica
- Ésta es una característica exclusiva de las plantas \_\_\_\_\_ (elige todas las que sean correctas).
  - organismos
  - un dominio
  - una especie
  - eucariontes
  - consumidores
  - productores
  - hipótesis
  - características
- La ciencia sólo toma en cuenta lo que es \_\_\_\_\_.
  - vivo
  - observable
  - variable
  - incuestionable
- Un grupo control es \_\_\_\_\_.
  - un conjunto de individuos con ciertas características o que recibe cierto tratamiento
  - el estándar contra el cual se puede comparar un grupo experimental
  - el experimento que arroja resultados concluyentes
- Relaciona los términos con la descripción más adecuada.

___ propiedad emergente	a. declaración de lo que una hipótesis le lleva a esperar
___ especie	b. tipo de organismo
___ teoría científica	c. ocurre a un nivel organizacional superior
___ hipótesis	d. hipótesis comprobada a lo largo del tiempo
___ predicción	e. explicación comprobable
___ probabilidad	f. medida de cambio

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

- Una persona es declarada muerta con el cese irreversible de las funciones corporales espontáneas, como la actividad cerebral, la circulación sanguínea y la respiración. Sin embargo, sólo 1 por ciento de las células de una persona tienen que morir para que pasen

todas estas cosas. ¿Cómo puede alguien estar muerto cuando 99 por ciento de sus células todavía siguen vivas?

- ¿Por qué crees que sería difícil ordenar con el menú de una cafetería que sólo indicara la segunda parte del nombre de la especie (sin el género) de lo que ofreciera? *Sugerencia*: busca *Homarus americanus*, *Ursus americanus*, *Ceanothus americanus*, *Bufo americanus*, *Lepus americanus* y *Nicrophorus americanus*.

- Había una vez un pavo muy inteligente que no tenía nada que hacer, salvo reflexionar acerca de las regularidades del mundo. La mañana siempre empezaba con el cielo iluminándose, escuchándose a continuación los pasos de su amo, los cuales siempre iban seguidos de la aparición del alimento. Otras cosas variaban, pero el alimento siempre seguía después de los pasos. La secuencia de eventos era tan predecible que poco a poco constituyó el fundamento de la teoría del pavo acerca de la bondad en el mundo. Una mañana, después de más de 100 confirmaciones sobre la teoría de la bondad, el pavo escuchó los pasos del amo, pero esta vez, escucharlos y ser decapitado fueron la misma cosa.

Como vemos, cualquier teoría científica se modifica o se desecha cuando se encuentra evidencia que la contradice. La ausencia de una certeza absoluta ha conducido a algunos a concluir que “los hechos son irrelevantes, puesto que los hechos cambian”. Si eso fuera así, ¿acaso deberíamos dejar de hacer investigaciones científicas? Justifica tu respuesta.

- En el 2005, el investigador Woo-suk Hwang, informó que había creado células madre inmortales a partir de pacientes humanos. Sus investigaciones fueron proclamadas como una salvación para las personas afectadas por enfermedades degenerativas, puesto que las células madre podían emplearse para reparar los tejidos dañados de una persona. Hwang publicó sus resultados en una respetada revista científica. En el 2006, la revista se retractó de ese artículo después de que otros científicos descubrieron que Hwang y sus colaboradores habían falseado sus resultados. En tu opinión, ¿este incidente demuestra que los resultados de los estudios científicos no pueden ser confiables? ¿O más bien confirma la utilidad del enfoque científico, puesto que otros científicos descubrieron y expusieron el fraude?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

- Bloques constituyentes de la vida; niveles de organización de la vida; flujo de energía y reciclaje de materias primas; diversidad de la vida; los tres dominios de la vida; error de muestreo.

Consulta el ejemplo de un artículo científico en el apéndice II

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



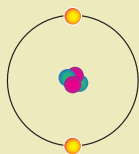


## UNIDAD 1 PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

Toma el tiempo necesario para revisar la sección 1.2, ya que la organización de la vida comienza con los átomos. La organización de la vida requiere continuos suministros de energía (1.3). Los organismos almacenan esa energía en enlaces químicos entre átomos. Verás ejemplos de cómo los mecanismos integrados del cuerpo mantienen la homeostasis (1.3) y cómo los científicos realizan descubrimientos importantes (1.6).



**Átomos y elementos**  
Los átomos, que son los bloques constitutivos de toda la materia, difieren en su número de protones, neutrones y electrones.



### Importancia de los electrones

La manera en que un átomo interactúa con otros átomos depende del número y configuración de sus electrones.

# 2 Bases químicas de la vida

## 2.1 Incremento del mercurio

El actor Jeremy Piven, mejor conocido por su interpretación en la serie de televisión *Entourage*, con la cual ganó un Emmy, inició su carrera en una obra de Broadway en el 2008. De forma repentina, después de dos presentaciones, renunció alegando problemas médicos. Piven decía que estaba padeciendo de envenenamiento por mercurio ocasionado por consumir demasiado *sushi*. Los productores de la obra y sus compañeros actores se mostraron escépticos. El dramaturgo ridiculizó a Piven, diciendo que estaba dejando de ejercer su profesión como un termómetro. Pero el envenenamiento por mercurio no es cuestión de risa.

El mercurio es un metal natural. La mayor parte se encuentra encerrada de manera segura en minerales de roca, pero la actividad volcánica y otros procesos geológicos lo liberan en la atmósfera, así como también ciertas actividades humanas, en especial la quema de carbón (figura 2.1). Una vez en el aire, el mercurio puede recorrer grandes distancias antes de establecerse en la superficie terrestre. Allí, los microbios lo combinan con carbón para formar una sustancia denominada metilmercurio.

A diferencia del mercurio puro, el metilmercurio atraviesa con facilidad la piel y las membranas de las mucosas. En el agua, termina en los tejidos de los organismos acuáticos. Todos los peces y los mariscos contienen metilmercurio. Los seres humanos también lo contienen, principalmente como resultado del consumo de alimentos que provienen del mar.

Cuando el mercurio entra en el cuerpo, daña el sistema nervioso, el cerebro, los riñones y otros órganos. Una dosis tan pequeña como de 3 microgramos por kilogramo de peso corporal (aproximadamente 200 microgramos para un adulto de talla promedio) puede producir temblores, prurito o sensación de ardor, así como pérdida de coordinación. La exposición a cantidades mayores puede ocasionar disminución de facultades del pensamiento y la memoria, estado de coma y la muerte.

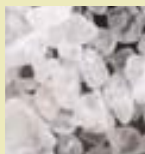
El cerebro en desarrollo es particularmente sensible al mercurio porque este metal interfiere con la formación de los nervios. Por lo tanto, el mercurio es en extremo tóxico en los infantes, y provoca efectos neurológicos a largo plazo en los niños. El metilmercurio en la sangre de una mujer embarazada se transfiere a su hijo no nato, junto con un legado de problemas permanentes de desarrollo.



**Figura 2.1** La lluvia atmosférica que proviene de las emisiones de una planta de energía consumidora de carbón es, en la actualidad, la mayor causa de contaminación por mercurio. *Página opuesta*, el mercurio puede acumularse hasta llegar a niveles tóxicos en los tejidos del atún y otros grandes peces depredadores.

La Administración de Alimentos y Drogas de Estados Unidos exige que los alimentos contengan menos de una parte en un millón de mercurio, y la mayor parte cumple con esto. No obstante, lleva meses o incluso años retirar el mercurio del cuerpo, de modo que puede acumularse hasta niveles altos incluso si se consumen pequeñas cantidades de manera regular. Ésta es la razón por la que los grandes peces depredadores tienen la mayoría del mercurio en sus tejidos. Es también la razón por la cual el Departamento de Protección Ambiental de Estados Unidos recomienda que los adultos ingieran menos de 0.1 microgramos de mercurio por kilogramo de peso corporal al día. Para una persona de talla promedio, ese límite se calcula en aproximadamente 7 microgramos por día, lo que no es una gran cantidad si comes productos marinos. Un trozo de dos onzas de *sushi* de atún contiene por lo general alrededor de 40 microgramos de mercurio y un pedazo ocasional tiene muchas veces esa cantidad. No importa si el pez se consume crudo, a la parrilla o en lata, porque el mercurio no se afecta por la cocción. Si consumes un filete de atún de tamaño regular, podrías estar ingiriendo más de 700 microgramos de mercurio junto con él.

Con este capítulo, regresaremos al primero de los niveles de organización de la vida: los átomos. Las interacciones entre los átomos crean las moléculas que preservan la vida, y también algunas que la destruyen.



### Enlaces atómicos

Los átomos de muchos elementos interactúan al adquirir, compartir y ceder electrones. La interacción de los átomos puede formar enlaces

iónicos, enlaces covalentes o puentes de hidrógeno.



### Agua de vida

El agua estabiliza la temperatura. También tiene cohesión y puede actuar como un disolvente para muchas otras sustancias. Estas

propiedades hacen posible la vida.



### Poder del hidrógeno

La mayor parte de la química de la vida se presenta en un estrecho intervalo de pH, de manera que los fluidos dentro de los organismos

se regulan para permanecer dentro de ese rango.



## 2.2 Comienzo con los átomos

- › El comportamiento de los elementos, los cuales conforman a todos los seres vivos, comienza con la estructura de los átomos individuales.
  - › El número de protones en el núcleo atómico define el elemento, mientras que el número de neutrones define el isótopo.
- ◀ Vínculo a Átomos 1.2

La idea de que pueden formarse estructuras diferentes a partir de los mismos bloques de construcción básicos es un tema recurrente en nuestro mundo. El tema es aparente en todos los niveles de organización de la Naturaleza, incluyendo la estructura atómica. Las características únicas de la vida comienzan con las propiedades de diferentes **átomos**, diminutas partículas que son los bloques constitutivos de todas las sustancias. Aun cuando son aproximadamente 20 millones de veces más pequeños que un grano de arena, los átomos se componen de partículas subatómicas aún más pequeñas: los **protones** cargados positivamente ( $p^+$ ), los **neutrones** sin carga y los **electrones** cargados negativamente ( $e^-$ ). La **carga** es una propiedad eléctrica. Las cargas opuestas se atraen y las cargas semejantes se repelen. Los protones y los neutrones se concentran en una zona central del átomo, o **núcleo**, mientras que los electrones se mueven alrededor de él (figura 2.2).

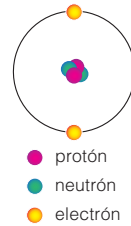
Los átomos difieren en su número de partículas subatómicas. El número de protones en el núcleo de un átomo se conoce como el **número atómico**, y determina el tipo de átomo o elemento. Los **elementos** son sustancias puras, cada uno compuesto sólo de átomos con el mismo número de protones en su núcleo. Por ejemplo, el número atómico del carbono es seis, de modo que todos los átomos con seis protones en su núcleo son átomos de carbono, sin importar cuántos electrones o neutrones tengan. Un trozo de carbón se compone únicamente de átomos de carbono y todos sus átomos tienen seis protones.

Los elementos que conforman un cuerpo vivo también están presentes en los seres inertes, pero en distintas proporciones.



**Figura 2.3 Animada** La tabla periódica. La tabla fue creada en 1869 por el químico Dmitri Mendeleiev (izquierda), quien dispuso los elementos conocidos por sus propiedades químicas. La distribución se basa en el número atómico. Hasta que estructuró la tabla, Mendeleiev había sido conocido principalmente por su extravagante cabello (sólo se lo cortaba una vez por año).

1																	2
H																	He
3	4															10	
Li	Be															Ne	
11	12															18	
Na	Mg															Ar	
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr
37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe
55	56	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn
87	88	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116		118
Fr	Ra	Lr	Rf	Db	Sg	Bh	Hs	Mt	Ds	Rg	Uub	Uut	Uuq	Uup	Uuh		Uuo
		57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70		
		La	Ce	Pr	Nd	Pm	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb		
		89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102		
		Ac	Th	Pa	U	Np	Pu	Am	Cm	Bk	Cf	Es	Fm	Md	No		



**Figura 2.2** Los átomos se componen de electrones moviéndose alrededor de un centro, o núcleo, constituido por protones y neutrones.

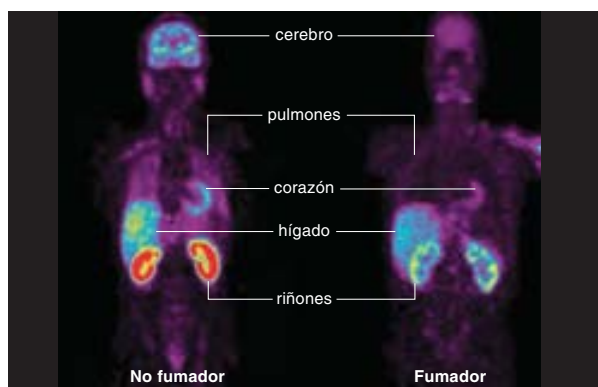
Los modelos como este diagrama no pueden mostrar cuál es el aspecto real de los átomos. Los electrones se dispersan alrededor en espacios tridimensionales difusos, aproximadamente 10000 veces más grandes que el núcleo.

Por ejemplo, un cuerpo humano contiene una proporción mucho mayor de átomos de carbono que las rocas o el agua de mar. ¿Por qué? A diferencia de las rocas o el agua de mar, un cuerpo se compone de una proporción muy alta de moléculas de la vida o biomoléculas, que a su vez se componen de una gran proporción de átomos de carbono.

El conocimiento acerca del número de electrones, protones y neutrones nos ayuda a predecir cómo se comportarán los elementos. Por ejemplo, los elementos en cada columna de la tabla periódica se comportan de manera similar. La **tabla periódica** muestra todos los elementos conocidos ordenados por su número atómico (figura 2.3). Cada uno de los 117 elementos se enumera en la tabla mediante un símbolo que es, por lo regular, una abreviatura del nombre del elemento ya sea en latín o en griego. Por ejemplo, Pb (plomo) es la abreviatura de *plumbum*; la palabra “plomería” está relacionada: los antiguos romanos fabricaban con plomo sus tuberías de agua. El símbolo del carbono, C, viene de *carbo*, la palabra en latín para la hulla (que en su mayoría es carbón).

Los primeros 94 elementos se presentan en la Naturaleza. Sabemos acerca del resto de los elementos porque se han sintetizado artificialmente. Un núcleo atómico no puede ser alterado mediante calor o cualquier otro medio ordinario, de manera que sintetizar un elemento requiere un acelerador de partículas y otros equipos que se encuentran solamente en los laboratorios de física nuclear.

- átomo** Partícula que es un bloque constitutivo fundamental de toda materia.
- carga** Propiedad eléctrica que se manifiesta por atracción o repulsión entre campos magnéticos. Las cargas opuestas se atraen y las cargas semejantes se repelen.
- decaimiento radiactivo** Proceso mediante el cual los átomos de un radioisótopo emiten energía o partículas subatómicas cuando sus núcleos se desintegran de forma espontánea.
- electrón** Partícula subatómica con carga negativa que ocupa orbitales en torno de un núcleo atómico.
- elemento** Sustancia pura que se compone sólo de átomos con el mismo número de protones.
- isótopos** Formas de un elemento que difieren en el número de neutrones de sus átomos.
- marcador** Molécula marcada con una sustancia detectable.
- neutrón** Partícula subatómica sin carga en el núcleo atómico.
- núcleo** Centro de un átomo; ocupado por los protones y los neutrones.
- número atómico** Número de protones en el núcleo atómico; este número es característico de cada elemento.
- número de masa** Número total de protones y neutrones en el núcleo de los átomos de un elemento.
- protón** Partícula subatómica con carga positiva que se encuentra en el núcleo de todos los átomos.
- radioisótopo** Isótopo con núcleo inestable.
- tabla periódica** Clasificación de los elementos conocidos de acuerdo con su número atómico.



**Figura 2.4 Animada** Barridos PET. El resultado de un barrido PET es una imagen digital de un proceso en el interior del cuerpo. Estos barridos PET muestran la actividad de una molécula denominada MAO-B en el cuerpo de un no fumador (izquierda) y de un fumador (derecha). La actividad está codificada con colores que abarcan desde el rojo (actividad más intensa) hasta el púrpura (menor actividad). La baja actividad de la MAO-B está asociada con violencia, impulsividad y otros problemas del comportamiento.

## Isótopos y radioisótopos

Los átomos de un elemento que difieren en sus números de neutrones se conocen como **isótopos**. Todos los elementos tienen isótopos. Definimos los isótopos por su **número de masa**, que es el número total de protones y neutrones en su núcleo. El número de masa se escribe como un superíndice a la izquierda del símbolo de un elemento. Por ejemplo, el isótopo más común del carbono tiene seis protones y seis neutrones, de modo que se designa como  $^{12}\text{C}$ , o carbono 12. Los otros isótopos de carbono que se presentan de forma natural son el  $^{13}\text{C}$  (seis protones, siete neutrones) y el  $^{14}\text{C}$  (seis protones, ocho neutrones).

En 1896, el físico Henri Becquerel hizo un descubrimiento después de dejar algunos cristales de sal de uranio en un cajón del escritorio, en la parte superior de una pantalla de metal. Bajo la pantalla se encontraba una película expuesta envuelta estrechamente en papel negro. Cuando Becquerel reveló la película, quedó sorprendido al ver una imagen negativa de la pantalla. Él se percató de que las “radiaciones invisibles” que provenían de las sales de uranio habían pasado a través del papel y habían expuesto la película alrededor de la pantalla.

El uranio, como muchos otros elementos, tiene isótopos radiactivos, o **radioisótopos**. Los átomos de los radioisótopos emiten de manera espontánea partículas de energía subatómicas (radiación) cuando sus núcleos se dividen. Este proceso, el **decaimiento radiactivo**, puede transformar un elemento en otro. Por ejemplo, el carbono 14 es un radioisótopo que decae cuando uno de sus neutrones se divide en un protón y un electrón. El núcleo emite el electrón, de modo que un átomo con ocho neutrones y seis protones ( $^{14}\text{C}$ ) se convierte en un átomo con siete neutrones y siete protones, lo cual corresponde al nitrógeno ( $^{14}\text{N}$ ).

Cada radioisótopo decae a una tasa constante en ciertos productos. Este proceso ocurre de forma independiente de factores externos como la temperatura, la presión o si los átomos son parte de moléculas, así que es muy predecible. Por ejemplo, podemos

predecir con confianza que aproximadamente la mitad de los átomos del  $^{14}\text{C}$  en cualquier muestra se convertirá en átomos de  $^{14}\text{N}$  después de 5730 años. Por lo tanto, podemos hacer uso del contenido de isótopos de una roca o fósil para estimar su edad (retomaremos este tema en la sección 16.5).

Los investigadores y médicos también usan radioisótopos para dar seguimiento a los procesos biológicos dentro de los organismos vivos. Recuerda, los isótopos son átomos del mismo elemento. Todos los isótopos de un elemento por lo general tienen las mismas propiedades químicas sin importar el número de neutrones en sus átomos. Este comportamiento químico constante significa que los organismos utilizan átomos de un isótopo (como el  $^{14}\text{C}$ ) de la misma manera que usan átomos de otro (como el  $^{12}\text{C}$ ). De esta forma, los radioisótopos se pueden utilizar en marcadores. Un **marcador** es cualquier molécula con un isótopo detectable unido.

Un marcador radiactivo típico es una molécula en la cual los radioisótopos se han cambiado por uno o más átomos. Los investigadores liberan los marcadores radiactivos dentro de un sistema biológico, como una célula o un cuerpo pluricelular. Los instrumentos que pueden detectar radiactividad permiten a los investigadores seguir el marcador a medida que se desplaza a través del sistema. Por ejemplo, Melvin Calvin y sus colegas utilizaron un marcador radiactivo para identificar las etapas de la reacción específica de la fotosíntesis. Los investigadores fabricaron dióxido de carbono con  $^{14}\text{C}$ , posteriormente dejaron que algas verdes (organismos acuáticos simples) consumieran el gas radiactivo. Haciendo uso de instrumentos que detectaban el decaimiento radiactivo del  $^{14}\text{C}$ , rastrearon el carbono a través de las etapas mediante las cuales las algas (y todas las plantas) fabrican los azúcares.

Los radioisótopos también tienen aplicaciones médicas. Por ejemplo, la tomografía por emisión de positrones (abreviada como PET, por sus siglas en inglés) nos ayuda a dar seguimiento a un proceso funcional dentro del cuerpo. Mediante este procedimiento, un azúcar radiactivo u otro marcador se inyecta dentro de un paciente, quien se transfiere entonces al interior de un explorador o escáner PET. Dentro del cuerpo del paciente, las células con distintas tasas de actividad consumen el marcador en diferentes proporciones. El escáner detecta el decaimiento radiactivo donde quiera que se encuentre el marcador, y posteriormente traduce esos datos en una imagen (figura 2.4).

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los bloques básicos que constituyen toda la materia?

- Toda la materia se compone de átomos, diminutas partículas que a su vez se componen de electrones moviéndose alrededor de un núcleo de protones y neutrones.
- Un elemento es una sustancia pura que se compone únicamente de átomos con el mismo número de protones. Todos los elementos se presentan como isótopos, los cuales son formas de un elemento que tienen diferente número de neutrones.
- El núcleo inestable de los radioisótopos se desintegra de manera espontánea (decaimiento) en una tasa predecible para formar productos predecibles.

## 2.3 Importancia de los electrones

- Los átomos adquieren, comparten y donan electrones.
- La interacción de un átomo con otros átomos dependerá de cuántos electrones tenga.
- ◀ Vínculo a Interacciones atómicas 1.2

### Niveles de energía

Los electrones son realmente muy pequeños. ¿Qué tan pequeños son? Si ellos fueran tan grandes como manzanas, tú serías unas 3.5 veces más grande que el ancho de nuestro sistema solar. La física simple explica el movimiento de una manzana que cae desde un árbol, pero los electrones son tan diminutos que esa física cotidiana no puede explicar su comportamiento. Sin embargo, ese comportamiento se basa en las interacciones atómicas.

Un átomo típico tiene aproximadamente el mismo número de electrones y protones. En átomos más grandes, muchos electrones pueden estar comprimiéndose alrededor de un núcleo. Esos electrones se mueven casi a la velocidad de la luz (300 000 kilómetros por segundo, o bien 670 millones de millas por hora), pero nunca colisionan. ¿Por qué no? Los electrones se evitan entre sí debido a que viajan en diferentes orbitales, los cuales son volúmenes de espacio definidos alrededor del núcleo.

Imagina que un átomo es un edificio de apartamentos de niveles múltiples con un núcleo en el sótano. Cada “piso” del edificio corresponde a cierto nivel de energía, y cada uno tiene cierto número de “habitaciones” (orbitales) disponibles para rentar a uno o dos electrones a la vez. Los electrones ocupan las habitaciones desde el piso inferior hacia arriba; en otras palabras, llenan los orbitales desde los niveles inferiores hasta los superiores. Cuanto

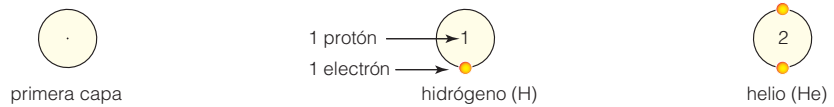


más lejos se encuentre un electrón del núcleo en el sótano, mayor será su energía. Un electrón puede moverse a una habitación en un piso superior si una entrada de energía le da un impulso, pero de inmediato emite su energía extra y se mueve de regreso otra vez.

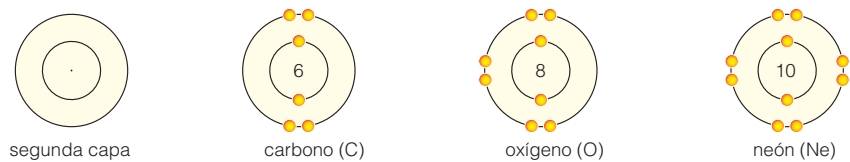
Los **modelos de capas** nos ayudan a visualizar cómo se acomodan los electrones en los átomos. En este modelo, las “capas” anidadas corresponden a niveles de energía sucesivamente más altos. De este modo, una capa incluye todas las habitaciones en un piso de nuestro edificio atómico de departamentos.

Dibujamos un modelo de capas de un átomo mediante el llenado de sus capas con electrones (representados como círculos o puntos), desde la capa más interna hacia afuera, hasta que haya tantos electrones como protones tenga el átomo. Por ejemplo, se tiene sólo una habitación en el primer piso, un orbital en el nivel más bajo de energía. Éste se llena primero. En el hidrógeno, el átomo más simple, un solo electrón ocupa esa habitación (**figura 2.5A**). El helio, con dos protones, tiene dos electrones que llenan su primera capa. En átomos más grandes, más electrones rentan las habitaciones del segundo piso (**figura 2.5B**). Cuando se llena el segundo piso, más electrones rentan las habitaciones del tercer piso (**figura 2.5C**), y así sucesivamente.

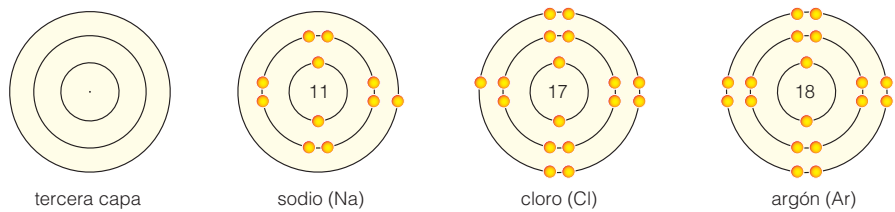
**A** La primera capa corresponde al primer nivel de energía y puede contener hasta dos electrones. El hidrógeno tiene un protón, de manera que tiene un electrón y un espacio vacío en su capa externa. Un átomo de helio tiene dos protones, dos electrones que llenan su capa externa. En cada modelo se muestra el número de protones.



**B** La segunda capa corresponde al segundo nivel de energía y puede contener hasta ocho electrones. El carbono tiene seis protones, de modo que su primera capa se encuentra llena. La segunda capa no está llena, pues tiene cuatro electrones y cuatro espacios vacíos. El oxígeno tiene ocho protones y dos huecos electrónicos o espacios vacíos. El neón tiene 10 protones y sus electrones cubren la primera y segunda capa electrónicas.



**C** La tercera capa, que corresponde al tercer nivel de energía, puede contener hasta ocho electrones. Un átomo de sodio tiene 11 protones, de manera que sus primeras dos capas se encuentran llenas; la tercera capa tiene un electrón. Por lo tanto, el sodio tiene espacio para siete electrones más. El cloro tiene 17 protones, sus electrones cubren la primera y segunda capas, mientras que la tercera capa tiene siete electrones, quedando un espacio vacío. El argón tiene 18 protones, los 18 electrones cubren todos los espacios de las tres capas.



**Figura 2.5 Animada** Modelos de capas. Cada círculo (capa) representa todos los orbitales en un nivel de energía. Un modelo está lleno con electrones desde la capa más interna hacia afuera, hasta que hay tantos electrones como protones. Los átomos con huecos o espacios vacíos para electrones adicionales en su capa más externa tienden a interactuar con otros átomos.

Si la capa más externa de un átomo está llena de electrones, decimos que no tiene espacios vacíos. El helio es un ejemplo. Los átomos de estos elementos son químicamente inactivos, lo que significa que son más estables como átomos simples. En contraste, si la capa más externa de un átomo tiene sitio para otro electrón, entonces el átomo es reactivo, es decir, reaccionaría con otro átomo para llenar el espacio vacío. El hidrógeno tiene un espacio vacío. Los átomos con espacios para electrones tienden a interactuar con otros átomos: donan, adquieren o comparten electrones hasta cubrir su capa más externa. Cualquier átomo se encuentra en su estado más estable cuando sus capas están llenas.

## Intercambio de electrones

La carga negativa de un electrón tiene la misma magnitud que la carga positiva de un protón, de manera que las dos cargas se cancelan entre sí. Por lo tanto, un átomo con tantos electrones como protones es neutro, ya que no es portador de una carga neta total. Un átomo con números diferentes de electrones y de protones es portador de una carga. Cuando un átomo está cargado, se le conoce como **ion**.

Un átomo adquiere carga positiva al perder un electrón. Por el contrario, un átomo adquiere carga negativa al obtener un electrón que proviene de otro átomo (figura 2.6). La **electronegatividad** es una medida de la capacidad de un átomo para extraer electrones de otros átomos. La electronegatividad no es lo mismo que la carga. Más bien, la electronegatividad de un átomo depende de su tamaño y de cuántos huecos electrónicos tenga. Por ejemplo, un átomo de cloro neutro tiene 17 protones y 17 electrones. Siete electrones se encuentran en la tercera capa que es la exterior y que puede contener ocho, de manera que este átomo tiene un espacio para otro electrón. Un átomo neutro de cloro es altamente electronegativo: puede extraer de forma fácil un electrón de otro átomo para llenar su tercera capa. Cuando esto ocurre, el átomo se convierte en un ion de cloro ( $\text{Cl}^-$ ) con 17 protones, 18 electrones y una carga negativa neta (figura 2.6A).

Otro ejemplo: un átomo neutro de sodio tiene 11 protones y 11 electrones. Este átomo tiene un electrón en la tercera capa, que es la más externa y puede aceptar ocho electrones. El átomo de sodio tiene siete espacios vacíos. Un átomo neutro de sodio es poco electronegativo, pues no puede retirar siete electrones de otros átomos para llenar su tercera capa. En lugar de ello, tiende a perder el único electrón que tiene en su tercera capa. Cuando esto ocurre, le quedan dos capas completas sin huecos electrónicos.

**compuesto** Tipo de molécula que tiene átomos que pertenecen a más de un elemento.

**electronegatividad** Capacidad de un átomo para extraer electrones de otros átomos.

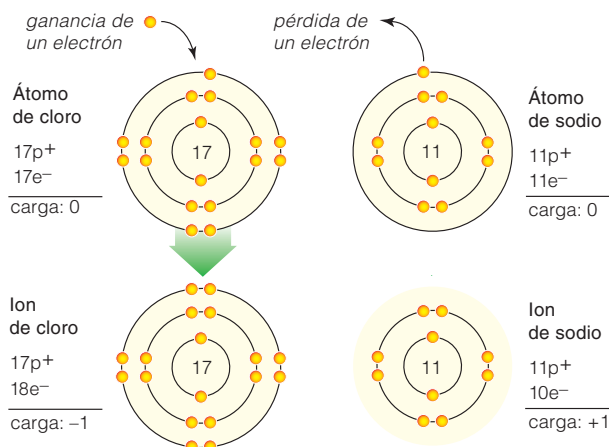
**enlace químico** Fuerza de atracción que se presenta entre dos átomos cuando interactúan sus electrones.

**ion** Átomo cargado.

**mezcla** Incorporación de dos o más tipos de sustancias que no están unidas químicamente.

**modelo de capas** Modelo de la distribución de los electrones en un átomo.

**molécula** Grupo de dos o más átomos unidos por enlaces químicos.



**A** Un átomo de cloro (Cl) se convierte en un ion de cloro con carga negativa ( $\text{Cl}^-$ ) cuando gana un electrón y llena la vacante en su tercera capa, la más externa.

**B** Un átomo de sodio (Na) se convierte en un ion de sodio con carga positiva ( $\text{Na}^+$ ) cuando pierde un electrón de su tercera capa. La segunda capa completa del átomo es ahora su capa más externa, de modo que no tiene espacios vacíos.

**Figura 2.6 Animada** Formación de iones.

El átomo se ha convertido ahora en un ion de sodio ( $\text{Na}^+$ ), con 11 protones, 10 electrones y una carga positiva neta (figura 2.6B).

## Compartiendo electrones

Un átomo puede completar los electrones de su última capa al participar en un **enlace químico**, que es una fuerza de atracción que surge entre los átomos cuando interactúan sus electrones. Una **molécula** se forma cuando dos o más átomos del mismo o de diferentes elementos se unen en enlaces químicos. La siguiente sección explica los tipos principales de enlaces en las moléculas biológicas.

Los **compuestos** son moléculas que se componen de dos o más elementos diferentes. Las proporciones de los elementos en una sustancia molecular no varían. Por ejemplo, todas las moléculas de agua tienen un átomo de oxígeno unido a dos átomos de hidrógeno. En contraste, una **mezcla** implica la incorporación de dos o más sustancias. Las proporciones de las sustancias en una mezcla pueden variar debido a que no forman enlaces químicos. Por ejemplo, el azúcar se puede disolver en agua en cantidades variables debido a que no se forman enlaces químicos entre las dos sustancias. Una mezcla líquida se conoce como solución.

### Para repasar en casa ¿Por qué interactúan los átomos?

- ▶ Los electrones de un átomo son la base de su comportamiento químico.
- ▶ Las capas representan todos los orbitales electrónicos de un nivel de energía en un átomo. Cuando la capa más externa no está llena de electrones, el átomo tiene espacios vacíos para electrones.
- ▶ Los átomos tienden a llenar la última capa electrónica ya sea ganando o perdiendo electrones (convirtiéndose así en iones), o compartiendo electrones con otros átomos.
- ▶ Los átomos que no tienen completa la última capa electrónica pueden formar enlaces químicos. Los enlaces químicos conectan los átomos para formar moléculas.



## 2.4 Por qué interactúan los átomos

- › Las características de un enlace surgen de las propiedades de los átomos que participan en él.
- ◀ Vínculo a Moléculas 1.2

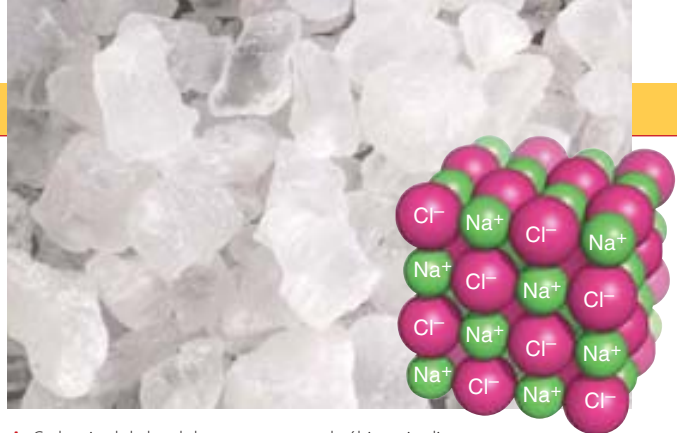
Los mismos bloques de constitución atómica forman diferentes moléculas al colocarse de diversas maneras. Por ejemplo, los átomos de carbono unidos de una manera forman una sustancia suave y resbaladiza conocida como grafito. Los mismos átomos de carbono vinculados de distinto modo forman la red cristalina rígida de la sustancia más dura, que es el diamante. El carbono unido a los átomos de hidrógeno y oxígeno forma el azúcar.

Aunque los enlaces se aplican a diversas interacciones entre los átomos, podemos clasificar la mayoría de ellos en distintas categorías con base en sus diferentes propiedades. El tipo formado, ya sea un enlace iónico, covalente o de hidrógeno, depende de los átomos que participan en él.

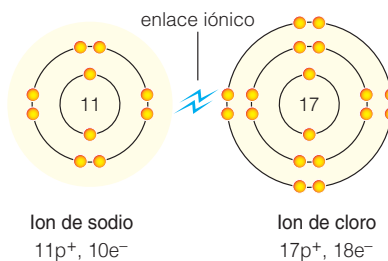
### Enlaces iónicos

Recordemos de la sección anterior que un átomo fuertemente electronegativo tiende a ganar electrones hasta que su capa más externa queda llena. En este punto se transforma en un ion de carga negativa. Un átomo débilmente electronegativo tiende a perder electrones en esa capa, hasta que quede completa la capa anterior que ahora será su capa más externa. En este punto será un ion con carga positiva.

Un **enlace iónico** es una fuerte atracción mutua de iones cargados de manera opuesta. Por lo general, estos enlaces no se forman mediante transferencia directa de un electrón entre un átomo y otro; en vez de ello, los átomos que ya se han transformado en iones se mantienen unidos debido a sus cargas opuestas. La sal de mesa común es un ejemplo. Cada cristal de esta sustancia se compone de una red de iones de sodio y cloro que interactúan en enlaces iónicos (figura 2.7).



A Cada cristal de la sal de mesa es una red cúbica cristalina de muchos iones de sodio y cloro unidos en enlaces iónicos.



B La atracción mutua de las cargas opuestas mantiene unidas las dos clases de iones en la red cristalina.

Figura 2.7 Animada Enlaces iónicos.

### Enlaces covalentes

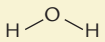
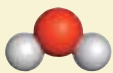
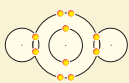
En un **enlace covalente**, los átomos comparten un par de electrones. Estos enlaces se forman típicamente entre los átomos con electronegatividad semejante y electrones no apareados. Al compartir sus electrones, las capas electrónicas de los dos átomos se completan de forma parcial (figura 2.8). Los enlaces covalentes pueden ser más fuertes que los enlaces iónicos, pero no siempre es así.

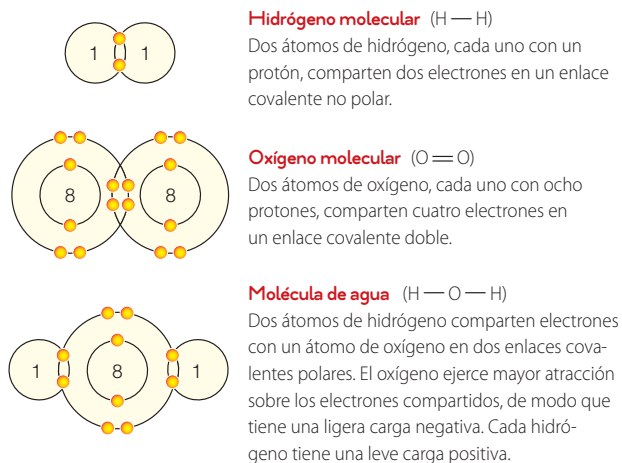
Las fórmulas estructurales muestran cómo los enlaces covalentes conectan los átomos. Una línea entre dos átomos representa un enlace covalente sencillo, en el cual dos átomos comparten un par de electrones. Un ejemplo simple es el del hidrógeno molecular ( $H_2$ ), con un enlace covalente entre los átomos de hidrógeno ( $H-H$ ).

Muchos átomos participan en más de un enlace covalente al mismo tiempo. El átomo de oxígeno en una molécula de agua ( $H-O-H$ ) es un ejemplo (tabla 2.1). Se pueden formar dos, tres o incluso cuatro enlaces covalentes entre dos átomos cuando comparten múltiples pares de electrones. Por ejemplo, dos átomos que comparten dos pares de electrones están conectados mediante dos enlaces covalentes. Estos enlaces dobles se representan mediante una línea doble entre los átomos. Un enlace doble relaciona los dos átomos de oxígeno en el oxígeno molecular ( $O=O$ ). Tres líneas indican un triple enlace, en el cual los átomos comparten tres pares de electrones. Un enlace covalente triple vincula los dos átomos de nitrógeno en el nitrógeno molecular ( $N=N$ ).

Algunos enlaces covalentes son no polares, lo que significa que los átomos que participan en el enlace comparten los electrones de manera equitativa. No hay diferencia de carga entre los dos extremos de estos enlaces. El hidrógeno molecular ( $H_2$ ), oxígeno

Tabla 2.1 Maneras diferentes de representar la misma molécula

Nombre común	Agua	Término conocido.
Nombre químico	Monóxido de dihidrógeno	Describe sistemáticamente la composición elemental.
Fórmula química	$H_2O$	Indica proporciones invariantes de elementos. Los subíndices muestran el número de átomos de un elemento por molécula. La ausencia de subíndice significa un solo átomo.
Fórmula estructural	$H-O-H$ 	Representa cada enlace covalente como una línea entre los átomos. También pueden representarse los ángulos de enlace.
Modelo estructural		Indica las posiciones y los tamaños relativos de los átomos.
Modelo de capas		Muestra cómo se comparten los pares de electrones en los enlaces covalentes.



**Figura 2.8 Animada** Enlaces covalentes, en los cuales los átomos con electrones no apareados en sus capas más externas se estabilizan compartiendo electrones. Dos electrones se comparten en cada enlace covalente. Cuando se comparten de forma equitativa, el enlace es no polar. Cuando un átomo atrae con mayor fuerza los electrones, el enlace es polar.

molecular ( $\text{O}_2$ ) y nitrógeno molecular ( $\text{N}_2$ ), mencionados con anterioridad, son ejemplos de esto. Estas moléculas son algunos de los gases que componen el aire.

Los átomos que participan en enlaces covalentes polares no comparten los electrones de forma equitativa. Este tipo de enlace se puede formar entre átomos con una diferencia en su electronegatividad. El átomo que es más electronegativo atrae los electrones poco más hacia su "extremo" del enlace, de modo que ese átomo adquiere una leve carga negativa. El átomo en el otro extremo del enlace adquiere una carga ligeramente positiva. Mientras mayor sea la diferencia de electronegatividad entre los átomos, mayor será la polaridad del enlace covalente que se forma entre ellos.

Por ejemplo, una molécula de agua tiene dos enlaces covalentes polares. El átomo de oxígeno conduce una leve carga negativa, mientras que cada uno de los átomos de hidrógeno tiene una ligera carga positiva. Cualquier separación de carga en distintas regiones, positiva y negativa, se conoce como **polaridad**. Como veremos en la siguiente sección, la polaridad de la molécula de agua es muy importante para el mundo de la vida.

## Enlaces o puentes de hidrógeno

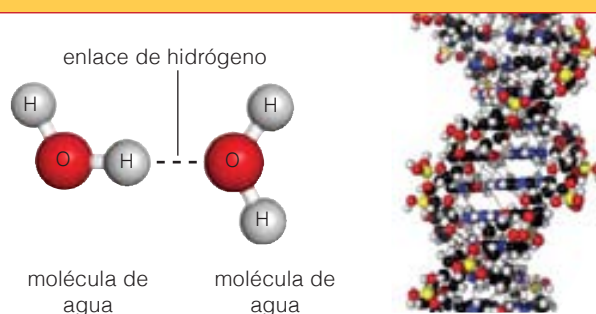
Los enlaces, también llamados puentes, de hidrógeno se forman entre las regiones polares de dos moléculas, o entre regiones de la misma molécula. Un **enlace o puente de hidrógeno** es una

**enlace o puente de hidrógeno** Atracción que se forma entre un átomo de hidrógeno con carga positiva enlazado de manera covalente polar y otro átomo de otra molécula con carga negativa, que participa en un enlace covalente polar.

**enlace covalente** Enlace químico en el cual dos átomos comparten un par de electrones.

**enlace iónico** Tipo de enlace químico en el cual se forma una fuerte atracción mutua entre iones de carga opuesta.

**polaridad** Cualquier separación de carga en distintas regiones, positiva y negativa.



**A** Un puente de hidrógeno (H) es una atracción entre un átomo electronegativo y un átomo de hidrógeno que participan en un enlace covalente polar separado.

**B** Los enlaces o puentes de hidrógeno son débiles de forma individual, pero se forman en gran cantidad. De manera colectiva, son lo suficientemente fuertes para estabilizar las estructuras de moléculas biológicas grandes, como el ADN que se muestra aquí.

**Figura 2.9 Animada** Enlaces o puentes de hidrógeno. Los puentes de hidrógeno se forman cuando un átomo de hidrógeno participa en un enlace covalente polar. La carga ligeramente positiva del átomo de hidrógeno atrae de forma débil un átomo electronegativo. Como se muestra aquí, se pueden formar enlaces o puentes de hidrógeno (H) entre las moléculas o entre diferentes partes de la misma molécula.

atracción débil entre un átomo de hidrógeno enlazado de manera covalente y otro átomo que participa en un enlace covalente polar por separado. En un puente de hidrógeno, el átomo que interactúa con el hidrógeno es generalmente oxígeno, nitrógeno u otro átomo altamente electronegativo.

Al igual que los enlaces iónicos, los puentes de hidrógeno se forman por la atracción mutua de las cargas opuestas: el átomo de hidrógeno tiene carga ligeramente positiva, mientras que el otro átomo lleva una leve carga negativa. Sin embargo, a diferencia de los enlaces iónicos, los puentes de hidrógeno no crean moléculas a partir de los átomos, de manera que no constituyen un enlace químico.

Los puentes de hidrógeno son débiles de manera individual. Se forman y se rompen mucho más fácil que los enlaces covalentes o iónicos. Aun así, muchos de ellos se forman entre moléculas o entre diferentes partes de una molécula de gran tamaño. De manera colectiva, son lo suficientemente fuertes para estabilizar las estructuras características de grandes moléculas biológicas, como la del ADN (**figura 2.9**).

## Para repasar en casa ¿Cómo interactúan los átomos?

- ▶ Se forma un enlace químico cuando los electrones de dos átomos interactúan. Dependiendo de los átomos, el enlace puede ser iónico o covalente.
- ▶ Un enlace iónico es el resultado de una fuerte atracción mutua entre dos iones de carga opuesta.
- ▶ Los átomos comparten un par de electrones en un enlace covalente. Cuando los átomos comparten los electrones de manera equitativa, el enlace es no polar. Cuando uno de los átomos es electronegativo y jala la nube electrónica, el enlace es polar.
- ▶ Un enlace o puente de hidrógeno es una débil atracción entre un átomo altamente electronegativo y un átomo de hidrógeno que participa en un enlace covalente polar en otra molécula.
- ▶ Los puentes de hidrógeno son débiles de forma individual, pero la fuerza del enlace se incrementa si hay varios enlaces similares.

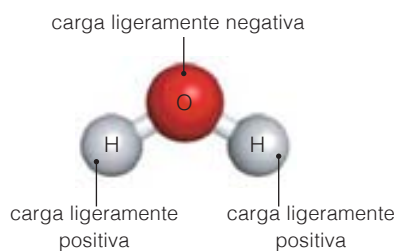
## 2.5 Propiedades del agua para la vida

- › El agua es esencial para la vida debido a sus propiedades únicas.
- › Las propiedades singulares del agua son resultado de los extensos puentes de hidrógeno que existen entre sus moléculas.

La vida evolucionó en el agua. Todos los organismos vivos están formados en gran parte por agua, muchos de ellos aún viven en ella y todas las reacciones químicas de la vida se llevan a cabo en agua. ¿Qué es lo especial del agua?

### Cada molécula de agua es polar

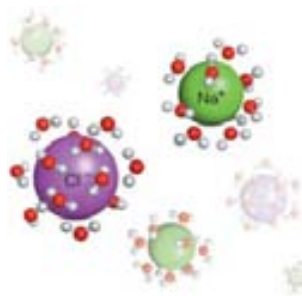
Las propiedades especiales del agua como un líquido comienzan con los dos enlaces covalentes polares en cada molécula de agua. En general, la molécula es neutra, pero el oxígeno atrae los electrones compartidos con más fuerza que los átomos de hidrógeno. Por lo tanto, cada uno de los átomos en una molécula de agua lleva una ligera carga. El átomo de oxígeno es ligeramente negativo, mientras que los átomos de hidrógeno son ligeramente positivos:



La separación de la carga significa que la molécula de agua por sí misma es polar. La polaridad atrae a otras moléculas de agua, y se forman puentes de hidrógeno entre ellas en cantidades enormes (figura 2.10). Los puentes de hidrógeno entre las moléculas confieren propiedades únicas al agua líquida que hacen posible la vida.



**Figura 2.10 Animada** Agua. Múltiples puentes de hidrógeno (líneas punteadas) que se forman y rompen con rapidez mantienen las moléculas de agua estrechamente unidas. Los abundantes puentes de hidrógeno en el agua líquida le proporcionan sus propiedades únicas.



**Figura 2.11 Animada** Las moléculas de agua que rodean un sólido iónico separan sus átomos, disolviéndolos.

### Agua, magnífico disolvente

El agua es un **disolvente**: una sustancia, por lo regular un líquido, que puede disolver otras sustancias. Cuando una sustancia disuelve, sus moléculas o iones individuales, se convierten en **solutos** a medida que se dispersan. Las sales, los azúcares y otros compuestos que se disuelven fácilmente en el agua son polares, de modo que se forman muchos puentes de hidrógeno entre ellos y las moléculas de agua.

Una **sal** es un compuesto que se disuelve de manera fácil en agua y libera otros iones que  $H^+$  y  $OH^-$  cuando lo hace. El cloruro de sodio ( $NaCl$ ) es ejemplo de una sal. El agua disuelve muy fácil las sales y otras sustancias **hidrofílicas** (“afines al agua”). Se forman puentes de hidrógeno entre el agua y las moléculas polares de estas sustancias. Estos puentes disuelven los solutos al separar sus moléculas y mantenerlas apartadas (figura 2.11).

Puedes ver cómo el agua interactúa con sustancias **hidrofóbicas** (“que repelen al agua”) si agitas una botella que contenga agua y aceite para ensaladas, luego la colocas sobre una mesa y observas lo que ocurre. El aceite para ensaladas se compone de moléculas no polares, y no se forman puentes de hidrógeno entre moléculas no polares y agua. La agitación rompe algunos de los puentes de hidrógeno que mantienen unidas las moléculas de agua, de manera que el agua se divide en pequeñas gotas que se mezclan con el aceite. Sin embargo, el agua rápidamente comienza a acumularse en gotas cada vez más grandes a medida que se forman nuevos puentes de hidrógeno entre sus moléculas. Esto excluye las moléculas de aceite y las agrupa en gotas que ascienden hacia la superficie del agua. El mismo tipo de interacción ocurre en la delgada membrana lipídica que separa el fluido acuoso dentro de las células del fluido acuoso al exterior de ellas.

**cohesión** Tendencia de las moléculas a atraerse entre ellas manteniéndose unidas.

**disolvente** Líquido que puede dispersar otras sustancias.

**evaporación** Transición de un líquido a un gas.

**hidrofílica** Término que describe una sustancia que se disuelve fácilmente en el agua.

**hidrofóbica** Término que describe una sustancia que no se disuelve en agua.

**sal** Compuesto que libera otros iones además de  $H^+$  y  $OH^-$  cuando se disuelve en agua.

**solutos** Sustancia disuelta.

**temperatura** Medida del movimiento molecular.



**Figura 2.12** Efecto visible de la cohesión: una avispa está bebiendo, pero no se hunde. La cohesión confiere tensión superficial al agua líquida, lo que significa que la superficie del agua líquida se comporta de algún modo como una película elástica.

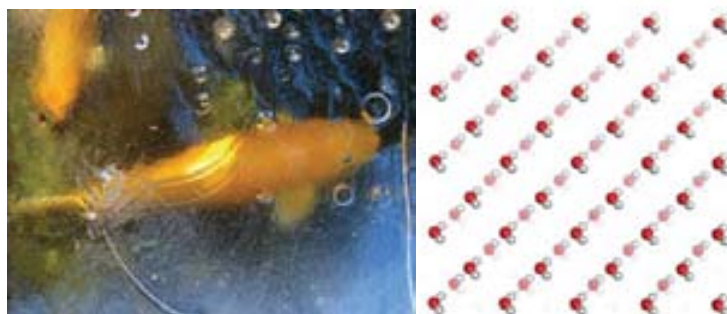
La organización de las membranas (y de la vida) comienza con estas interacciones (conocerás más acerca de las membranas en el capítulo 4).

## Cohesión

Otra propiedad del agua importante para la vida es la **cohesión**, por la cual las moléculas de agua se mantienen unidas entre sí. Los puentes de hidrógeno ejercen de manera colectiva una atracción continua sobre las moléculas individuales del agua. Puedes apreciar el efecto de la cohesión como una tensión superficial (**figura 2.12**).

La cohesión es un componente importante de muchos procesos que preservan a los cuerpos multicelulares. Como ejemplo, las moléculas de agua escapan en forma de vapor de manera constante de la superficie del agua líquida, proceso que se llama **evaporación**. La evaporación se resiste mediante los puentes de hidrógeno que mantienen las moléculas del agua unidas. En otras palabras, superar la cohesión del agua implica gasto de energía. Por lo tanto, la evaporación absorbe energía en forma de calor del agua líquida, reduciendo la temperatura de la superficie del agua. La pérdida de agua por evaporación puede ayudarte a ti y algunos otros mamíferos a enfriarse a través de la sudoración cuando el cuerpo eleva su temperatura. El sudor, que se compone aproximadamente en 99 por ciento de agua, enfría la piel a medida que se evapora.

La cohesión también trabaja dentro de los organismos. Por ejemplo, las plantas absorben agua de manera continua de la tierra a medida que crecen. Las moléculas de agua de las hojas, se evaporan y se reemplazan al absorber agua desde las raíces. La cohesión hace posible que asciendan columnas de agua líquida



**Figura 2.13** El hielo flota sobre el agua. *Izquierda*, una cubierta de hielo puede aislar el agua por debajo de ella, evitando así que los organismos acuáticos se congelen durante los crudos inviernos. *Derecha*, el hielo se forma aproximadamente por debajo de los 0 °C (32 °F), a medida que los puentes de hidrógeno fijan las moléculas del agua en una red cristalina tridimensional rígida. El hielo flota debido a que las moléculas se integran con menor densidad que en el agua.

desde las raíces hasta las hojas dentro de los delgados conductos del tejido vascular. En algunos árboles, estos conductos se desarrollan en línea recta en extensiones que alcanzan centenares de pies de longitud. En la sección 26.4 se retomará este tema.

## Agua, estabilizador de la temperatura

La **temperatura** es la forma de medir la energía del movimiento molecular. Todas las moléculas vibran sin cesar y vibran más rápido a medida que absorben calor. No obstante, los extensos puentes de hidrógeno restringen el movimiento de las moléculas de agua: evitan que vibren en demasía, como ocurriría si no estuvieran presentes. Por lo tanto, se necesita más calor para elevar la temperatura del agua en comparación con otros líquidos. La estabilidad de la temperatura es un componente importante de la homeostasis, debido a que la mayoría de las moléculas de la vida funcionan de forma adecuada sólo dentro de un cierto intervalo de temperatura.

Por debajo de 0 °C (32 °F), las moléculas de agua no vibran lo suficiente como para romper los puentes de hidrógeno que las unen, y quedan fijas en el patrón de enlaces rígidos de una red cristalina de hielo. Las moléculas individuales de agua forman conjuntos menos densos en el hielo que en el agua, de manera que el hielo flota sobre el agua. Las capas de hielo que se forman cerca de la superficie de los estanques, lagos y arroyos, pueden aislar el agua debajo de ellas de las temperaturas bajo cero del aire. Estos “cobertores de hielo” protegen los organismos acuáticos durante los inviernos extremadamente fríos (**figura 2.13**).

### Para repasar en casa ¿Por qué es esencial el agua para la vida?

- ▶ Los extensos puentes de hidrógeno entre las moléculas del agua le asignan propiedades únicas a este vital líquido, lo que hace posible la vida.
- ▶ Los puentes de hidrógeno se forman entre el agua y las moléculas polares. Este enlace disuelve muy fácil las sustancias hidrofílicas. No se forman puentes de hidrógeno entre el agua y las moléculas no polares de las sustancias hidrofóbicas.
- ▶ Las moléculas individuales del agua tienden a permanecer unidas (cohesión).
- ▶ La temperatura del agua es más estable que la de otros líquidos.
- ▶ El hielo es menos denso que el agua líquida, de manera que flota. El hielo aísla el agua por debajo de él.



## 2.6 Ácidos y bases

- El pH es una medida de la concentración de los iones hidrógeno.
- La mayoría de los procesos biológicos se presenta dentro de un estrecho intervalo de pH, típicamente alrededor de pH 7.
- Vínculo a Homeostasis 1.3



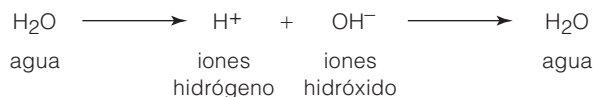
**Figura 2.14 Animada** Escala de pH. Aquí, los puntos rojos indican iones hidrógeno ( $H^+$ ) y los puntos azules, iones hidroxilo ( $OH^-$ ). También se muestran valores aproximados de pH para algunas soluciones comunes.

Esta escala de pH comprende desde el 0 (lo más ácido) hasta 14 (lo más básico). Un cambio de una unidad en la escala corresponde a un cambio de 10 veces en la cantidad de iones  $H^+$ .

» **Adivina:** ¿Cuál es el pH aproximado de un refresco de cola?

Respuesta: 2.5

En el agua líquida, las moléculas de agua se separan de forma espontánea en iones hidrógeno ( $H^+$ ) y en iones hidroxilo ( $OH^-$ ). Estos iones pueden combinarse de nuevo para formar agua:

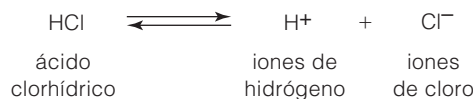


La **concentración** se refiere a la cantidad de un soluto particular que es disuelto en un volumen dado de fluido. La concentración del ion hidrógeno es un caso especial. Medimos el número de iones hidrógeno en una solución utilizando un valor llamado **pH**. Cuando el número de iones  $H^+$  es el mismo que el número de iones  $OH^-$ , el pH de la solución es 7, o neutro. El pH del agua pura (a diferencia del agua de lluvia o el agua de mar) tiene este valor. Entre más alto sea el número de iones hidrógeno, menor será el pH. La disminución de una unidad en el pH corresponde a un incremento de 10 veces el número de iones  $H^+$ , y el incremento de una unidad corresponde a una disminución de 10 veces el número de iones  $H^+$  (figura 2.14).

Una manera de entender esta diferencia es probar bicarbonato de sodio disuelto (pH 9), agua destilada (pH 7) y jugo de limón (pH 2). Casi toda la química de la vida se presenta alrededor del pH 7. La mayor parte del ambiente interno de tu cuerpo (fluidos tisulares y sangre) se encuentra entre un pH de 7.3 y 7.5.

Las sustancias llamadas **ácidos** aportan iones hidrógeno cuando se disuelven en agua, de manera que disminuyen el pH de los fluidos y los hacen más ácidos (por debajo de pH 7). Las **bases** aceptan iones hidrógeno, de manera que elevan el pH de los fluidos y los hacen más básicos, o alcalinos (por arriba de pH 7).

Los ácidos y las bases pueden ser débiles o fuertes. Los ácidos débiles son donadores pobres de  $H^+$ . Los ácidos fuertes proporcionan más iones  $H^+$ . El ácido clorhídrico (HCl) es un ácido fuerte que, cuando se agrega al agua, se separa en  $H^+$  y  $Cl^-$ :



Dentro de tu estómago, el  $H^+$  del HCl conforma los fluidos o jugos gástricos ácidos (pH de 1 a 2). La acidez activa las enzimas que digieren las proteínas en tus alimentos.

La mayoría de las moléculas biológicas puede funcionar apropiadamente sólo dentro de un estrecho intervalo de pH. Incluso una ligera desviación de este intervalo puede detener los procesos celulares. Bajo circunstancias normales, los fluidos dentro de las células y los cuerpos se mantienen en un intervalo constante de pH debido a que están amortiguados. Un **amortiguador (buffer)** es

**ácido** Sustancia que libera iones hidrógeno en el agua.

**amortiguador (buffer)** Sustancia que puede mantener estable el pH de una solución, ya sea donando o aceptando de manera alternada iones que contribuyen con el pH.

**base** Sustancia que acepta iones hidrógeno en el agua.

**concentración** Número de moléculas o iones por unidad de volumen de una solución.

**pH** Medida del número de iones hidrógeno en un fluido.

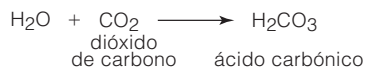


**Figura 2.15** El efecto corrosivo de la lluvia ácida. Los contaminantes aéreos se disuelven en el vapor de agua y forman compuestos que modifican el pH de la lluvia.

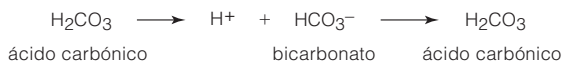
un conjunto de productos químicos, generalmente un ácido o base débil y una sal, que pueden conservar estable el pH de una solución. Los dos productos pueden donar y aceptar de forma alternada iones que contribuyen a los cambios del pH.

Por ejemplo, cuando se agrega una base a un fluido, el número de iones  $\text{OH}^-$  se incrementa, de manera que el pH se eleva. Sin embargo, cuando el fluido contiene un buffer o amortiguador, al agregar la base el amortiguador libera iones  $\text{H}^+$ . Éstos se combinan con los iones  $\text{OH}^-$  para formar agua, la cual no tiene efecto sobre el pH. De esta forma, el pH de un fluido amortiguado permanece igual cuando se le agrega una base.

El gas de dióxido de carbono se convierte en un ácido débil cuando se disuelve en la porción líquida de la sangre humana:



El ácido carbónico puede separarse en iones hidrógeno e iones bicarbonato, que a su vez pueden combinarse para formar ácido carbónico:



En conjunto, el ácido carbónico y el bicarbonato constituyen un amortiguador. Cualquier exceso de  $\text{OH}^-$  en la sangre se combina con el  $\text{H}^+$  para formar agua, la cual no contribuye al pH. Cualquier exceso de  $\text{H}^+$  en la sangre se combina con el bicarbonato. Unido de esta manera, el hidrógeno no afecta el pH. El intercambio de iones entre el ácido carbónico y el bicarbonato mantiene el pH de la sangre entre 7.3 y 7.5, pero sólo hasta cierto punto. Un amortiguador puede neutralizar sólo determinada cantidad de iones. Cuando se rebasa este límite, incluso ligeramente, el pH del fluido cambia de manera considerable.

Una falla en la amortiguación puede ser catastrófica en un sistema biológico. Por ejemplo, se forma demasiado ácido carbónico en la sangre cuando se impide la respiración de forma repentina. La disminución que resulta en el pH sanguíneo puede ocasionar que un individuo entre en estado de coma, que es un estado de inconsciencia peligroso. La hiperventilación (respiración rápida sostenida) provoca que el cuerpo pierda demasiado  $\text{CO}_2$ . La pérdida puede provocar una elevación en el pH de la sangre. Si el pH de la sangre se eleva demasiado, puede presentarse espasmo muscular prolongado (conocido como tétanos) o se puede producir estado de coma.

## Incremento del mercurio (una vez más)



En la actualidad, todos los ecosistemas sobre la Tierra tienen efectos detectables de contaminación en el aire. Sin embargo, tales efectos no están bien estudiados, de modo que probablemente hayan sido subestimados. Sabemos que la cantidad de mercurio en el agua de la Tierra se está elevando (vea el inserto). Se ha considerado que la concentración de mercurio en el Océano Pacífico se duplicará dentro de 40 años. También sabemos que este aumento se está presentando como consecuencia de las actividades humanas que liberan mercurio en la atmósfera. Tan

sólo en el 2005, nuestras actividades liberaron más de 2000 toneladas de mercurio en todo el mundo.

Además, todos los cuerpos humanos ahora tienen cantidades detectables de mercurio. Una parte proviene de las amalgamas dentales, en particular cuando se han blanqueado. También contribuyen los cosméticos importados para aclarar la piel y las lámparas fluorescentes que se rompen. Sin embargo, la mayoría proviene del consumo de peces y mariscos contaminados. El atún pescado en el Océano Pacífico explica casi la mitad del mercurio en los cuerpos de los seres humanos.

**¿Cómo votarías?** Un aviso de la Administración de Alimentos y Drogas de Estados Unidos advierte a los niños y a las mujeres embarazadas, que crían niños o planean concebir un hijo, que eviten comer atún debido a sus altos niveles de mercurio. El fiscal general de California exige que los productos que contengan productos químicos peligrosos provenientes de fuentes no naturales porten etiquetas de advertencia. Una lata típica de 170 g de atún blanco contiene casi 60 microgramos de mercurio. Las compañías que distribuyen atún enlatado dicen que la mayoría de ese mercurio proviene de fuentes naturales y consideran que el aviso federal es suficiente. ¿Consideras que las latas de atún deberían llevar etiquetas de advertencia acerca de su contenido de mercurio? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Quemar combustibles fósiles, como el carbón, libera compuestos de azufre y nitrógeno que afectan el pH de la lluvia y otras formas de precipitación. Debido a que el agua no contiene amortiguadores o *buffers*, la adición de ácidos o bases tiene un efecto significativo. En sitios con gran cantidad de emisiones de combustibles fósiles, la lluvia y la niebla pueden ser más ácidas que el vinagre (figura 2.15). Esta lluvia ácida modifica drásticamente el pH del agua en suelos, lagos y arroyos. Estos cambios pueden superar la capacidad de amortiguación de los fluidos dentro de los organismos, con efectos letales. Volveremos al tema de la lluvia ácida en la sección 42.9.

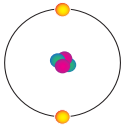
### Para repasar en casa ¿Por qué son importantes los iones hidrógeno en los sistemas biológicos?

- › El pH refleja el número de iones hidrógeno en un fluido. La mayoría de los sistemas biológicos funciona adecuadamente sólo dentro de un estrecho intervalo de pH.
- › Los ácidos liberan iones hidrógeno en el agua; las bases liberan iones  $\text{OH}^-$ . Las sales liberan otros iones además de  $\text{H}^+$  y  $\text{OH}^-$ .
- › Los amortiguadores ayudan a mantener estable el pH. Dentro de los organismos, los amortiguadores mantienen la homeostasis.

## Resumen



**Sección 2.1** En el primer nivel de organización de la vida, los átomos interactúan con otros átomos para formar moléculas. Las propiedades de las moléculas dependen, pero al mismo tiempo difieren de las correspondientes de sus componentes atómicos.



**Sección 2.2** Los **átomos** se componen de **electrones**, que poseen una **carga** negativa, moviéndose cerca de un núcleo de protones cargados positivamente y neutrones que no tienen carga (tabla 2.2). La **tabla periódica** acomoda los **elementos** en el orden de

su **número atómico**. Los **isótopos** son átomos de un elemento que difieren en el número de neutrones, de modo que también difieren en su **número de masa**. Los investigadores pueden fabricar **marcadores** con **radioisótopos**, los que de manera espontánea emiten partículas y energía mediante el proceso de **decaimiento radiactivo**.

**Tabla 2.2** Los protagonistas en la química de la vida

Átomos	Partículas que son los bloques constitutivos fundamentales de toda la materia; la unidad más pequeña que conserva las propiedades de un elemento.
Protón ( $p^+$ )	Partícula con carga positiva en el núcleo de un átomo.
Electrón ( $e^-$ )	Partícula con carga negativa que puede ocupar un volumen espacial (orbital) alrededor del núcleo de un átomo.
Neutrón	Partícula sin carga en el núcleo de un átomo.
Elemento	Sustancia pura que se compone por completo de átomos con el mismo número característico de protones.
Isótopos	Átomos de un elemento que difieren en el número de neutrones.
Radioisótopos	Isótopo inestable que emite partículas y energía cuando su núcleo se desintegra.
Marcador	Molécula que tiene un isótopo que es una sustancia detectable unida. Se utiliza para seguir el movimiento o destino de la molécula en un sistema biológico.
Ion	Átomo que conduce una carga después de que ha ganado o perdido uno o más electrones. Un solo protón sin un electrón es un ion hidrógeno ( $H^+$ ).
Molécula	Dos o más átomos unidos en un enlace químico.
Compuesto	Molécula de dos o más elementos diferentes en proporciones invariables (por ejemplo, el agua).
Mezcla	Incorporación de dos o más elementos o compuestos en proporciones que pueden variar.
Soluto	Molécula o ion disuelto en algún disolvente.
Hidrofílico	Se refiere a una sustancia que se disuelve fácilmente en el agua. Estas sustancias se componen de moléculas polares.
Hidrofóbico	Se refiere a una sustancia que no es soluble en el agua. Estas sustancias se componen de moléculas no polares.
Ácido	Compuesto que libera $H^+$ cuando se disuelve en el agua.
Base	Compuesto que libera iones $OH^-$ cuando se disuelve en el agua.
Sal	Compuesto formado por iones que libera cuando se disuelve en el agua.
Disolvente	Sustancia que puede disolver otras sustancias.



**Sección 2.3** Hasta dos electrones ocupan cada orbital (volumen espacial) alrededor de un núcleo. El orbital que ocupará un electrón depende de su energía. Un **modelo de capas** representa niveles sucesivos de energía como círculos concéntricos.

Los átomos llenan las capas electrónicas al ganar o perder electrones, o al compartirlos con otros átomos. La **electronegatividad** es una medida de la fuerza con que un átomo atrae los electrones de otros átomos. Los **iones** son átomos con carga. Un **enlace químico** es una fuerza de atracción que une dos átomos como una **molécula**. Un **compuesto** es una molécula que se compone de dos o más elementos. Una **mezcla** se compone de sustancias que no se combinan químicamente.



**Sección 2.4** Los átomos forman diferentes tipos de enlaces dependiendo de su electronegatividad. Un **enlace iónico** es una fuerte asociación entre iones con cargas opuestas; surge de la atracción mutua de dichas cargas. Los átomos comparten un par de elec-

trones en un **enlace covalente**, el cual es no polar si se comparten de manera equitativa, y polar si no es así. Una molécula que tiene una separación de carga se dice que muestra **polaridad**. Los **enlaces o puentes de hidrógeno** estabilizan de manera colectiva las estructuras de las moléculas grandes.



**Sección 2.5** Los enlaces covalentes polares unen dos átomos de hidrógeno con un átomo de oxígeno en cada molécula de agua. La polaridad favorece extensos puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua, y éstos son la base de las propiedades únicas

que mantienen la vida: una capacidad de actuar como un **disolvente** para las **sales** y otros **solutos** polares; la resistencia a los cambios de **temperatura**; y la **cohesión**. Las sustancias **hidrofílicas** se disuelven fácilmente en el agua; las sustancias **hidrofóbicas** son insolubles en agua. La **evaporación** es la transición de un líquido a gas.



**Sección 2.6** La **concentración** de un soluto se refiere a la cantidad de soluto en un volumen dado del fluido. El **pH** refleja el número de iones hidrógeno ( $H^+$ ) en un fluido. Para el pH neutral (7), las cantidades de iones  $H^+$  y  $OH^-$  son las mismas. Los **ácidos** liberan

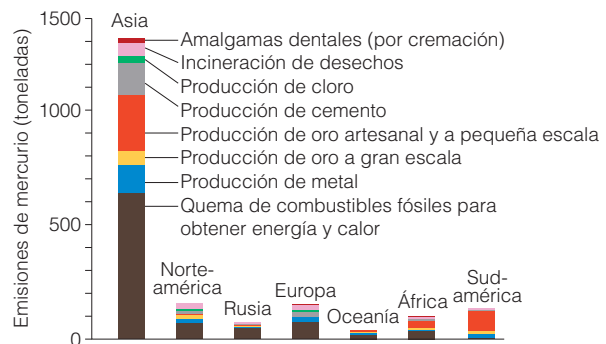
iones hidrógeno en el agua; las **bases** los aceptan. Un **amortiguador (buffer)** mantiene una solución dentro de un intervalo constante de pH. La mayoría de las células y fluidos del cuerpo está amortiguada debido a que la mayor parte de las moléculas de la vida funcionan sólo dentro de un estrecho intervalo de pH.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- ¿Esta afirmación es verdadera o falsa? Todos los átomos se componen de electrones, protones y neutrones.
- En la tabla periódica, los símbolos para los elementos se organizan de acuerdo con \_\_\_\_\_.
  - el tamaño
  - la carga
  - el número de masa
  - el número atómico
- Una molécula en que se ha incorporado un radioisótopo se llama: \_\_\_\_\_.
  - compuesto
  - marcador
  - sal
  - ácido

**Emisiones de mercurio** Por el peso, el carbón no contiene mucho mercurio, pero quemamos grandes cantidades de éste. Además de las plantas de energía alimentadas con carbón, otras industrias diversas contribuyen sustancialmente con la contaminación atmosférica por mercurio. La **figura 2.16** muestra las emisiones de mercurio en diferentes regiones del mundo en el 2006.

1. ¿Aproximadamente cuántas toneladas de mercurio fueron liberadas en todo el mundo en el 2006?
2. ¿Qué industria encabeza la lista de contaminadores de mercurio? ¿Qué industria es la siguiente en la lista?
3. ¿Qué región emite la mayoría del mercurio por producción de cemento?
4. ¿Aproximadamente cuántas toneladas de mercurio se liberaron por la producción de oro en Sudamérica?



**Figura 2.16** Emisiones globales de mercurio, 2006. Fuente: *Global Atmospheric Mercury Assessment: Sources, Emissions and Transport*. United Nations Environmental Programme Chemicals Branch, 2008.

4. Un ion es un átomo que tiene \_\_\_\_\_.
  - a. el mismo número de electrones y de protones
  - b. números diferentes de electrones y de protones
5. La capacidad de un átomo para extraer electrones de otro átomo se denomina \_\_\_\_\_.
  - a. electronegatividad
  - b. polaridad
  - c. carga
  - d. concentración
6. La atracción mutua de las cargas opuestas mantiene los átomos unidos como moléculas es un enlace: \_\_\_\_\_.
  - a. iónico
  - b. de hidrógeno
  - c. covalente polar
  - d. covalente no polar
7. Los átomos comparten electrones de manera no equitativa en un enlace \_\_\_\_\_.
  - a. ácido
  - b. básica
  - c. hidrofóbica
  - d. polares
8. Las sustancias que son insolubles en agua se llaman: \_\_\_\_\_.
  - a. ácidas
  - b. básicas
  - c. hidrofóbicas
  - d. polares
9. Una sal libera iones distintos en el agua.
10. Los iones hidrógeno ( $H^+$ ) son \_\_\_\_\_.
  - a. indicados por una escala de pH
  - b. protones sin enlace
  - c. disueltos en la sangre
  - d. todas las anteriores
11. Cuando se disuelve en el agua, un(a) \_\_\_\_\_ dona  $H^+$ ; un(a) \_\_\_\_\_ acepta  $H^+$ .
  - a. ácido; base
  - b. base; ácido
  - c. amortiguador; soluto
  - d. base; amortiguador
12. \_\_\_\_\_. Es una sustancia entre un ácido o base débil y una sal capaz de controlar el pH.
  - a. enlace covalente
  - b. puente de hidrógeno
  - c. amortiguador
  - d. pH
13. Una sustancia que se disuelve en un disolvente se llama: \_\_\_\_\_.
  - a. molécula
  - b. soluto
  - c. sal
  - d. ácido

14. Relaciona los términos con su descripción más adecuada.

- |                     |  |
|---------------------|--|
| ___ hidrofílico     | a. protones > electrones                               |
| ___ número atómico  | b. número de protones en el núcleo                     |
| ___ átomo con carga | c. polar; se disuelve fácilmente en el agua            |
| ___ número de masa  | d. ion   |
| ___ temperatura     | e. protones < electrones                               |
| ___ sin carga       | f. protones = electrones                               |
| ___ carga negativa  | g. medida de movimiento molecular                      |
| ___ carga positiva  | h. número de protones y neutrones en el núcleo atómico |

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Los alquimistas eran los estudiosos y filósofos medievales precursores de los químicos actuales. Muchos pasaron sus vidas intentando transformar el plomo (número atómico 82) en oro (número atómico 79). Explica por qué nunca lograron tener éxito en su empresa.
2. Dibuja un modelo de capas para un átomo de nitrógeno sin carga (el nitrógeno tiene siete protones).
3. El polonio es un elemento raro con 33 radioisótopos. El más común,  $^{210}\text{Po}$ , tiene 82 protones y 128 neutrones. Cuando el  $^{210}\text{Po}$  decae, emite una partícula alfa, que es un núcleo de helio (dos protones y dos neutrones). El decaimiento del  $^{210}\text{Po}$  es difícil de detectar debido a que las partículas alfa no llevan mucha energía en comparación con otras formas de radiación. Pueden ser detenidas, por ejemplo, mediante una hoja de papel o unas cuantas pulgadas de aire. Ésta es una razón por la que las autoridades fracasaron en descubrir cantidades tóxicas del  $^{210}\text{Po}$  en el cuerpo del agente de la KGB Alexander Litvinenko hasta después de su muerte repentina y misteriosa en el 2006. ¿En qué elemento se convierte un átomo de  $^{210}\text{Po}$  después de que emite una partícula alfa?
4. Algunos ácidos no diluidos no son tan corrosivos como cuando se encuentran diluidos con agua. Es por esta razón que se le pide a quienes trabajan en laboratorios que limpien cualquier salpicadura con una toalla antes de lavar. Explica.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Isótopos; Barridos PET; Modelos de capas; Tipos de enlaces; Iones y enlaces iónicos; Enlaces o puentes de hidrógeno; Agua; Disolución; pH.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

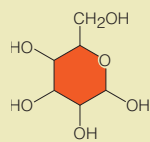




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Habiendo aprendido acerca de las interacciones atómicas (sección 2.3), estás ahora en posición de entender la estructura de las moléculas de la vida. Observa todo el panorama al revisar la sección 1.2. Estarás formando tu conocimiento acerca de la naturaleza de los enlaces covalentes (2.4), los ácidos y las bases (2.6) y los efectos de los enlaces o puentes de hidrógeno (2.4) a medida que aprendes acerca de cómo las moléculas de la vida se arman en conjunto.



### La estructura dicta la función

Definimos parcialmente las células por su capacidad para formar carbohidratos complejos y lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Todos estos compuestos orgánicos tienen grupos funcionales unidos a un esqueleto central de átomos de carbono.



### Carbohidratos

Los carbohidratos son las moléculas biológicas más abundantes. Funcionan como reserva de energía y como materiales estructurales.

Los diferentes tipos de carbohidratos se forman a partir de los mismos azúcares, en arreglos diferentes.

# 3 Moléculas de la vida

## 3.1 Miedo a freír

El cuerpo humano requiere más de una cucharada diaria de grasa para mantenerse saludable, pero la mayoría de las personas en los países desarrollados consumen mucho más. El estadounidense promedio consume el equivalente a 31.75 kg de grasa al año, lo que puede ser parte de las razones del sobrepeso que padece. Este sobrepeso incrementa el riesgo de padecer muchas enfermedades. Sin embargo, la cantidad total de grasas parece ser menos importante que la clase de grasas que consumimos. Las grasas son más que sólo moléculas inertes que se acumulan en áreas estratégicas de nuestros cuerpos; son las constituyentes principales de las membranas celulares y como tales, ejercen poderosos efectos sobre el funcionamiento celular.

La molécula representativa de grasa tiene tres ácidos grasos, cada uno con una larga cadena de átomos de carbono. Las diferentes grasas tienen distintos ácidos grasos. Las grasas con cierto arreglo de átomos de hidrógeno alrededor de esa cadena de carbono se conocen como grasas *trans* (figura 3.1). Existen pequeñas cantidades de grasas *trans* naturalmente en la carne roja y los productos lácteos, pero la mayoría de las grasas *trans* que consumen los seres humanos provienen de los aceites vegetales parcialmente hidrogenados, un producto alimenticio artificial.

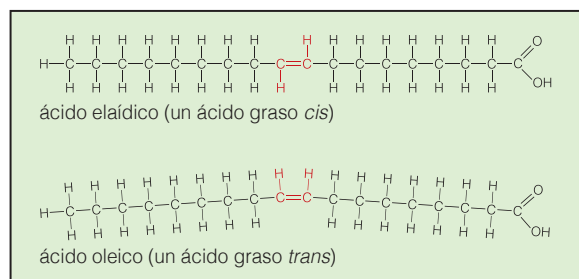
La hidrogenación, un proceso de manufactura en el que se agregan átomos de hidrógeno a una sustancia, modifica los aceites vegetales líquidos en grasas sólidas. La compañía Procter & Gamble (P & G) desarrolló el aceite de soya parcialmente hidrogenado en 1908 como un sustituto para las grasas animales sólidas más costosas que se utilizaban para fabricar velas. No obstante, la demanda de velas comenzó a disminuir a medida que cada vez más hogares en Estados Unidos empezaron a contar con electricidad, y la compañía P & G comenzó a buscar otro método para vender sus grasas patentadas. El aceite vegetal parcialmente hidrogenado se parece mucho a la manteca, de modo que en 1911 la compañía comenzó una dinámica campaña de mercadotecnia para venderlo como un nuevo alimento revolucionario: una grasa sólida para cocinar con una larga vida de almacenamiento, sabor suave y costo inferior al de la manteca o la mantequilla.

A mediados de la década de 1950, el aceite vegetal hidrogenado formaba parte importante de la dieta de los estadounidenses. Se encon-

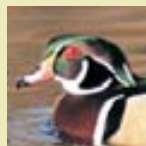
traba en una variedad muy amplia de alimentos procesados y de comida rápida: papas a la francesa, sustitutos de mantequilla, galletas dulces y saladas, pasteles y panecillos, mantequilla de cacahuate o de maní, tartas, donas, mantecadas, papas fritas, barras de granola, barritas para el desayuno, chocolate, palomitas para microondas, pizzas, burritos, *nuggets* de pollo, palitos de pescado y otros similares.

Durante décadas, se consideró que el aceite vegetal hidrogenado era más saludable que las grasas animales debido a que era procesado a partir de las plantas, pero ahora sabemos otra cosa. Las grasas *trans* en los aceites vegetales hidrogenados elevan el nivel de colesterol en nuestra sangre más que cualquier otra grasa, y alteran directamente la función de nuestras arterias y venas. Los efectos de tales cambios son bastante graves. Consumir tan sólo dos gramos al día de aceites vegetales hidrogenados aumenta el riesgo de que una persona padezca de aterosclerosis, que es el endurecimiento de las arterias, infartos y diabetes. Una pequeña porción de papas fritas a la francesa preparadas con aceite vegetal hidrogenado contiene aproximadamente cinco gramos de grasas *trans*.

Todos los organismos se componen de las mismas clases de moléculas, pero las pequeñas diferencias en el modo como estas moléculas se encuentran ensambladas puede tener grandes efectos en el organismo. Con este concepto, te hacemos la presentación de la química de la vida. Esta es tu química. Es más que la suma de las moléculas de tu cuerpo.



**Figura 3.1** Las grasas *trans*, una comida nada saludable. El ordenamiento de los átomos de hidrógeno alrededor de un enlace doble (en rojo) es lo que hace una grasa *trans* (arriba) o *cis* (abajo). Esta aparentemente pequeña diferencia en la estructura es lo que hace una gran diferencia en nuestros cuerpos.



### Lípidos

Los lípidos funcionan como reserva de energía y como sustancias de impermeabilización o lubricación.

Algunos se remodelan en otros compuestos como las vitaminas. Los lípidos son los principales componentes estructurales de todas las membranas celulares.



### Proteínas

Estructural y funcionalmente, las proteínas son las más diversas de las biomoléculas: incluyen enzimas y materiales estruc-

turales. La función de las proteínas depende de su estructura.



### Ácidos nucleicos

Los nucleótidos son las unidades estructurales que forman los ácidos nucleicos; algunos tienen un papel adicional en el

metabolismo. El ADN y el ARN son parte de un sistema celular de almacenamiento y recuperación de información hereditaria.

## 3.2 Moléculas de la vida: de la estructura a la función

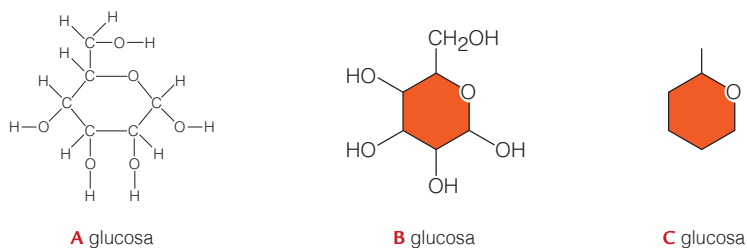
- › Todas las moléculas de la vida están formadas con átomos de carbono.
- › La función de las moléculas orgánicas en los sistemas biológicos comienza por su estructura.
- ◀ Vínculos a Elementos 2.2, Iones 2.3, Enlaces covalentes 2.4, Polaridad 2.4, Ácidos y bases 2.6

El carbono se presenta en una gran proporción de los elementos de los seres vivos, principalmente debido a que las moléculas de la vida, como los carbohidratos, los lípidos, las proteínas y los ácidos nucleicos, son orgánicas. Los compuestos **orgánicos** están formados principalmente por átomos de carbono e hidrógeno. El término es un vestigio de una época en que se pensaba que tales moléculas sólo eran elaboradas por seres vivientes, en oposición a las moléculas inorgánicas que se formaban por procesos inanimados. El término persiste, aun cuando ahora sabemos que muchos compuestos orgánicos estuvieron presentes sobre la Tierra mucho tiempo antes que los organismos vivientes.

La importancia del carbono para la vida comienza con su versátil comportamiento: cada átomo de carbono puede formar enlaces covalentes con otros cuatro átomos. La mayoría de los compuestos orgánicos tiene un esqueleto, o cadena, de átomos de carbono, que pueden incluir anillos. Usando diferentes modelos para representar compuestos orgánicos, nos permite visualizar aspectos diferentes de su estructura.

Las fórmulas estructurales muestran cómo todos los átomos se conectan (figura 3.2A). Algunos átomos o enlaces pueden estar implicados, pero no se muestran (figura 3.2B). Por simplificación adicional, las estructuras de anillo del carbono se representan a menudo como polígonos que involucran átomos en sus vértices (figura 3.2C).

Los modelos moleculares muestran las posiciones de los átomos en tres dimensiones. Los átomos en esos modelos están representados típicamente por esferas coloreadas, cuyo tamaño refleja la dimensión relativa de los átomos. Los modelos de esferas y varillas muestran los enlaces covalentes como una maqueta en tres dimensiones (figura 3.2D). Los modelos espaciales muestran la forma completa (figura 3.2E). Para reducir la complejidad visual, otros tipos de modelos omiten los átomos individuales. Tales modelos pueden revelar características a gran escala, como dobleces o empaquetamientos, que pueden ser difíciles de ver cuando se muestran los



**Figura 3.2** Modelo de una molécula orgánica. **A** Una fórmula estructural muestra los átomos y los enlaces. **B, C** Las fórmulas estructurales con frecuencia se abrevian para omitir las etiquetas de algunos átomos como los carbonos en las esquinas de las estructuras de anillo. **D** Un modelo de esferas y varillas muestra el arreglo de los átomos en tres dimensiones. **E** Un modelo tridimensional muestra la forma completa de una molécula. Derecha, códigos de colores usuales para los elementos en los modelos moleculares.

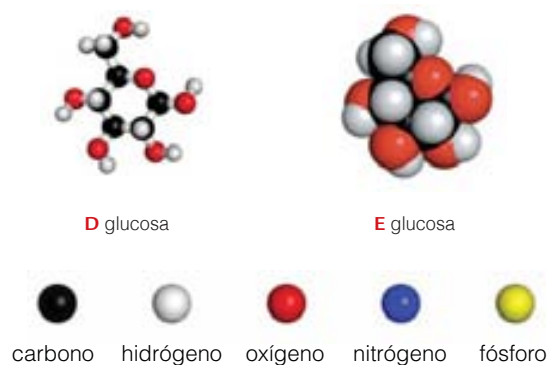
Grupo	Carácter	Ubicación	Estructura
hidroxilo	polar	aminoácidos, azúcares, alcoholes	—OH
metilo	no polar	ácidos grasos, algunos aminoácidos	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$
carbonilo	polar, reactivo	azúcares, aminoácidos, nucleótidos	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{H} \\    \\ \text{O} \end{array}$ (aldehído) $\begin{array}{c} -\text{C}- \\    \\ \text{O} \end{array}$ (cetona)
carboxilo	ácido	ácidos grasos, aminoácidos, carbohidratos	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{OH} \\    \\ \text{O} \end{array}$ $\begin{array}{c} -\text{C}-\text{O}^- \\    \\ \text{O} \end{array}$ (ionizado)
amino	básico	aminoácidos, algunas bases de nucleótidos	$\begin{array}{c} -\text{N}-\text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$ $\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{NH}^+ \\   \\ \text{H} \end{array}$ (ionizado)
fosfato	de alta energía, polar	nucleótidos (por ejemplo, ATP); ADN, ARN; fosfolípidos, muchas proteínas	$\begin{array}{c} \text{O}^- \\   \\ -\text{O}-\text{P}-\text{O}^- \\    \\ \text{O} \end{array}$ icono
sulfhidrilo	forma puentes de disulfuro	cisteína (un aminoácido)	—SH     —S—S— (puente de disulfuro)

**Figura 3.3 Animada** Los grupos funcionales comunes. Estos grupos confieren características químicas específicas a los compuestos orgánicos.

átomos individuales. Por ejemplo, las moléculas muy grandes con frecuencia se muestran como listones, que resaltan características estructurales como espirales (ve la figura 3.14 para un ejemplo).

### Grupos funcionales

Una molécula orgánica que se compone sólo de átomos de hidrógeno y carbono se conoce como **hidrocarburo**. El metano, el hidrocarburo más simple, es un átomo de carbono unido a cuatro átomos de hidrógeno. La mayoría de las moléculas de la vida tiene al menos un **grupo funcional**, que es un grupo de átomos enlazados de manera covalente a un átomo de carbono de una molécula orgánica. Los grupos funcionales confieren propiedades químicas específicas





como la polaridad o la acidez (figura 3.3). El grupo químico de las moléculas de la vida surge en gran medida por el número, clase y arreglo de sus grupos funcionales. Por ejemplo, los grupos hidroxilo ( $-\text{OH}$ ) confieren polaridad a los alcoholes. De este modo, los alcoholes de bajo peso molecular se disuelven rápidamente en el agua. Los alcoholes con cadenas más largas no se disuelven tan fácilmente debido a que las cadenas de hidrocarburos son hidrofóbicas.

## Qué hacen las células con los compuestos orgánicos

Todos los sistemas biológicos se basan en las mismas moléculas orgánicas, una similitud que es uno de los muchos legados del origen común de la vida. Sin embargo, los detalles de estas moléculas difieren entre los organismos. Las unidades estructurales orgánicas básicas se enlazan en diferentes arreglo y número formando distintas versiones de las moléculas de la vida, del mismo modo que los átomos enlazados de diferentes números y arreglos forman distintas moléculas. Las células mantienen reservas de pequeñas moléculas orgánicas que pueden ensamblar en complejos carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Cuando se utilizan como subunidades de moléculas más grandes, las pequeñas moléculas orgánicas, como los azúcares simples, los ácidos grasos, los aminoácidos y los nucleótidos, se llaman **monómeros**. Las moléculas que se componen de múltiples monómeros se conocen como **polímeros**.

Las células forman polímeros a partir de monómeros, y descomponen los polímeros para liberar monómeros. El **metabolismo** se refiere a las actividades mediante las cuales las células adquieren y utilizan energía a medida que forman y descomponen compuestos orgánicos. Estas actividades ayudan a las células a mantenerse vivas, crecer y reproducirse. El metabolismo también requiere **enzimas**, que son moléculas orgánicas que aceleran las reacciones sin ser modificadas por ellas.

La tabla 3.1 enumera algunas reacciones metabólicas comunes. Por ahora, comencemos pensando acerca de dos tipos de reacciones. Las moléculas orgánicas grandes se forman a menudo a partir de las pequeñas mediante **condensación**, un

**condensación** Proceso mediante el cual las enzimas forman moléculas más grandes a partir de unidades más pequeñas; también se forma agua.

**enzima** Componente proteico que regula la velocidad de una reacción sin modificarla.

**grupo funcional** Grupo de átomos enlazados a un átomo de carbono de un compuesto orgánico; confiere una propiedad química específica.

**hidrocarburo** Compuesto que contiene átomos de carbono y de hidrógeno.

**hidrólisis** Proceso mediante el cual una enzima descompone en subunidades menores una molécula mediante la adhesión de un grupo hidroxilo a una parte, y la otra a un átomo de hidrógeno.

**metabolismo** Todas las reacciones químicas mediadas por enzimas a través de las cuales las células obtienen y utilizan la energía conforme crean y descomponen moléculas orgánicas.

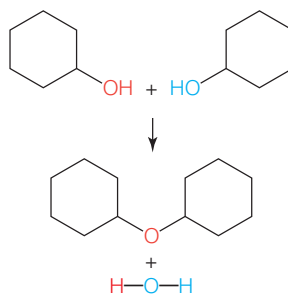
**monómeros** Moléculas que son subunidades que al unirse forman polímeros.

**orgánico** Referente a organismos, compuestos formados por carbono.

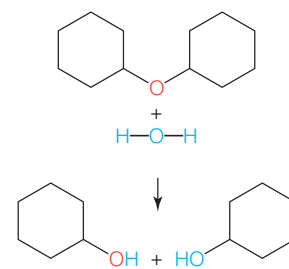
**polímero** Molécula que consiste en varios monómeros.

**Tabla 3.1** Qué hacen las células con los componentes orgánicos

Tipo de reacción	Qué sucede
Condensación	Dos moléculas se unen en forma covalente y se convierten en una molécula más grande.
Hidrólisis	Una molécula se divide en dos moléculas más pequeñas.
Transferencia del grupo funcional	Un grupo funcional se transfiere de una molécula a otra.
Transferencia de electrón	Una molécula acepta electrones de otra molécula.
Reorganización	El balancear enlaces covalentes convierte un compuesto orgánico en otro.



**A** Condensación. Las células crean, mediante reacción, una molécula más grande a partir de otras moléculas. Una enzima extrae una molécula de un grupo hidroxilo y un átomo de hidrógeno de otra molécula. Se forma un enlace covalente entre las dos moléculas; también se forma agua.



**B** Hidrólisis. Las células dividen una molécula grande en otras más pequeñas mediante esta reacción usando agua. Una enzima se adhiere a un grupo hidroxilo y un átomo de hidrógeno se adhiere al sitio de separación.

**Figura 3.4 Animada** Dos procesos metabólicos comunes mediante los cuales las células crean y descomponen moléculas orgánicas.

proceso en el cual una enzima se enlaza en forma covalente junto con dos moléculas. Generalmente se forma agua como un producto de la condensación cuando un grupo hidroxilo ( $-\text{OH}$ ) de una de las moléculas se combina con un átomo de hidrógeno en la otra molécula (figura 3.4A). La **hidrólisis**, que es el proceso inverso de la condensación, descompone grandes moléculas orgánicas en unas más pequeñas (figura 3.4B). Las enzimas de la hidrólisis rompen un enlace al unir un grupo hidroxilo a un átomo y un átomo de hidrógeno al otro. Tanto el  $-\text{OH}$  como el  $-\text{H}$  se derivan de una molécula de agua, de modo que esta reacción requiere agua.

## Para repasar en casa ¿Cómo funcionan las moléculas orgánicas en los sistemas vivos?

- ▶ Las moléculas de la vida son orgánicas, lo que significa que se componen principalmente de átomos de carbono e hidrógeno.
- ▶ Los grupos funcionales confieren a las moléculas orgánicas ciertas características químicas. Estos grupos contribuyen a la función particular de una molécula biológica.
- ▶ Las células ensamblan monómeros para formar polímeros. También descomponen los polímeros en sus componentes como son nucleótidos, carbohidratos simples y aminoácidos.

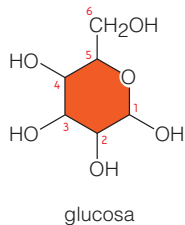


- › Los carbohidratos son las moléculas biológicas más abundantes.
- › Las células utilizan algunos carbohidratos como materiales estructurales; utilizan otros como combustible, o para almacenamiento o transporte de energía.
- ◀ Vínculo a Enlaces o puentes de hidrógeno 2.4

Los **carbohidratos** son compuestos orgánicos formados por carbono, hidrógeno y oxígeno en una proporción de 1:2:1. Las células emplean diferentes tipos como materiales estructurales, para servir de combustible y para almacenar y transportar energía. Los tres tipos principales de carbohidratos en los sistemas vivos son los monosacáridos, oligosacáridos y polisacáridos.

#### Azúcares simples

“Sacárido” viene de *sacchar*, palabra griega que significa “azúcar”. La unidad del azúcar, o monosacárido, es un carbohidrato simple, pero los monosacáridos tienen un papel extremadamente importante como componentes de moléculas más grandes. Los monosacáridos comunes tienen una estructura central de cinco o seis átomos de carbono unidos para formar un anillo, un grupo carbonilo y dos o más grupos hidroxilo. Las enzimas pueden romper fácilmente los enlaces de los monosacáridos, para liberar energía (regresaremos al metabolismo de los carbohidratos en el capítulo 7). La alta solubilidad de estas moléculas en agua permite que se muevan más fácilmente a través del ambiente interno de los organismos.



Los monosacáridos que componen los ácidos nucleicos ADN y ARN tienen cinco átomos de carbono. La glucosa (a la izquierda) tiene seis carbonos. La glucosa puede utilizarse como combustible para dirigir procesos celulares, o como un material estructural para formar moléculas más grandes. También puede ser empleada como

un precursor, o molécula original, que puede remodelarse para formar otras moléculas. Por ejemplo, las células de las plantas y de algunos animales crean la vitamina C a partir de la glucosa. Como las células humanas no pueden elaborar vitamina C, tenemos la necesidad de obtenerla de los alimentos.

#### Carbohidratos de cadena corta

Un oligosacárido es una cadena corta de monosacáridos unidos de manera covalente (*oligo-* significa “unos cuantos”). Los disacáridos

contienen dos monómeros de azúcar. La lactosa en la leche es un disacárido, que tiene una unidad de glucosa y una de galactosa. La sacarosa, el disacárido más abundante en la naturaleza, tiene una unidad de glucosa y una de fructosa (figura 3.5). La sacarosa que se extrae del azúcar de caña o de la remolacha es nuestra azúcar de mesa. Los oligosacáridos con tres o más unidades de azúcar con frecuencia se encuentran unidos a lípidos o proteínas que tienen funciones importantes en la respuesta inmune.

#### Carbohidratos complejos

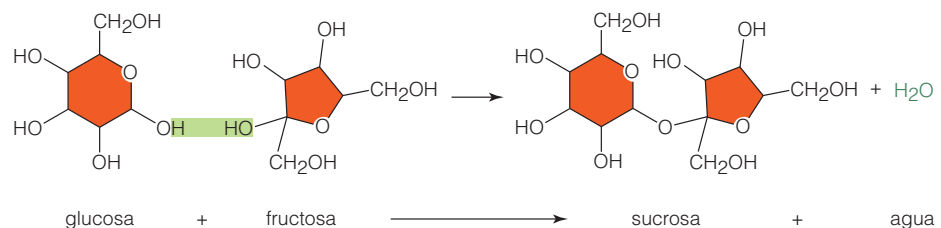
Los carbohidratos “complejos”, o polisacáridos, son cadenas rectas o ramificadas de muchos monómeros de azúcar, a menudo cientos o miles de ellos. Puede haber uno o varios tipos de monómeros en el polisacárido.

Los polisacáridos más comunes son la celulosa, el glucógeno y el almidón. Todos se componen de monómeros de glucosa, pero difieren drásticamente en sus propiedades químicas. ¿Por qué? La respuesta comienza con diferencias en los patrones de los enlaces covalentes que unen sus monómeros de glucosa.

La celulosa, el principal material estructural de las plantas, es la molécula biológica más abundante en la biosfera. Se componen de largas cadenas rectas de monómeros de glucosa. Los puentes de hidrógeno fijan las cadenas formando haces resistentes y apretados (figura 3.6A). En las plantas, estas resistentes fibras de celulosa forman la pared celular y actúan como varillas de refuerzo que ayudan a los tallos a resistir el viento y otras formas de tensión mecánica.

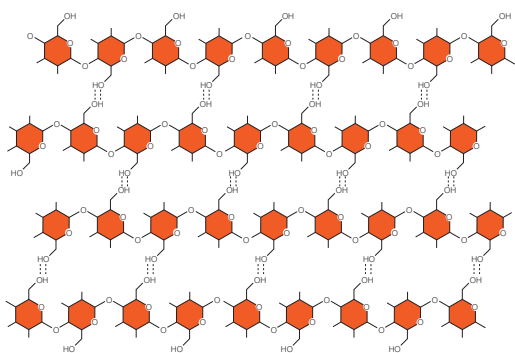
La celulosa no se disuelve en el agua y no es fácil de descomponer. Algunas bacterias y hongos producen enzimas que la descomponen en sus azúcares componentes, pero los humanos y otros mamíferos no las tienen. Cuando hablamos acerca de la fibra en la dieta, o simplemente “la fibra”, nos referimos a la celulosa y otros polisacáridos no digeribles en nuestros alimentos vegetales. Las bacterias que viven en el intestino de las termitas y de los animales de pastoreo, como el ganado vacuno y las ovejas, ayudan a estos animales a digerir la celulosa de las plantas.

En el almidón, un patrón de enlace covalente diferente entre los monómeros de glucosa crea una cadena que se enrolla en una espiral (figura 3.6B). El almidón no es tan estable como la celulosa y no se disuelve fácilmente en el agua. Ambas propiedades lo hacen la molécula ideal para almacenar energía química en el



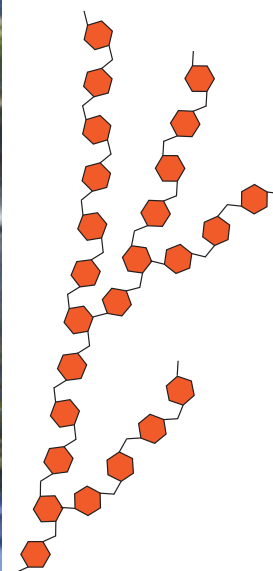
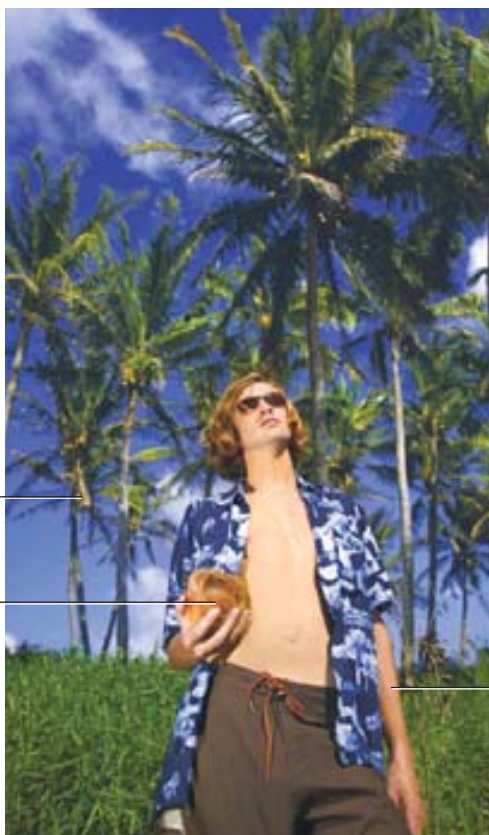
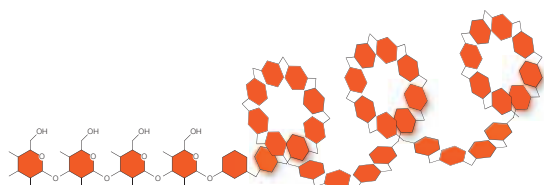
**Figura 3.5 Animada** La síntesis de la molécula de la sacarosa es un ejemplo de una reacción de condensación. Ya estás familiarizado con la sacarosa: es la azúcar de mesa común.





**A** Celulosa, un componente estructural de las plantas. Las cadenas de unidades de glucosa se tienden de lado a lado y por puentes de hidrógeno y en muchos grupos —OH. Los puentes de hidrógeno estabilizan las cadenas en haces apretados que forman largas fibras. Muy pocos tipos de organismos pueden digerir este material resistente e insoluble.

**B** En la amilosa, un tipo de almidón, una serie de unidades de glucosa forman una cadena enrollada. El almidón es la principal reserva energética en las plantas, que lo almacenan en sus raíces, tallos, hojas, frutos y semillas (como el coco).



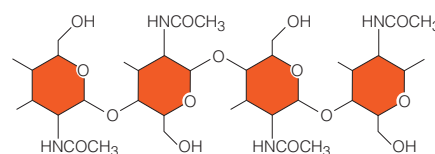
**C** Glucógeno. En los humanos y otros animales, este polisacárido funciona como una reserva de energía. Se almacena en los músculos y en el hígado.

**Figura 3.6** La estructura de **A** celulosa, **B** almidón y **C** glucógeno y sus ubicaciones representativas en unos cuantos organismos. Estos tres carbohidratos se componen sólo de unidades de glucosa, pero los diferentes patrones de enlace que unen a las subunidades producen sustancias con propiedades muy diferentes.

interior acuoso, lleno de enzimas de las células de la planta. La mayoría de las plantas producen mucho más glucosa de la que pueden utilizar. El exceso es almacenado como almidón dentro de las células que componen las raíces, los tallos y las hojas. Sin embargo, debido a que es insoluble, el almidón no puede ser transportado fuera de las células ni distribuido a otras partes de la planta. Cuando tienen pocos suministros de azúcares, las enzimas de la hidrólisis rompen los enlaces entre los monómeros de almidón para liberar las subunidades de glucosa. Los humanos también tienen enzimas que hidrolizan el almidón, de manera que este carbohidrato es un importante componente de nuestros alimentos.

El patrón de enlace covalente en el glucógeno forma cadenas altamente ramificadas de monómeros de glucosa (**figura 3.6C**). En los animales, el glucógeno es el azúcar de reserva equivalente al almidón en las plantas. Las células musculares y hepáticas lo almacenan en reserva para enfrentar una súbita necesidad de glucosa. Cuando el nivel de azúcar en la sangre desciende, las células hepáticas descomponen el glucógeno almacenado y las subunidades de glucosa liberadas se introducen en la sangre.

**carbohidrato** Molécula que se compone principalmente de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en una proporción de 1:2:1.



**Figura 3.7** Quitina. Este polisacárido refuerza las partes duras de muchos animales pequeños, como los cangrejos.

La quitina es un polisacárido similar a la celulosa. Sus monómeros son de glucosa con un grupo carbonilo que contiene nitrógeno (**figura 3.7**). Largas cadenas no ramificadas de estos monómeros se encuentran enlazadas mediante puentes de hidrógeno. Como material estructural, la quitina es durable, traslúcida y flexible. Fortalece las partes rígidas de muchos animales, incluyendo la cutícula externa de los artrópodos, como cangrejos, escarabajos y garrapatas, y refuerza la pared celular de muchos hongos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los carbohidratos?

- Las subunidades de carbohidratos simples (azúcares), ordenadas de distintas maneras, forman diversos tipos de carbohidratos complejos.
- Las células utilizan los carbohidratos como energía o como materiales estructurales.

## 3.4 Lípidos

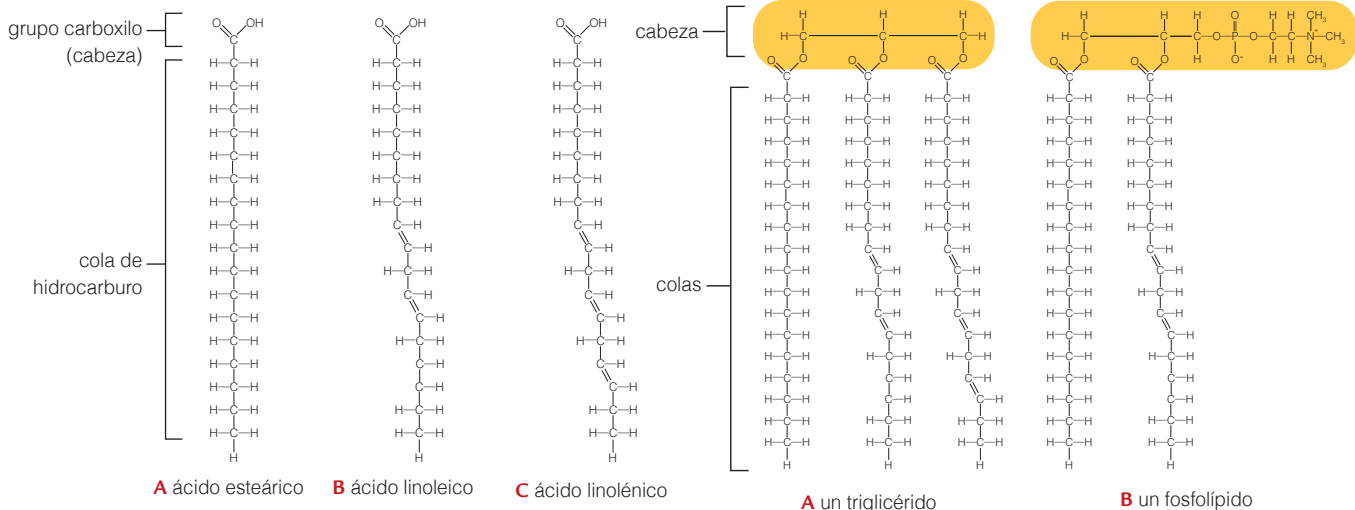
- Los lípidos son compuestos orgánicos hidrofóbicos.
- Los lípidos comunes incluyen a los triglicéridos, fosfolípidos, ceras y esteroides.

Los **lípidos** son compuestos orgánicos grasos, aceitosos o cerosos. Varían en su estructura, pero todos son hidrofóbicos. Muchos lípidos incorporan **ácidos grasos**, que son pequeñas moléculas orgánicas que se componen de una larga cadena de hidrocarburos o "cola", rematada con un grupo carboxilo como "cabeza" (figura 3.8). La cola de un ácido graso es hidrofóbica, pero el grupo carboxilo o ácido es hidrofílico. Ya estás familiarizado con las propiedades de los ácidos grasos debido a que estas moléculas son el principal componente del jabón. Las colas hidrofóbicas atraen la suciedad aceitosa, mientras que las cabezas hidrofílicas disuelven la suciedad en el agua.

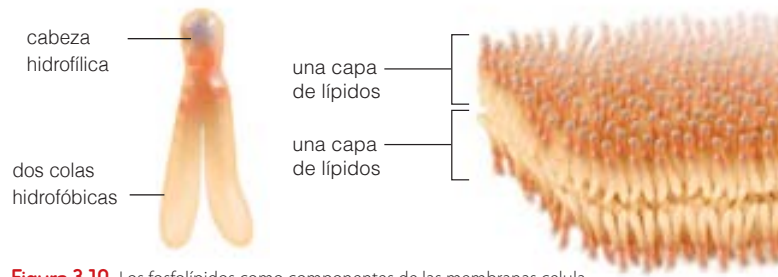
Los ácidos grasos pueden ser saturados o insaturados. Los tipos saturados tienen solamente enlaces simples en sus colas. En otras palabras, sus cadenas de carbono se encuentran completamente saturadas con átomos de hidrógeno (figura 3.8A). Las colas de los ácidos grasos saturados son flexibles y se contonean libremente. Las colas de los ácidos grasos insaturados tienen uno o más enlaces dobles que limitan su flexibilidad (figura 3.8B, C). Estos enlaces se denominan *cis* o *trans*, dependiendo de la forma en que los hidrógenos se ordenen alrededor de ellos. Puedes observar en la figura 3.1, cómo un enlace *cis* tuerce la cola, mientras que un enlace *trans* la mantiene recta.

### Grasas

El grupo carboxilo de un ácido graso es muy reactivo, por lo que forma fácilmente enlaces con otras moléculas. Los **grasas** son lípidos con uno, dos o tres ácidos grasos enlazados a un pequeño



**Figura 3.8** Ácidos grasos. **A** La cola del ácido esteárico está completamente saturada con átomos de hidrógeno. **B** El ácido linoleico, con dos enlaces dobles, es insaturado. El primer enlace doble se presenta en el sexto carbono desde el extremo final, de manera que el ácido linoleico se conoce como un ácido graso omega-6. Los ácidos grasos omega-6 y **C** los ácidos grasos omega-3 son "ácidos grasos esenciales". Tu cuerpo no los produce, de modo que deben provenir de los alimentos.



**Figura 3.10** Los fosfolípidos como componentes de las membranas celulares. *Izquierda*, la cabeza de un fosfolípido es hidrofílica, mientras que las colas son hidrofóbicas. *Derecha*, una doble capa de fosfolípidos, capa bilipídica, es el fundamento estructural de todas las membranas celulares.

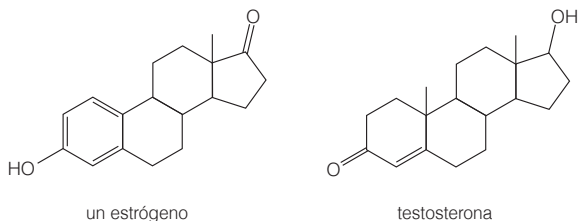
alcohol denominado glicerol. Un ácido graso se une a un glicerol mediante su grupo carboxilo de la cabeza. Cuando lo hace, el ácido graso pierde su carácter hidrofílico. Cuando tres ácidos grasos se unen a un glicerol, la molécula resultante, que es conocida como un **triglicérido**, es enteramente hidrofóbica (figura 3.9A).

Debido a que son hidrofóbicos, los triglicéridos no se disuelven fácilmente en agua. La mayoría de las grasas "neutrales", como la manteca y los aceites vegetales, son de este tipo. Los triglicéridos son la fuente de energía más abundante y rica en los cuerpos de los vertebrados. Están concentrados en el tejido adiposo que aísla y protege las partes del cuerpo.

Las grasas animales son saturadas, lo que significa que se componen principalmente de triglicéridos con tres colas de ácido graso saturado. Las grasas saturadas tienden a permanecer en estado sólido a temperatura ambiente debido a que sus colas saturadas flexibles pueden empacarse de manera apretada. La mayoría de los

**Figura 3.9 Animada** Los lípidos con colas de ácidos grasos. **A** las colas de los ácidos grasos de un triglicérido se unen a una cabeza de glicerol. **B** Las colas de los ácidos grasos de un fosfolípido se unen a una cabeza que contiene fosfato.

» **Adivina:** El triglicérido ¿es saturado o insaturado?  
 Respuesta: Insaturado



**Figura 3.11** Estrógeno y testosterona, hormonas esteroides que provocan que surjan diferentes rasgos en machos y hembras de muchas especies, como los patos silvestres (*Aix sponsa*), ilustrados a la derecha.



aceites vegetales son insaturados, lo que significa que estas grasas se componen principalmente de triglicéridos con una o más colas de ácidos grasos insaturados. Las colas torcidas no se empaquetan estrechamente, de modo que las grasas insaturadas son líquidas a temperatura ambiente. Los aceites vegetales parcialmente hidrogenados de los que aprendiste en la sección 3.1 son una excepción. Estos son sólidos a temperatura ambiente. El doble enlace especial *trans* que mantiene rectas las colas de los ácidos grasos les permite empaquetarse estrechamente, del mismo modo que lo hacen las grasas saturadas.

### Fosfolípidos

Un **fosfolípido** tiene dos colas de ácidos grasos y una cabeza que contiene un grupo fosfato (figura 3.9B). Las colas son hidrofóbicas, pero el grupo fosfato altamente polar hace a la cabeza muy hidrofílica. Las propiedades opuestas de una molécula de fosfolípido dan origen a la estructura de la membrana celular. Los fosfolípidos son los lípidos más abundantes en las membranas celulares, las cuales tienen dos capas de lípidos (figura 3.10). Las cabezas de una capa están disueltas en el interior acuoso de la célula, mientras que las cabezas de la otra capa se encuentran disueltas en los fluidos en torno de la célula. En tales bicapas lipídicas, todas las colas hidrofóbicas se encuentran emparejadas entre las cabezas hidrofílicas. Leerás más acerca de la estructura de las membranas celulares en el capítulo 4.

**ácido graso** Compuesto orgánico que se compone de una cadena de átomos de carbono con un grupo carboxilo ácido en un extremo. La cadena de carbono de tipo saturado tiene solamente enlaces simples; la de los tipos insaturados tienen uno o más enlaces dobles.

**cera** Mezcla de lípidos repelente al agua con colas de ácido graso largas enlazadas a anillos de carbono o alcoholes de cadena larga.

**esteroide** Tipo de lípido con cuatro anillos de carbono y ninguna cola de ácido graso.

**fosfolípido** Lípido con un grupo fosfato en su cabeza y dos colas de ácido graso no polares; constituyente principal de las membranas celulares eucariotas.

**grasas** Lípido que se compone de una molécula de glicerol con una, dos o tres cadenas de ácidos grasos.

**lípido** Compuesto orgánico graso, aceitoso o ceroso.

**triglicérido** Grasa con tres cadenas de ácido graso.

### Ceras

Una **cera** es una mezcla compleja de varios lípidos con cadenas largas de ácidos grasos enlazadas a alcoholes de cadena larga o anillos de carbono. Las moléculas se empaquetan de manera estrecha, de modo que la sustancia resultante es firme y repelente al agua. Una capa de las ceras secretadas que cubren las superficies expuestas de las plantas ayuda a restringir la pérdida de agua y mantiene alejados los parásitos y otras plagas. Otros tipos de ceras protegen, lubrican y suavizan la piel y el pelo. Las ceras, junto con las grasas y los ácidos



grasos, hacen que las plumas sean impermeables. Las abejas almacenan miel y crían a sus nuevas generaciones dentro de un panal hecho por la cera que ellas mismas secretan.

### Esteroides

Los **esteroides** son lípidos con un esqueleto rígido de cuatro anillos de carbono y sin cadenas de ácidos grasos. Todas las membranas celulares eucariotas los contienen. El colesterol, el esteroide más común en los tejidos animales, también es un material de partida que las células remodelan en muchas moléculas, como las sales biliares (las cuales ayudan a digerir las grasas) y la vitamina D (requerida para mantener fuertes los dientes y los huesos). Las hormonas esteroides también son derivadas del colesterol. Los estrógenos y la testosterona, hormonas que dictan la reproducción de las características sexuales secundarias, son hormonas esteroides (figura 3.11).

### Para repasar en casa ¿Qué son los lípidos?

- Los lípidos son compuestos orgánicos grasos, cerosos o aceitosos. Los tipos comunes incluyen las grasas, los fosfolípidos, las ceras y los esteroides.
- Los triglicéridos son lípidos que sirven como reservas de energía en los animales vertebrados.
- Los fosfolípidos son el principal componente lipídico de las membranas celulares.
- Las ceras son componentes lipídicos de las secreciones lubricantes y repelentes al agua.
- Los esteroides son lípidos que se encuentran en las membranas celulares.



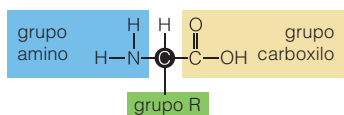
## 3.5 Proteínas: diversidad de estructura y función

- › Las proteínas son las moléculas biológicas más diversas. Todos los procesos celulares las involucran.
  - › Las células sintetizan millares de diferentes tipos de proteínas al unir aminoácidos en diferentes órdenes.
- ◀ Vínculo a Enlaces covalentes 2.4

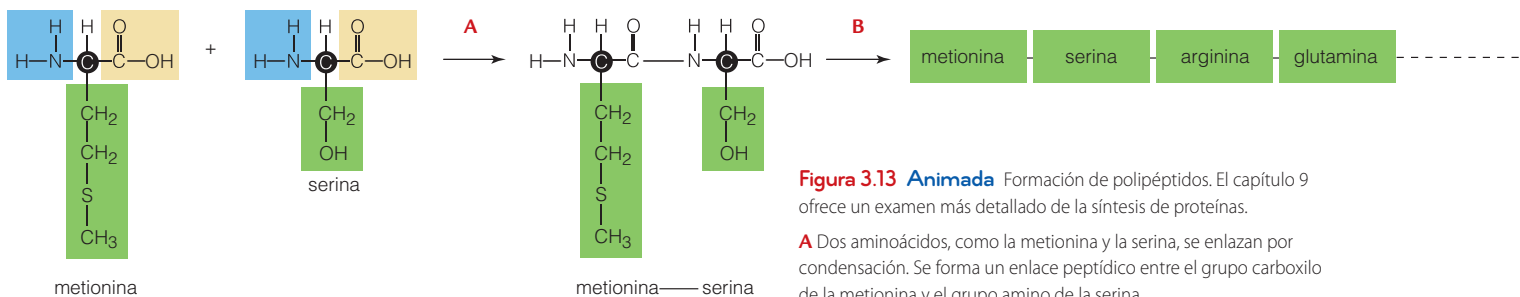
De todas las moléculas biológicas, las proteínas son las más diversas tanto en estructura como en función. Las proteínas estructurales soportan las partes de la célula y, como parte de los tejidos, de los cuerpos multicelulares. Las telarañas, las plumas, las pezuñas y el cabello, así como los huesos y otras partes del cuerpo, se constituyen principalmente de proteínas estructurales. Un enorme número de proteínas diferentes, incluyendo algunos tipos estructurales, participan activamente en todos los procesos que mantienen la vida. La mayoría de las enzimas que dirigen las reacciones metabólicas son proteínas. Las proteínas se desplazan a otras sustancias, ayudan a las células a comunicarse y defienden al cuerpo.

### Aminoácidos

De manera sorprendente, las células pueden sintetizar los miles de proteínas diferentes que necesitan a partir de solamente 20 clases de monómeros denominados aminoácidos. Las **proteínas** son polímeros de aminoácidos. Un **aminoácido** es un pequeño compuesto orgánico con un grupo amino, un grupo carboxilo (el ácido) y uno o más átomos denominados un "grupo R". En la mayoría de los aminoácidos, los tres grupos se encuentran unidos al mismo átomo de carbono (**figura 3.12**). Las estructuras de los 20 aminoácidos utilizados en las proteínas eucariontes pueden apreciarse en el apéndice V.



**Figura 3.12** La estructura generalizada de los aminoácidos. El apéndice V tiene modelos de los 20 aminoácidos utilizados en las proteínas eucariontes.



**Figura 3.13 Animada** Formación de polipéptidos. El capítulo 9 ofrece un examen más detallado de la síntesis de proteínas.

**A** Dos aminoácidos, como la metionina y la serina, se enlazan por condensación. Se forma un enlace peptídico entre el grupo carboxilo de la metionina y el grupo amino de la serina.

**B** Uno a uno, se agregan aminoácidos adicionales al extremo carboxilo de la cadena. El polipéptido resultante puede tener millares de aminoácidos de longitud.

### Formación de proteínas

La síntesis de proteínas involucra el enlace covalente de aminoácidos para formar una cadena. Para cada tipo de proteínas, las instrucciones que se especifican en el ADN codifican el orden en el cual aparecerá cualquiera de las 20 clases de aminoácidos en la cadena.

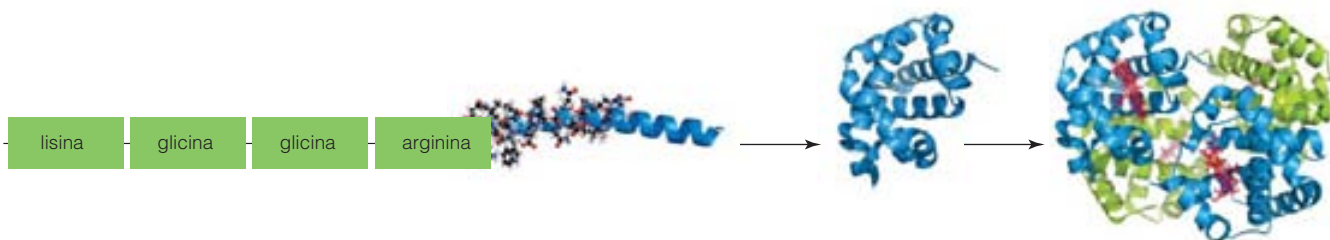
Durante la síntesis de proteínas, el grupo amino de un aminoácido se enlaza al grupo carboxilo del siguiente. El enlace que se forma entre los dos aminoácidos se denomina **enlace peptídico** (**figura 3.13**). Las enzimas repiten este proceso de enlazado cientos o miles de veces, de modo que se forma una larga cadena de aminoácidos llamada **polipéptido** (**figura 3.14**). La secuencia lineal de los aminoácidos en el polipéptido se conoce como la estructura primaria de la proteína **1**. Aprenderás más acerca de la síntesis de proteínas en el capítulo 9.

### Estructura de las proteínas

Tanto tú como todos los demás organismos dependen de la labor de las proteínas: las enzimas que aceleran los procesos metabólicos, los receptores que reciben señales, la hemoglobina que conduce el oxígeno en los glóbulos rojos, etc. Una de las ideas fundamentales en biología es que la estructura dicta la función. Esta idea es particularmente apropiada para aplicarse a las proteínas, debido a que la forma de una proteína define su actividad biológica.

Más allá de la secuencia de aminoácidos, hay varios niveles en la estructura de la proteína. Antes de que un polipéptido termine de ser sintetizado, comienza a torcerse y doblarse a medida que se forman los puentes de hidrógeno entre los aminoácidos de la cadena. Estos puentes de hidrógeno pueden causar que partes del polipéptido formen plegamientos o hélices en espiral, patrones que constituyen una estructura secundaria proteínica **2**. La estructura primaria de cada tipo de proteína es única, ya que la mayoría de las proteínas tienen plegamientos y espirales, o hélices.

De manera muy parecida a como una liga muy enrollada recupera su forma original, los enlaces o puentes de hidrógeno entre las partes diferentes de una proteína se pliegan aún más, formando dominios compactos. Un dominio es una parte de una proteína que se encuentra organizada



1 Una estructura primaria proteínica se compone de una secuencia lineal de aminoácidos llamada cadena polipeptídica. Cada tipo de proteína tiene una estructura primaria única.

2 La estructura secundaria se desarrolla a medida que una cadena polipeptídica se tuerce formando una espiral o hélice o se plega, manteniendo la estructura mediante los puentes de hidrógeno entre diferentes partes de la molécula. Los mismos patrones de la estructura secundaria se presentan en muchas proteínas diferentes.

3 La estructura terciaria se presenta cuando las hélices y hojas de una cadena se doblan en un dominio funcional como un barril o empaquetamiento. En este ejemplo, las espirales de una cadena englobada forman un empaquetamiento.

4 Algunas proteínas tienen estructura cuaternaria, en la cual dos o más cadenas polipeptídicas se unen formando una molécula. La hemoglobina que se muestra aquí se compone de cuatro cadenas de globinas (verde y azul). Cada empaquetamiento de globina sostiene ahora un grupo hemo (rojo).

Figura 3.14 Animada Estructura proteínica.

como una unidad estructuralmente estable. Estas unidades son parte de una forma tridimensional total de la proteína, o estructura terciaria 3.

La estructura terciaria es lo que permite que una proteína sea funcional. Por ejemplo, los plegamientos de algunas proteínas se enroscan en forma de barril. Un dominio de barril a menudo funciona como un túnel para moléculas pequeñas, permitiéndoles pasar, por ejemplo, a través de una membrana celular. Los dominios globulares de las enzimas forman empaquetamientos químicamente activos que pueden crear o romper los enlaces de otras moléculas.

Muchas proteínas también tienen estructura cuaternaria, lo que significa que se componen de dos o más cadenas de polipéptidos que se encuentran en asociación muy estrecha o unidos por enlaces covalentes. La mayoría de las enzimas y muchas otras proteínas se componen de dos o más cadenas de polipéptidos que forman colectivamente una forma aproximadamente esférica 4.

Algunas proteínas se agregan por millares en estructuras mucho más grandes, con sus cadenas de polipéptidos organizadas en hebras o láminas. La queratina en tu cabello es un ejemplo 5. Algunas proteínas fibrosas contribuyen a la estructura y organización de células y tejidos. Otras, como los filamentos de actina y de miosina en las células musculares, son parte de los mecanismos que ayudan a moverse a las células, partes celulares y cuerpos.

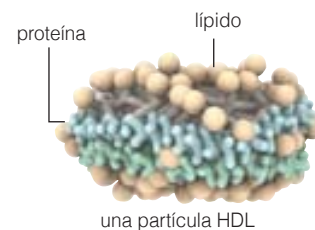
Las enzimas a menudo unen azúcares o lípidos a las proteínas. Cuando los polisacáridos se unen a un polipéptido, se forma una glu-



5 Muchas proteínas se agregan por millares en estructuras mucho más grandes, como los filamentos de queratina que conforman el cabello.

coproteína. Las glucoproteínas son las moléculas que permiten a un tejido o a un cuerpo o reconocer sus propias células, así como otras moléculas que ayudan a las células a interactuar en la inmunidad.

Algunas lipoproteínas se forman cuando las enzimas enlazan de manera covalente los lípidos a una proteína. Otras lipoproteínas son estructuras agregadas que se componen de cantidades y tipos de proteínas y lípidos variables. Estas moléculas agregadas transportan grasas y colesterol a través del torrente sanguíneo. Las lipoproteínas de baja densidad, o LDL por sus siglas en inglés, transportan el colesterol fuera del hígado y dentro de las células. Las lipoproteínas de alta densidad, o HDL, transportan de regreso al hígado el colesterol que es liberado de las células muertas.



**aminoácido** Compuesto orgánico que es una subunidad de proteínas. Se compone de un grupo carboxilo, un grupo amino y un grupo estructural característico (R), todo enlazado al mismo átomo de carbono. En las proteínas de los seres vivos solamente hay 20 aminoácidos distintos.

**enlace peptídico** Enlace entre el grupo amino de un aminoácido y el grupo carboxilo de otro. Uno los aminoácidos en las proteínas y en las cadenas polipeptídicas.

**polipéptido** Cadena de aminoácidos unida por enlaces peptídicos.

**proteína** Compuesto orgánico que se compone de una o más cadenas de aminoácidos (polipéptidos).

### Para repasar en casa ¿Qué son las proteínas?

- Las proteínas son cadenas de aminoácidos con estructura tridimensional. El orden de los aminoácidos en una cadena de polipéptidos dicta el tipo de proteína.
- Las cadenas de polipéptidos se tuercen y plegan en espirales, láminas y rizos, los cuales se doblan y empaquetan adicionalmente en dominios funcionales.
- De la forma de una proteína depende su función.

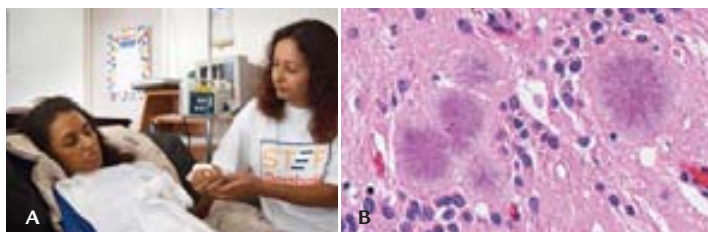
## 3.6 Importancia de la estructura proteínica

- Los cambios en la forma de una proteína pueden tener consecuencias drásticas para la salud.

La forma de una proteína depende en mucho de los puentes de hidrógeno y de otras interacciones que el calor, algunas sales, las modificaciones del pH o los detergentes pueden perturbar. En tales ocasiones, las proteínas se **desnaturalizan**, lo que significa que se desenrollan o despliegan y de este modo pierden su forma. Una vez que la forma de una proteína se desvanece, también lo hace su función.

Puedes ver la acción de la desnaturalización cuando cocinas un huevo. Una proteína llamada albúmina es el componente principal de la clara del huevo. La cocción no afecta los enlaces covalentes de la estructura primaria de la albúmina, pero destruye los puentes de hidrógeno más débiles que mantienen la forma de la proteína. Cuando la clara traslúcida del huevo se hace opaca, la albúmina ha sido desnaturalizada. Para pocas proteínas, la desnaturalización es reversible si regresan las condiciones normales, pero la albúmina no es una de ellas. No hay forma de revertir la cocción de un huevo.

Las enfermedades priónicas, incluyendo la “enfermedad de las vacas locas” (encefalitis espongiforme bovina, o BSE, por sus siglas en inglés) en el ganado vacuno, la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob en los humanos, y la “tembladera” (*scrapie*) en las ovejas, son la consecuencia de que una proteína cambie de forma al desnaturalizarse. Estas enfermedades infecciosas pueden ser heredadas,



**Figura 3.15** La enfermedad de Creutzfeldt-Jakob variante (vCJD, por sus siglas en inglés).

**A** Charlene Singh, en una imagen donde aparece siendo atendida por su madre, fue una de las tres personas que desarrollaron síntomas de la enfermedad vCJD mientras vivía en Estados Unidos. Como las otras, Singh muy probablemente contrajo la enfermedad en algún otro lugar; ella pasó su infancia en Gran Bretaña. Fue diagnosticada en el 2001, y falleció en el 2004.

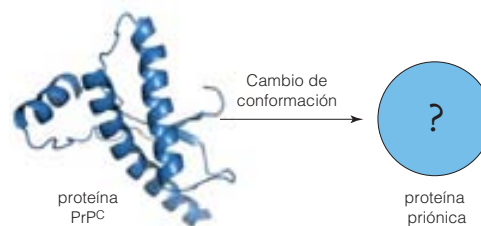
**B** Corte de tejido cerebral proveniente de una persona con vCJD. Pueden apreciarse los huecos característicos y las fibras de proteína priónica irradiándose desde varios depósitos.

pero más frecuentemente surgen de manera espontánea. Todas están caracterizadas por el deterioro inexorable de las capacidades mentales y físicas que con el paso del tiempo provocan la muerte al individuo (**figura 3.15A**).

Todas las enfermedades priónicas comienzan con una proteína que se presenta normalmente en los mamíferos. Una proteína como la Pr<sup>PC</sup> se encuentra en las membranas celulares por todo el cuerpo. Esta proteína se enlaza con el cobre y es especialmente abundante en las células cerebrales, pero todavía sabemos muy poco acerca de lo que hace. De manera muy rara, una proteína Pr<sup>PC</sup> se desnaturaliza espontáneamente, de modo que pierde espirales.

**desnaturalizar** Deshacer la forma de una proteína u otra molécula biológica grande.

**prión** Proteína infecciosa.



**Figura 3.16** La proteína Pr<sup>PC</sup> se convierte en un prión cuando se desdobra en una conformación todavía desconocida. Los priones provocan que otras proteínas Pr<sup>PC</sup> se desdoblén, y las proteínas desdobladas se van agregando en fibras largas.

En sí misma, una sola molécula proteínica desdoblada no representaría una gran amenaza. Sin embargo, cuando esta proteína en particular se desnaturaliza, se convierte en un **prión**, capaz de reproducirse infectando al organismo (**figura 3.16**). La forma alterada de una proteína Pr<sup>PC</sup> desnaturalizada es capaz de reproducirse formando más priones defectuosos. Debido a que cada proteína que se desdobra se hace infecciosa, el número de priones se incrementa exponencialmente.

La forma de las proteínas Pr<sup>PC</sup> desdobladas les permite alinearse estrechamente en fibras largas. Las fibras compuestas de las proteínas priónicas agregadas comienzan a acumularse en el cerebro como grandes parches repelentes al agua (**figura 3.15B**). Los parches crecen a medida que se forman más priones, y comienzan a trastornar la función celular del cerebro, causando síntomas como confusión, pérdida de memoria y falta de coordinación. Se forman diminutos huecos en el cerebro a medida que las células mueren. Con el tiempo, el cerebro queda con tantos huecos que llega a parecer una esponja.

A mediados de la década de 1980, una epidemia de la “enfermedad de las vacas locas” en Gran Bretaña fue seguida por un brote de una nueva variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (vCJD) en humanos. Los investigadores aislaron un prión semejante al de una oveja infectada con tembladera de vacas con BSE, y también de humanos afectados por el nuevo tipo de enfermedad de Creutzfeldt-Jakob. ¿Cómo pasó el prion desde la oveja al ganado y a las personas? Los priones no se desnaturalizan por la cocción con los típicos tratamientos que desactivan otros tipos de agentes infecciosos. El ganado llegó a infectarse por el prion después de comer alimentos preparados de los residuos de la oveja infectada con tembladera, y las personas llegaron a infectarse al comer la carne del ganado infectado.

Doscientas personas han muerto afectadas por la vCJD desde 1990. El uso de partes de animales en la alimentación del ganado ahora está prohibido, y el número de casos de BSE y vCJD ha declinado desde entonces. Todavía aparece ganado con BSE, pero tan raramente que representan una amenaza menor para la población humana.

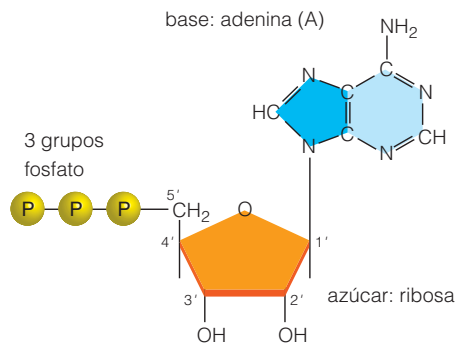
### Para repasar en casa ¿Por qué es importante la estructura de las proteínas?

- La función de una proteína depende de su estructura, de manera que los cambios en la estructura de una proteína también pueden alterar su función.

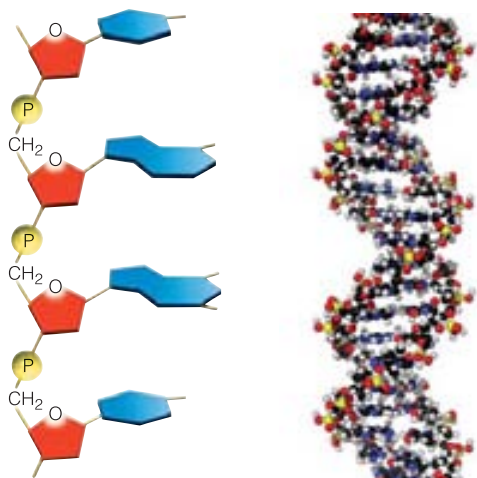
## 3.7 Ácidos nucleicos

- Los nucleótidos son subunidades de ADN y ARN. Algunos tienen un papel en el metabolismo.
- Vínculos a Herencia 1.3, Diversidad 1.4, Enlaces o puentes de hidrógeno 2.4

Los **nucleótidos** son moléculas orgánicas pequeñas que funcionan como portadores de energía, auxiliares enzimáticos, mensajeros químicos y subunidades de ADN y ARN. Cada uno se compone de un azúcar con un anillo de cinco carbonos, enlazado a una base que contiene nitrógeno y uno o más grupos fosfato. El nucleótido **ATP**, o adenosín trifosfato, tiene una línea de tres grupos fosfato unidos a su azúcar ribosa (figura 3.17A). Cuando el grupo fosfato exterior de un ATP es transferido a otra molécula, se transfiere la energía junto con él. Podrás leer en el capítulo 5 acerca de estas transferencias del grupo fosfato y su importante papel metabólico.



**A** El ATP, un monómero nucleotídico del ARN, y también un participante esencial en muchos procesos metabólicos.



**B** Una cadena de nucleótidos es un ácido nucleico. El azúcar de un nucleótido está enlazado de manera covalente al grupo fosfato del siguiente, formando un esqueleto de azúcar-fosfato.

**C** El ADN se compone de dos cadenas de nucleótidos entrelazadas en una doble hélice. Los puentes de hidrógeno mantienen la estructura tridimensional de este ácido nucleico.

**Figura 3.17 Animada** Estructura del ácido nucleico.

## Miedo a freír (una vez más)

Los ácidos grasos *trans* son relativamente raros en los alimentos no procesados, de modo que tiene sentido desde un punto de vista evolutivo que nuestros cuerpos no tengan las enzimas para lidiar con ellos de manera eficiente. Las enzimas que hidrolizan los ácidos grasos *cis* tienen dificultades para descomponer los ácidos grasos *trans*, un problema que puede ser un factor importante en los dañinos efectos de las grasas *trans* sobre nuestra salud.



**¿Cómo votarías?** Todos los alimentos empaquetados en Estados Unidos ahora requieren enumerar su contenido de grasas *trans*, pero pueden declarar “cero gramos de grasas *trans*”, aun cuando una sola porción contenga hasta medio gramo. ¿Deberían prohibirse los aceites hidrogenados de todos los alimentos? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Los **ácidos nucleicos** son polímeros, cadenas de nucleótidos en los cuales el azúcar de un nucleótido está unido al grupo fosfato del siguiente (figura 3.17B). Un ejemplo es el **ARN**, o ácido ribonucleico, llamado así por el azúcar ribosa de sus nucleótidos componentes. El ARN se compone de cuatro clases de monómeros de nucleótido, uno de los cuales es el ATP. Las moléculas de ARN llevan a cabo la síntesis proteínica, la cual discutiremos en detalle en el capítulo 9.

El **ADN**, o ácido desoxirribonucleico, es un ácido nucleico llamado así por el azúcar desoxirribosa de sus nucleótidos componentes. Una molécula de ADN se compone de dos cadenas de nucleótidos entrelazados en una doble hélice (figura 3.17C). Los puentes de hidrógeno entre los nucleótidos mantienen unidas a las dos cadenas.

Cada célula inicia su vida con el ADN heredado de una célula madre. Este ADN contiene toda la información necesaria para formar una nueva célula y, en el caso de organismos multicelulares, un individuo entero. La célula utiliza el orden de las bases de nucleótido en el ADN (la secuencia de ADN) para guiar la producción del ARN y de las proteínas. Partes de la secuencia son idénticas o casi iguales en todos los organismos, pero la mayoría es única para una especie o un individuo (en el capítulo 8 regresaremos al tema de la estructura y función del ADN).

**ácido nucleico** Cadenas de nucleótidos con azúcar ribosa o desoxirribosa que forman el ADN y el ARN.

**ADN** Ácido desoxirribonucleico. Ácido nucleico que transmite la información hereditaria acerca de los rasgos y características; se compone de dos cadenas de desoxirribonucleótidos entrelazados en una doble hélice.

**ARN** Ácido ribonucleico formado por cadenas de ribonucleótidos. El ARN mensajero, el ARN de transferencia y el ARN ribosomal dirigen la síntesis de proteínas.

**ATP** Adenosín trifosfato es un nucleótido que se compone de una base de adenina, un azúcar ribosa de cinco carbonos y tres grupos fosfato.

**nucleótido** Unidad o monómero que forma los ácidos nucleicos; tiene un azúcar de cinco carbonos, una base nitrogenada y un grupo fosfato.

### Para repasar en casa ¿Qué son los ácidos nucleicos?

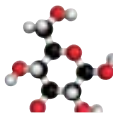
- Los nucleótidos son monómeros de los ácidos nucleicos ADN y ARN. Algunos nucleótidos, como el ATP, desempeñan otras funciones en el metabolismo.
- La secuencia de nucleótidos del ADN codifica la información hereditaria.
- Las moléculas del ARN tienen funciones en los procesos por medio de los cuales una célula utiliza la información en su ADN.



## Resumen



**Sección 3.1** Todos los organismos se componen de las mismas clases de moléculas. Aparentemente pequeñas diferencias en la manera en que estas moléculas se estructuran entre sí pueden tener grandes efectos dentro de un organismo.



**Sección 3.2** En las condiciones actuales en la naturaleza, solamente los seres vivos sintetizan las moléculas de la vida: carbohidratos complejos y lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Todas estas moléculas son **orgánicas**, lo que significa que se componen principalmente de átomos de carbono e hidrógeno. Los **hidrocarburos** tienen solamente átomos de carbono e hidrógeno.

Las cadenas o anillos de carbono forman el esqueleto de las moléculas de la vida. Los **grupos funcionales** unidos a la cadena principal influyen en las funciones de estos compuestos.

El **metabolismo** incluye todos los procesos por medio de los cuales las células adquieren y utilizan la energía para sintetizar y descomponer los enlaces de los compuestos orgánicos. Por medio de reacciones metabólicas como la **condensación**, las **enzimas** intervienen en la formación de **polímeros** a partir de **monómeros** de azúcares simples, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos. Las reacciones como la **hidrólisis** liberan los monómeros mediante la descomposición de los polímeros.



**Sección 3.3** Las enzimas ensamblan **carbohidratos** complejos como la celulosa, glucógeno y almidón a partir de subunidades de carbohidratos simples (azúcares). Las células utilizan los carbohidratos como energía y como materiales estructurales.



**Sección 3.4** Los **lípidos** son compuestos grasos, aceitosos o cerosos. Todos son no polares. Las **grasas** y algunos otros lípidos tienen colas de **ácidos grasos**; los **triglicéridos** tienen tres.

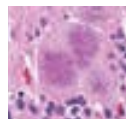
Las células usan los lípidos como fuentes principales de energía y como materiales estructurales. Los **fosfolípidos** son el principal componente estructural de las membranas celulares. Las **ceras** son lípidos que son parte de secreciones repelentes al agua y de lubricación. Los **esteroides** se presentan en las membranas celulares, y algunos son remodelados en otras moléculas.



**Sección 3.5** Tanto de manera estructural como funcional, las **proteínas** son las moléculas más diversas de la vida. La forma de una proteína es la fuente de su función.

La estructura proteínica comienza como una secuencia lineal de **aminoácidos** ligada mediante **enlaces peptídicos** en un **polipéptido**, o estructura primaria. Los polipéptidos se tuercen formando hélices, rizos y plegamientos dando lugar a la estructura secundaria que se empaquetan adicionalmente en dominios funcionales o estructura terciaria.

Muchas proteínas, incluyendo la mayoría de las enzimas, se componen de dos o más cadenas de polipéptidos formando la estructura cuaternaria. Las proteínas fibrosas se agregan en estructuras mucho más grandes.



**Sección 3.6** De la estructura de una proteína depende su función, de modo que los cambios en la estructura de la proteína también pueden alterarla. Los cambios de pH o de temperatura, y la exposición a detergente o a algunas sales pueden romper los puentes de hidrógeno y otras interacciones moleculares que son las responsables de la forma de la proteína. Si eso ocurre, la proteína se despliega, o se **desnaturaliza**, y pierde su función. Las enfermedades **priónicas** son una consecuencia de proteínas desplegadas.



**Sección 3.7** Los **nucleótidos** son pequeñas moléculas orgánicas compuestas de un azúcar, un grupo fosfato y una base que contiene nitrógeno. Los nucleótidos son monómeros de **ADN** y **ARN**, que son **ácidos nucleicos**. Algunos nucleótidos desempeñan funciones adicionales. Por ejemplo, el **ATP** proporciona energía a muchas clases de moléculas mediante transferencias del grupo fosfato. El ADN codifica la información hereditaria que guía la síntesis del ARN y las proteínas. Los diferentes ARN interactúan con el ADN y también entre sí para llevar a cabo la síntesis proteínica.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Las moléculas orgánicas se componen principalmente de átomos de \_\_\_\_\_.
  - carbono
  - carbono e hidrógeno
  - carbono y oxígeno
  - carbono y nitrógeno
- Cada átomo de carbono puede compartir pares de electrones con \_\_\_\_\_ otro(s) átomo(s).
- El nombre del grupo funcional que confieren polaridad a los alcoholes es \_\_\_\_\_.
  - hidroxilo ( $\text{—OH}^-$ )
  - metilo ( $\text{—CH}_3$ )
  - fosfato ( $\text{—PO}_4$ )
  - sulfhidrilo ( $\text{—SH}$ )
- Ejemplo de azúcar simple, o monosacárido, del siguiente grupo es \_\_\_\_\_.
  - glucosa
  - ribosa
  - sacarosa
  - almidón
  - a y c
  - a, b y c
- A diferencia de las grasas saturadas, los extremos de los ácidos grasos de grasas insaturadas incorporan uno o más \_\_\_\_\_.
  - grupos fosfato
  - enlaces dobles
  - gliceroles
  - enlaces simples
- ¿Es esta afirmación verdadera o falsa? A diferencia de las grasas saturadas, todas las grasas insaturadas son benéficas para la salud porque las colas de sus ácidos grasos se tuercen impidiendo el empaquetamiento entre sí.
- Los esteroides se encuentran entre los lípidos que no tienen \_\_\_\_\_.
  - enlaces dobles
  - hidrógenos
  - colas de ácidos grasos
  - carbonos
- Menciona tres tipos de carbohidratos que pueden formarse haciendo uso solamente de monómeros de glucosa.
- ¿Cuál de las siguientes es una clase de moléculas que abarca todas las demás moléculas que se enumeran a continuación?
  - triglicérido
  - ceras
  - lípidos
  - ácidos grasos
  - esteroides
  - fosfolípidos
- \_\_\_\_\_ son a las proteínas como \_\_\_\_\_ son a los ácidos nucleicos.
  - Los azúcares; los lípidos
  - Los aminoácidos; los puentes de hidrógeno
  - Los azúcares, las proteínas
  - Los aminoácidos, los nucleótidos

## Efectos de las grasas en la dieta sobre los niveles de lipoproteínas

El colesterol que es producido por el hígado o que entra al cuerpo proveniente de los alimentos no se disuelve en la sangre, de modo que es conducido a través del flujo sanguíneo mediante las lipoproteínas. Las lipoproteínas de baja densidad (LDL) conducen el colesterol a los tejidos del cuerpo, como las paredes de las arterias, donde pueden formar depósitos asociados con enfermedades cardiovasculares. De este modo, a menudo las LDL son llamadas colesterol “malo”. Las lipoproteínas de alta densidad (HDL) transportan el colesterol de los tejidos hacia el hígado para su eliminación, de modo que el HDL se conoce frecuentemente como colesterol “bueno”.

En 1990, Ronald Mensink y Martijn Katan publicaron un estudio que probó los efectos de diferentes grasas alimenticias sobre los niveles de lipoproteínas en la sangre. Sus resultados se muestran en la **figura 3.18**.

	Principales grasas en la dieta			ni óp
	ácidos grasos <i>cis</i>	ácidos grasos <i>trans</i>	grasas saturadas	
LDL	103	117	121	<
HDL	55	48	55	>
proporción	1.87	2.44	2.2	<

**Figura 3.18** Efecto de la dieta sobre los niveles de lipoproteínas. Los investigadores distribuyeron a 59 personas, hombres y mujeres, en dietas en las que 10 por ciento de su ingesta de energía diaria se componía de ácidos grasos *cis*, ácidos grasos *trans* o grasas saturadas.

Los niveles sanguíneos de LDL y HDL se midieron después de tres semanas de dieta; los resultados promedio se muestran en mg/dL (miligramos por decilitro de sangre). Todos los sujetos fueron examinados en cada una de las dietas. También se muestra la proporción entre LDL y HDL.

- ¿En qué grupo el nivel de LDL (colesterol “malo”) fue mayor?
- ¿En qué grupo el nivel de HDL (colesterol “bueno”) fue menor?
- Se ha correlacionado un elevado riesgo de enfermedades cardiovasculares con el incremento de las proporciones LDL/HDL. ¿Cuáles grupos tuvieron la proporción LDL/HDL más alta?
- Clasifica las tres dietas en el orden de la mejor a la peor de acuerdo con su efecto potencial sobre las enfermedades cardiovasculares.

- Una proteína desnaturalizada pierde su(s) \_\_\_\_\_ .
  - puentes de hidrógeno
  - forma
  - funciones
  - todos los anteriores
- \_\_\_\_\_ se compone de nucleótidos.
  - El azúcar
  - El ADN
  - El ARN
  - b y c
- ¿Cuál de los siguientes no se encuentra en el ADN?
  - aminoácidos
  - azúcares
  - nucleótidos
  - grupos fosfato
- En la siguiente lista, identifica el carbohidrato, el ácido graso, el aminoácido y el polipéptido:
  - $\text{NH}_2\text{—CHR—COOH}$
  - $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$
  - (metionina)<sub>20</sub>
  - $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$
- Relaciona las moléculas con sus características.
 

___ cera	a. estructura primaria de la proteína
___ almidón	b. un portador de energía
___ triglicérido	c. secreciones repelentes al agua
___ ADN	d. transmite información hereditaria
___ polipéptido	e. almacena azúcares en las plantas
___ ATP	f. la más rica fuente de energía
- Relaciona cada molécula con los componentes que la forman.
 

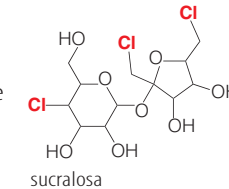
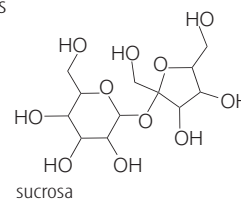
___ proteína	a. glicerol, ácidos grasos, fosfato
___ fosfolípido	b. aminoácidos, azúcares
___ glucoproteína	c. glicerol, ácidos grasos
___ grasa	d. nucleótidos
___ ácido nucleico	e. azúcares
___ carbohidrato	f. azúcar, fosfato, base
___ nucleótido	g. aminoácidos
___ lipoproteína	h. glucosa, fructosa
___ sucrosa	i. lípidos, aminoácidos

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

- En 1976, un equipo de químicos en Reino Unido desarrolló nuevos insecticidas mediante la modificación de azúcares con cloro ( $\text{Cl}_2$ ), fosgeno ( $\text{Cl}_2\text{CO}$ ) y otros gases tóxicos. Un joven miembro del equipo malinterpretó sus instrucciones verbales de “probar” una nueva molécula. Pensó que se le había solicitado “probarla” en el sentido de “degustarla”. Afortunadamente, la molécula no era tóxica, pero era muy dulce. Se convirtió en el aditivo endulzante sucralosa.



La sucralosa tiene tres átomos de cloro sustituidos por tres grupos hidroxilo de sucrosa. Se une tan fuertemente a los receptores de sabores dulces de la lengua que el cerebro humano la percibe como 600 veces más dulce que la sacarosa (azúcar de mesa). La sucralosa fue comercializada originalmente como un endulzante artificial llamado Splenda®, pero ahora se encuentra disponible bajo diversas marcas.

Los investigadores probaron que el cuerpo no reconoce la sucralosa como un carbohidrato cuando la dieron a consumir a personas voluntarias en una versión marcada con  $^{14}\text{C}$ . El análisis de las moléculas radiactivas en las heces y orina de los voluntarios demostraron que 92.8 por ciento de la sucralosa pasó a través del cuerpo sin ser alterada. Mucha gente está preocupada por la posibilidad de que los átomos de cloro hagan tóxica a la sucralosa. ¿Qué responderías a esta preocupación?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

➤ Grupos funcionales; Condensación e hidrólisis; Síntesis de la sucrosa; Ácidos grasos; Formación de triglicéridos; Aminoácidos; Formación de enlaces peptídicos.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Reflexiona sobre la información acerca de los niveles de organización de los seres vivos presentada en la sección 1.2. En este capítulo sabrás cómo las propiedades de los lípidos (3.4) dan origen a la membrana celular, conocerás la ubicación del ADN (3.7) y de los sitios donde se sintetizan y se descomponen los carbohidratos (3.2, 3.3). Además, comprenderás la importancia de las proteínas en el funcionamiento de la célula (3.5, 3.6). Por último, verás una aplicación de los marcadores (2.2) y repasarás varios aspectos de la filosofía de la ciencia (1.6, 1.9).



### ¿Qué es una célula?

La célula es la unidad mínima de la vida. Cada célula tiene una membrana celular que la separa del ambiente. El interior de la célula contiene citoplasma y ADN.



### Microscopios

La mayoría de las células son demasiado pequeñas para verlas a simple vista. Empleamos diversos tipos de microscopios para develar los diferentes detalles de su estructura.

# 4 Estructura de la célula

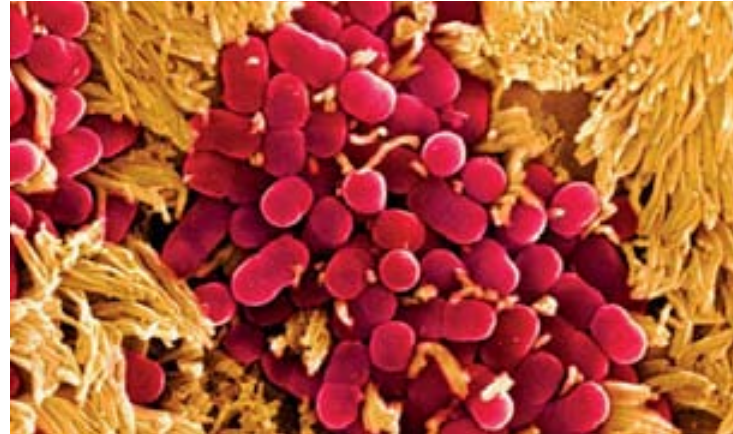
## 4.1 Temas para meditar

Encontramos bacterias en el fondo del océano, en lo alto de la atmósfera, a varios kilómetros bajo el subsuelo, casi en cualquier sitio donde las busquemos. Los intestinos de los mamíferos albergan cantidades fantásticas de bacterias, pero éstas viven en muchas otras partes. Las bacterias intestinales sintetizan vitaminas que los mamíferos no pueden sintetizar, y son mucho más numerosas que los gérmenes. Célula por célula, las bacterias que viven sobre el cuerpo humano y dentro de él sobrepasan el número de células del propio cuerpo en proporción de diez a uno.

*Escherichia coli* es una de las bacterias intestinales más comunes de los animales de sangre caliente. Sólo algunos cuantos de los cientos de tipos o cepas de *E. coli* son dañinos, como la cepa O157:H7 (figura 4.1) que fabrica una potente toxina que puede dañar el recubrimiento del intestino humano. Si una persona llega a ingerir tan sólo 10 células de O157:H7, puede padecer calambres graves en el estómago y una diarrea hemorrágica que dura hasta 10 días. En algunas personas, las complicaciones por O157:H7 pueden provocar insuficiencia renal severa, parálisis e incluso la muerte. Cada año, cerca de 73 000 estadounidenses quedan infectados por la bacteria *E. coli* O157:H7, y más de 60 fallecen.

La bacteria *E. coli* O157:H7 puede vivir en los intestinos de otros animales, como ganado, cabras, ovejas y venados, sin producirles ningún daño aparente. No obstante, el ser humano se expone a la bacteria cuando entra en contacto con las heces de los animales que la albergan, por ejemplo al comer carne de res contaminada. La carne puede entrar en contacto con las heces en los mataderos. Las bacterias de las heces se quedan pegadas y se mezclan con la carne durante el proceso de molienda. A menos que la carne contaminada se cocine por lo menos a 71 °C (160 °F), las bacterias vivas llegarán al aparato digestivo de quien la ingiera.

Las personas también se infectan al consumir frutas y verduras que entran en contacto con heces de animales. Lavar con agua el producto contaminado no elimina la *E. coli* O157:H7, pues la bacteria está adherida. En el 2006, más de 200 personas enfermaron y tres murieron después de consumir espinacas cultivadas en un campo cercano a otro donde pastaba ganado. Quizá se haya empleado agua contaminada con estiércol para regar el campo.



**Figura 4.1** Bacterias *E. coli* O157:H7 (rojo) agrupadas sobre las células intestinales de un niño pequeño. Este tipo de bacteria provoca una enfermedad intestinal grave en personas que consumen alimentos contaminados con ella.

El impacto económico de este tipo de brotes, que tienen lugar con cierta regularidad, se extiende más allá de los daños a la salud. Los agricultores perdieron entre 50 y 100 millones de dólares en retirar del mercado la espinaca fresca después del brote del 2006. En el 2007 se recogieron cerca de 2.5 millones de kilogramos de carne de res molida después de que 14 personas enfermaron. Entre noviembre del 2009 y enero del 2010 fueron retirados más de 1.2 millones de kilogramos de productos cárnicos. En la actualidad los agricultores y los procesadores emplean procedimientos a fin de reducir los brotes de *E. coli* O157:H7. La carne y otros productos orgánicos son evaluados antes de su venta para identificar la presencia de agentes patógenos, y al mejorar la documentación será más fácil determinar la fuente de contaminación.

¿Qué provoca que las bacterias se adhieran a los alimentos? ¿Por qué las personas enferman por *E. coli* O157:H7 y las vacas no? Encontrarás las respuestas a estas y otras preguntas en este capítulo, a medida que aprendas más sobre las células y la manera en que trabajan.



### Membranas de las células

Todas las membranas de las células están constituidas por una doble capa de lípidos y diferentes tipos de proteínas. Las proteínas efectúan diversas tareas, incluyendo el control de las sustancias que atraviesan la membrana.



### Bacterias y arqueas

Las arqueas y bacterias tienen pocos compartimentos rodeados de membranas internas. En general, son las células más pequeñas y las de estructura más sencilla, pero también son las más numerosas.



### Células eucariontes

Las células de protistas, plantas, hongos y animales son eucariontes, tienen núcleo y otros compartimentos recubiertos de membrana, pero difieren en sus partes internas y en sus especializaciones superficiales.



## 4.2 ¿Qué es exactamente una célula?

- › Todas las células tienen membrana celular y citoplasma, y todas comienzan su vida con ADN.
- ◀ Vínculos a Estructura de los Lípidos 3.4, ADN 3.7

### Rasgos comunes a todas las células

La **célula** es la unidad más pequeña que presenta las propiedades de los seres vivos. La forma y la función de las células es muy variable (figura 4.2). A pesar de sus diferencias, todas ellas comparten ciertas características en su organización y sus funciones. Toda célula tiene **membrana celular**, una membrana exterior que separa el contenido de la célula del medio. La membrana celular es selectivamente permeable, lo que implica que sólo permite que la atraviesen cierto tipo de materiales. De este modo, controla los intercambios entre la célula y el exterior. Todas las membranas celulares, contienen principalmente lípidos.

El interior de la membrana celular contiene una sustancia coloidal compuesta por una mezcla de agua, azúcares, iones y proteínas que se llama **citoplasma**. Todo o casi todo el metabolismo de la célula tiene lugar en el citoplasma, y los componentes internos de la célula, incluyendo los **organelos**, se encuentran suspendidos en él. Los organelos son estructuras que llevan a cabo funciones metabólicas especiales en el interior de la célula.

Todas las células inician su vida con el ADN, pero algunas lo pierden al madurar. Las células se clasifican dependiendo de si el ADN está contenido en el núcleo o no (figura 4.3). Sólo las células eucariontes tienen **núcleo**, un organelo con doble membrana que contiene el ADN de la célula. En la mayoría de las bacterias y arqueas, el ADN se encuentra libre en el citoplasma.

### Restricciones para el tamaño de la célula

Casi todas las células son demasiado pequeñas para verlas a simple vista. ¿A qué se debe esto? La respuesta tiene que ver con el proceso que mantiene viva a la célula. Una célula viva debe intercambiar sustancias con su entorno a una velocidad adecuada para

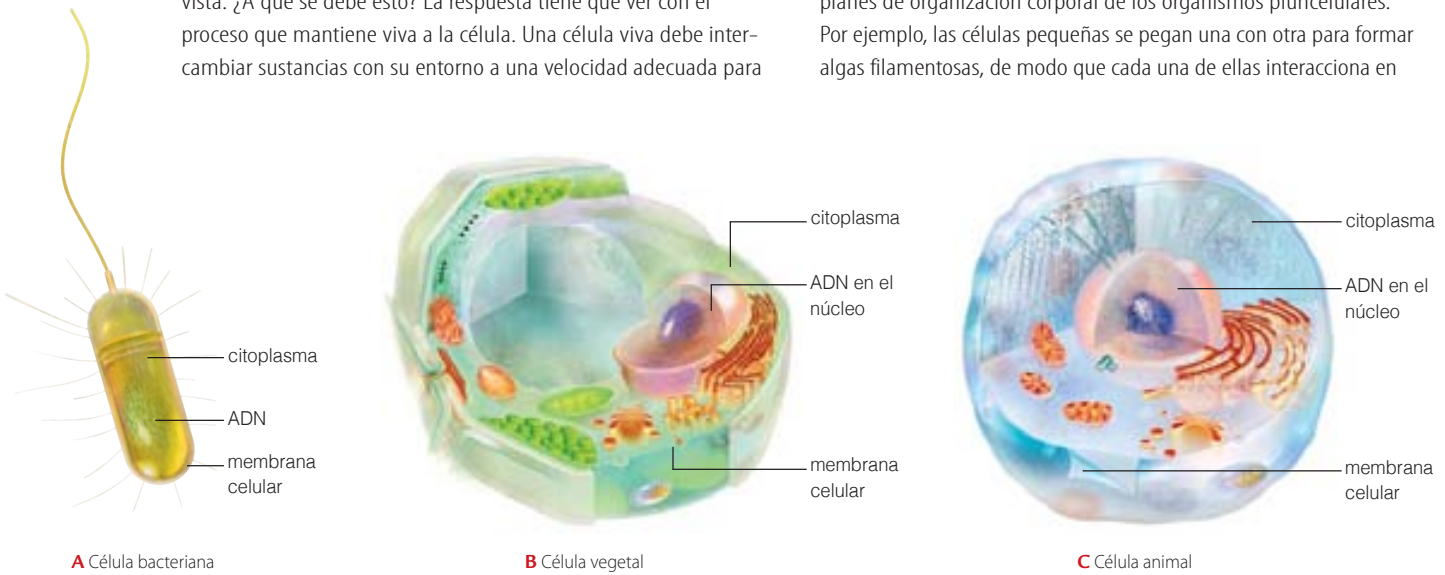


**Figura 4.2** Ejemplos de células. Cada una de estas células es un organismo individual; todas son protistas.

mantener su metabolismo. Estos intercambios se realizan a través de la membrana celular, la cual sólo puede realizar cierto número de los mismos de manera simultánea. De este modo, el tamaño de la célula está limitado por la **relación física entre superficie y volumen**. De acuerdo con esta relación, el volumen del objeto aumenta de acuerdo al cubo de su diámetro, pero su área superficial sólo aumenta al cuadrado.

Apliquemos la relación entre superficie y volumen a una célula redonda. Como se ve en la figura 4.4, cuando una célula expande su diámetro, su volumen aumenta más rápido que la superficie. Imaginemos que una célula redonda se expande hasta ser cuatro veces más grande que su diámetro original. El volumen de la célula aumenta 64 veces ( $4^3$ ), pero su área superficial sólo aumenta 16 veces ( $4^2$ ). Ahora cada unidad de membrana celular debe realizar intercambios con un citoplasma cuatro veces mayor ( $64 = 16 \times 4$ ). Si la célula crece demasiado, el flujo de nutrientes al interior y el flujo de desechos hacia el exterior a través de la membrana no serán lo suficientemente rápidos para mantener la célula viva.

La relación entre la superficie y el volumen también afecta los planes de organización corporal de los organismos pluricelulares. Por ejemplo, las células pequeñas se pegan una con otra para formar algas filamentosas, de modo que cada una de ellas interacciona en



**A** Célula bacteriana

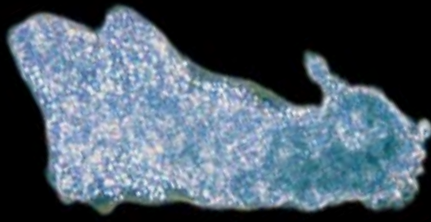
**B** Célula vegetal




**C** Célula animal

**Figura 4.3 Animada** Organización general de las bacterias y las células eucariontes. Las arqueas se asemejan a las bacterias en su estructura general. Los tres ejemplos están representados a diferente escala.

›› **Adivina:** ¿Cuáles de estas células son eucariontes?

Respuesta: La célula de la planta y la del animal son eucariontes.



			
Diámetro (cm)	2	3	6
Área superficial (cm <sup>2</sup> )	12.6	28.2	113
Volumen (cm <sup>3</sup> )	4.2	14.1	113
Relación volúmen-área	3:1	2:1	1:1

**Figura 4.4 Animada** Tres ejemplos de la relación entre superficie y volumen. Esta relación física entre el incremento del volumen y el área superficial restringe el tamaño y la forma de la célula.

forma directa con el medio. Las células de los músculos del muslo son tan largas como el músculo en el que se encuentran, pero cada una de ellas es muy delgada, de modo que pueden intercambiar sustancias con los líquidos de los tejidos que las rodean.

## Teoría celular

Casi todas las células son tan pequeñas que nadie sabía que existían, hasta que se inventó el primer microscopio. En 1665, Antoni van Leeuwenhoek, un comerciante de telas holandés, escribió acerca de los diminutos organismos móviles que había observado en el agua de lluvia, en insectos, en telas, en espermatozoides, en heces y en otras muestras. Al raspar el sarro de sus dientes, Leeuwenhoek vio “muchos ‘animálculos’, cuyo movimiento era muy placentero observar”. Él supuso incorrectamente que la vida se definía por el movimiento, y concluyó correctamente que aquellos “animálculos” (animales pequeños) móviles que observaba estaban vivos. Quizá Leeuwenhoek se sintió tan maravillado de ver estos “animálculos” porque no logró comprender las implicaciones de lo que estaba observando. El mundo, y nuestro

cuerpo, están llenos de vida microbiana. El término célula fue propuesto cuando Robert Hooke, un contemporáneo de Leeuwenhoek, observó en el microscopio un delgado trozo de corcho. Hooke dio el nombre de “celdas” a los diminutos compartimentos que observó. Este nombre es una palabra latina para las pequeñas cámaras donde vivían los monjes.

En la década de 1820, el botánico Robert Brown fue el primero en identificar el núcleo de la célula. Matthias Schleiden, otro botánico, propuso la hipótesis de que la célula de una planta es una unidad viva independiente, aunque forme parte de la planta. Schleiden comparó sus notas con el zoólogo Theodor Schwann, y ambos llegaron a la conclusión de que los tejidos de los animales y las plantas están formados de las células y sus productos. De manera conjunta, ambos científicos reconocieron que las células tienen vida propia, aun cuando forman parte del cuerpo pluricelular.

Tiempo después, el fisiólogo Rudolf Virchow comprendió que todas las células que estudiaba descendían de otra célula viva. Estas y muchas otras observaciones dieron lugar a cuatro generalizaciones que hoy constituyen la **teoría celular**:

1. Todo organismo vivo consta de una o más células.
2. La célula es la unidad estructural y funcional de todos los organismos. Es la unidad mínima de la vida, y está viva individualmente incluso al formar parte de organismos pluricelulares.
3. Todas las células vivas surgen por la división de células preexistentes.
4. Las células contienen material hereditario que transmiten a sus descendientes al dividirse.

La teoría celular, propuesta por primera vez en 1839 por Schwann y Schleiden, y revisada posteriormente, permanece como una de las teorías más importantes de la biología.

**célula** Unidad mínima que tiene las propiedades de los seres vivos.

**citoplasma** Sustancia semilíquida encerrada por la membrana celular.

**membrana celular** Membrana más externa de la célula.

**núcleo** Organelo con dos membranas que contiene el ADN de las células eucariontes.

**organelo** Estructura que lleva a cabo una función metabólica especializada dentro de la célula.

**relación entre superficie y volumen** Relación que indica que el volumen de un objeto aumenta según el cubo del diámetro del mismo, pero el área superficial aumenta de acuerdo con el cuadrado del mismo.

**teoría celular** Teoría que afirma que todos los organismos constan de una o más células, las cuales constituyen la unidad fundamental de la vida.

### Para repasar en casa ¿En qué se parecen todas las células?

- › Todas las células comienzan a vivir con membrana celular, citoplasma y una región de ADN. En las células eucariontes, el ADN está encerrado en el núcleo.
- › La proporción entre la superficie y el volumen limita el tamaño de la célula e influye en su forma.
- › Las observaciones de las células condujeron al desarrollo de la teoría celular. Todos los organismos constan de una o más células; la célula es la unidad más pequeña con vida; cada nueva célula se deriva de otra célula, y ésta transmite su material hereditario a sus descendientes.

## 4.3 Observación de las células

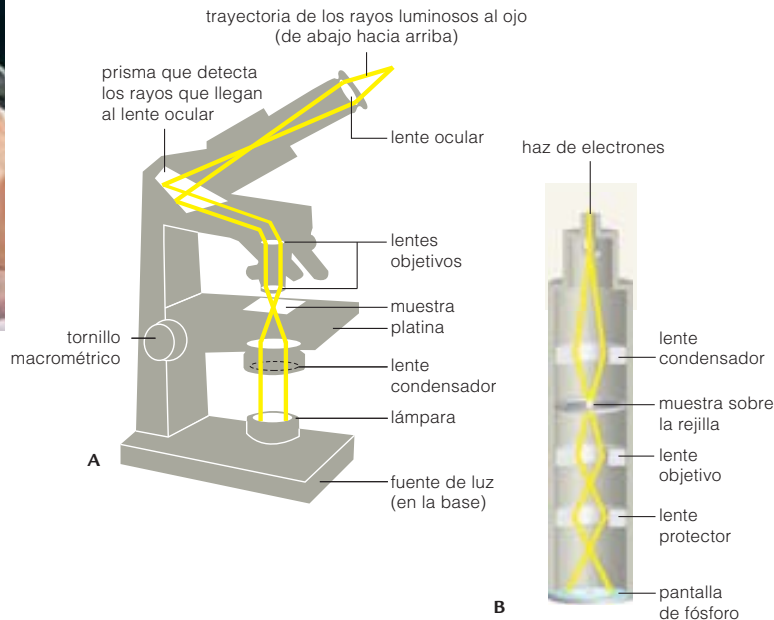


**Figura 4.5 Animada**

Ejemplos de microscopios.

**A** Microscopio de luz compuesto.

**B** Microscopio electrónico de transmisión (TEM).



- Empleamos diversos tipos de microscopios para estudiar los distintos aspectos de los organismos, desde los más pequeños hasta los más grandes.
- ◀ Vínculo a Marcadores 2.2

Los microscopios nos permiten estudiar la célula a detalle. Los microscopios que usan luz visible para iluminar los objetos se llaman microscopios ópticos (figura 4.5). La luz viaja en ondas. Por esta propiedad, la luz se desvía al atravesar por vidrios curvos. Dentro del microscopio de luz, estas lentes enfocan la luz que atraviesa una muestra desviando la luz, amplificando la imagen. Las fotografías de imágenes amplificadas con un microscopio se llaman micrografías, y encontrarás muchas de ellas en este libro.

Los microscopios de contraste de fase hacen pasar la luz a través de las muestras. La mayoría de las células son casi transparentes, de modo que quizá sus detalles internos no sean visibles a menos que primero se tiñan o queden expuestas a tintes que sólo serán captados por ciertas partes de la célula. Las partes que absorben más tinte tienen apariencia más oscura. La tinción per-

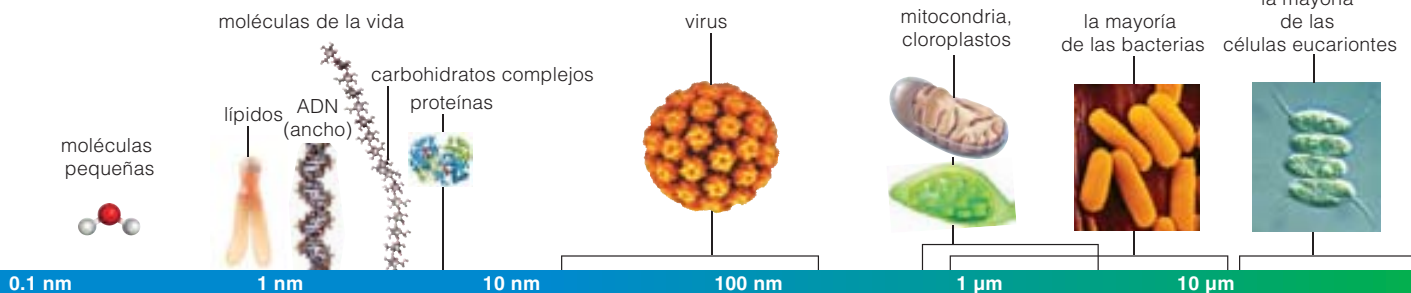
mite aumentar el contraste (la diferencia entre lo claro y lo oscuro), y esto nos permite ver una gama mayor de detalles (figura 4.6A). Los detalles de la superficie también pueden estudiarse gracias a la luz reflejada (figura 4.6B).

En el microscopio de fluorescencia, la célula, o una molécula, es la fuente luminosa; emite fluorescencia (energía en forma de luz) cuando se enfoca sobre ella un haz láser. Algunas moléculas emiten fluorescencia de manera natural (figura 4.6C). Con frecuencia, los investigadores utilizan un marcador emisor de luz (sección 2.2) uniéndolo a la célula o molécula de interés.

Otros tipos de microscopio revelan detalles más finos. Por ejemplo, el microscopio electrónico emplea electrones en vez de luz visible para iluminar las muestras. Como los electrones viajan por longitudes de onda mucho más cortas que las de la luz

### microscopios electrónicos

### microscopios de luz





**A** Microscopio de luz. El microscopio de contraste de fase produce imágenes de alto contraste de muestras transparentes. Las áreas oscuras tienen ese color porque captaron tinte.

**B** Microscopio de luz. Un microscopio de luz reflejada captura la luz reflejada de las muestras.

**C** Micrografía por fluorescencia. Esta foto muestra la imagen de luz fluorescente de moléculas de clorofila en las células.

**D** La micrografía por transmisión de electrones revela una imagen fantásticamente detallada de las estructuras internas.

**E** La micrografía obtenida con microscopio electrónico de barrido muestra los detalles de la superficie. Este tipo de micrografía puede colorearse artificialmente para ilustrar detalles específicos.

**Figura 4.6** Diferentes microscopios revelan características distintas de un mismo organismo, un alga verde (*Scenedesmus*).

visible, el microscopio electrónico permite apreciar más detalles que el microscopio de luz. El microscopio electrónico emplea campos magnéticos para enfocar haces de electrones sobre una muestra. Los microscopios de transmisión electrónica (TEM, por sus siglas en inglés) hacen pasar haces de electrones a través de una muestra delgada. Los detalles internos de la muestra aparecen como sombras en la imagen resultante (figura 4.6D). Los microscopios electrónicos de barrido dirigen un haz de electrones de manera que atraviese la superficie de una muestra por ambos lados, y la muestra se recubre antes con una capa fina de oro u otro metal. El metal emite electrones y rayos x, los cuales se transfor-

man en una imagen de la superficie (figura 4.6E). Ambos tipos de microscopios electrónicos permiten resolver estructuras de tan sólo 0.2 nanómetros.

En la figura 4.7 se compara el poder de resolución del microscopio de luz y del microscopio electrónico contra el ojo humano.

### Para repasar en casa ¿Cómo podemos ver las células?

- › La mayoría de las células sólo son visibles con ayuda de microscopios.
- › Los diversos tipos de microscopio revelan diferentes aspectos de la estructura celular.

**Figura 4.7** Tamaños relativos. Abajo, el diámetro de la mayoría de las células se encuentra en el rango de 1 a 100 micras. Derecha, transformación entre unidades de longitud; véase también Unidades de medición, apéndice IX.

›› **Adivina:** ¿Qué es más pequeño: una proteína, un lípido o una molécula de agua?

Respuesta: Una molécula de agua

1 centímetro (cm)	= 1/100 metros, o 0.4 pulgadas
1 milímetro (mm)	= 1/1000 metros, o 0.04 pulgadas
1 micra (µm)	= 1/1 000 000 metros, o 0.00004 pulgadas
1 nanómetro (nm)	= 1/1 000 000 000 metros, o 0.00000004 pulgadas
1 metro = 10 <sup>2</sup> cm	= 10 <sup>3</sup> mm = 10 <sup>6</sup> µm = 10 <sup>9</sup> nm

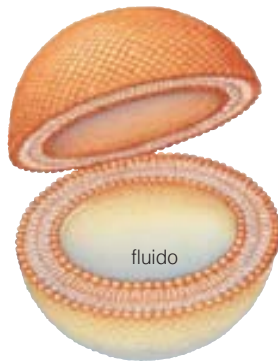
### ojo humano (sin microscopio)





- › La membrana de la célula está organizada como una doble capa de lípidos con muchas proteínas incrustadas en su interior y unidas a su superficie.
- ◀ Vínculos a Propiedades emergentes 1.2, Enzima 3.2, Lípidos 3.4, Proteínas 3.5

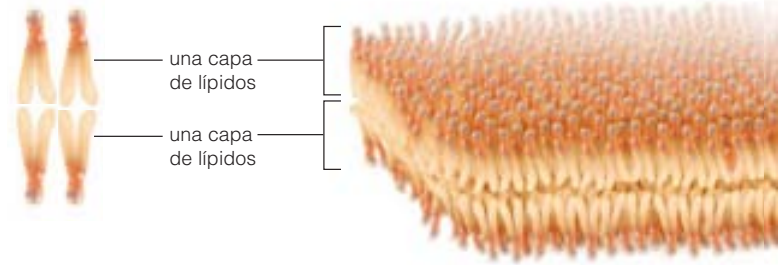
Los lípidos, principalmente los fosfolípidos, constituyen la mayor parte de la membrana celular. Un fosfolípido consta de una cabeza formada por un grupo fosfato y dos colas de ácido graso (sección 3.4). La cabeza polar es hidrofílica, lo que implica que interacciona con las moléculas de agua. Las colas no polares son hidrofóbicas, de modo que no interaccionan con moléculas de agua, pero sí interaccionan con las colas de otros fosfolípidos. Como resultado de estas influencias, al revolvase con agua los fosfolípidos se organizan espontáneamente en una **bicapa de lípidos**, es decir, dos capas de lípidos con las colas no polares en la parte media entre las cabezas polares. La bicapa de lípido es una red estructural y funcional básica



de todas las membranas celulares (figura 4.8A). En el agua, la bicapa de lípidos adopta espontáneamente la forma de placa o burbuja. Una célula es esencialmente una burbuja con bicapa de lípido rellena de líquido (figura 4.9).

**Figura 4.9** La célula es como una burbuja con bicapa de lípidos y llena de líquido.

**A** En un líquido acuoso, los fosfolípidos se alinean formando dos capas, cola con cola. Esta bicapa de lípidos adopta la forma de una capa o burbuja. Constituye el marco estructural y funcional básico de todas las membranas celulares. Entremezcladas con los lípidos, hay muchos tipos de proteínas.



**Figura 4.8 Animada** Estructura en la membrana celular. **A** Organización de fosfolípidos en la membrana celular. **B-E** Ejemplos de proteínas de membrana comunes.

Otras moléculas, incluyendo los esteroides y las proteínas, se encuentran incrustados o asociados con la bicapa de lípidos de toda la membrana celular. La mayoría de estas moléculas se mueven con mayor o menor libertad alrededor de la membrana. La membrana de las células se comporta como un líquido bidimensional de composición mixta, de modo que se describe como un **mosaico fluido**.

“Mosaico”, por la composición mixta de lípidos y proteínas de la membrana celular, y “fluido”, ya que los fosfolípidos de la membrana celular no están enlazados unos con otros. Se mantienen organizados como bicapa debido a las atracciones colectivas de tipo hidrofóbico e hidrofílico, pero éstas son bastante débiles en forma individual. De este modo, los fosfolípidos de la bicapa se pueden desplazar hacia un lado, giran en torno a su eje largo y sus colas se mueven.

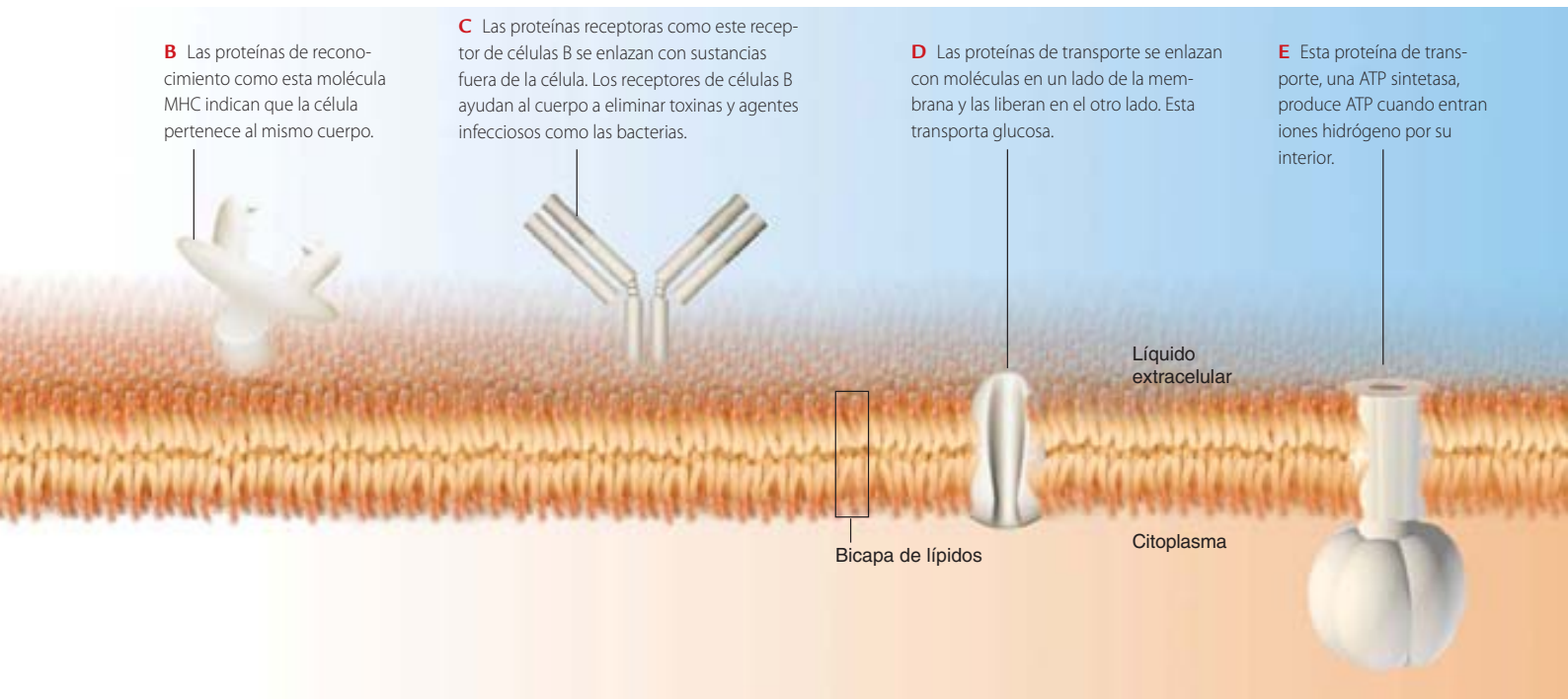
### Proteínas de membrana

La membrana separa físicamente el entorno exterior del interno, pero ésta no es su única tarea. Hay muchos tipos de proteínas asociadas con la membrana celular, y cada tipo agrega una función específica a la misma (tabla 4.1). De este modo, las diversas membranas celulares pueden tener distintas características dependiendo de las proteínas asociadas con ellas.

Por ejemplo, la membrana celular tiene ciertas proteínas que no tiene ninguna otra membrana interna de la célula. Muchas proteínas de la membrana celular son enzimas; otras son **proteínas de adherencia**, que unen a las células entre sí en los tejidos de los animales. Las **proteínas de reconocimiento** funcionan como señas de identidad, según el tipo de célula, el individuo o la especie (figura 4.8B). La capacidad que tienen las células para reconocerse

**Tabla 4.1** Tipos comunes de proteínas de membrana

Categoría	Función	Ejemplos
Transportadores pasivos	Permiten que los iones o pequeñas moléculas atraviesen la membrana hacia el lado en el cual están menos concentrados. Canales abiertos o canales con compuerta.	Porinas; transportador de glucosa
Transportadores activos	Bombean iones o moléculas a través de las membranas hacia el lado donde están más concentrados. Requieren suministro de energía, por ejemplo, del ATP.	Bomba de calcio, transportador de serotonina
Receptores	Inician un cambio de la actividad celular, respondiendo a una señal externa (por ejemplo, uniéndose con una molécula señalizadora o absorbiendo energía luminosa).	Receptores de insulina, receptor de células B
Proteínas de adherencia	Ayudan a que las células peguen unas con otras y con las matrices proteicas que forman parte de los tejidos.	Integrinas; cadherinas
Proteínas de reconocimiento	Identifican a las células como propias (perteneciendo al propio cuerpo o tejido) o extrañas (extrañas para el cuerpo).	Moléculas MHC
Enzima	Acelera una reacción específica. Las membranas proporcionan un sitio de reacción relativamente estable para enzimas que trabajan en serie con otras moléculas.	Citocromo c oxidasa de la mitocondria



**B** Las proteínas de reconocimiento como esta molécula MHC indican que la célula pertenece al mismo cuerpo.

**C** Las proteínas receptoras como este receptor de células B se enlazan con sustancias fuera de la célula. Los receptores de células B ayudan al cuerpo a eliminar toxinas y agentes infecciosos como las bacterias.

**D** Las proteínas de transporte se enlazan con moléculas en un lado de la membrana y las liberan en el otro lado. Esta transporta glucosa.

**E** Esta proteína de transporte, una ATP sintetasa, produce ATP cuando entran iones hidrógeno por su interior.

como parte de un mismo cuerpo implica que también pueden reconocer a las células extrañas (en particular a las dañinas). Las **proteínas receptoras** se unen con una sustancia específica fuera de la célula, como una hormona o una toxina (figura 4.8C). El enlace desencadena un cambio en las actividades de la célula, ya sea el metabolismo, el movimiento, la división o incluso la muerte de la célula. Hay receptores para diferentes tipos de sustancias sobre las distintas células, pero todos son muy importantes para la homeostasis.

Hay proteínas adicionales sobre todas las membranas celulares. Las **proteínas de transporte** desplazan sustancias específicas a través de la membrana, formando un canal a través de ella. Estas proteínas son importantes porque la bicapa de lípidos es impermeable para la mayoría de las sustancias, incluyendo iones y moléculas polares. Algunas proteínas de transporte son canales abiertos a través de los cuales una sustancia se desplaza por sí sola a través de la membrana (figura 4.8D,E). Otras usan energía para bombear la sustancia, a fin de que atravesase la membrana. Estudiaremos el tema del transporte de membrana en el siguiente capítulo.

**bicapa de lípidos** Fundamento estructural de la membrana de las células; son dobles capas de lípidos ordenados cola con cola.

**mosaico fluido** Modelo de la membrana celular que la representa como un líquido bidimensional de composición mixta.

**proteína de adherencia** Proteína de la membrana que ayuda a las células a unirse unas con otras en los tejidos.

**proteína receptora** Proteína de la membrana celular que se enlaza con una sustancia específica fuera de la célula.

**proteína de reconocimiento** Proteína de la membrana celular que identifica a la célula como perteneciente al mismo cuerpo.

**proteína de transporte** Proteína que ayuda de manera pasiva o activa a las moléculas o iones específicos a atravesar la membrana.

## Variaciones del modelo

Las membranas difieren en su composición. Por ejemplo, diversos tipos de células pueden tener distinto tipo de fosfolípidos de membrana. Las colas de ácidos grasos de los fosfolípidos de membrana varían en longitud y saturación. En general, al menos una de las dos colas es insaturada (sección 3.4).

Algunas proteínas permanecen fijas, como las que se agrupan en los poros rígidos. Los filamentos de proteína del interior de la célula mantienen en su sitio a éstas y a otras proteínas. Por ejemplo, en los tejidos animales las proteínas de adherencia de la membrana celular conectan los filamentos internos de las células adyacentes. Este ordenamiento refuerza al tejido, y puede restringir a ciertas proteínas de membrana para que permanezcan en la superficie inferior o superior de la célula.

Las arqueas no sintetizan sus fosfolípidos con ácidos grasos. En vez de ello, emplean moléculas que tienen cadenas laterales reactivas, de modo que las colas de los fosfolípidos de las arqueas forman enlaces covalentes unas con otras. Como resultado de este enlace cruzado rígido, los fosfolípidos de las arqueas no se desplazan ni giran, ni se mueven en la bicapa. Por esto, las membranas de las arqueas son mucho más rígidas que las de bacterias o eucariontes, característica que quizás ayude a estas células a sobrevivir en un hábitat que destruye a las otras células.

### Para repasar en casa ¿Qué función tiene la membrana celular?

- › La membrana celular controla de manera selectiva los intercambios entre la célula y sus alrededores. Es un mosaico de distintos tipos de lípidos y proteínas.
- › El fundamento de las membranas celulares es la bicapa de lípidos: dos capas de lípidos (principalmente fosfolípidos) con las colas colocadas como emparejado entre las cabezas.

## 4.5 Introducción a las bacterias y las arqueas

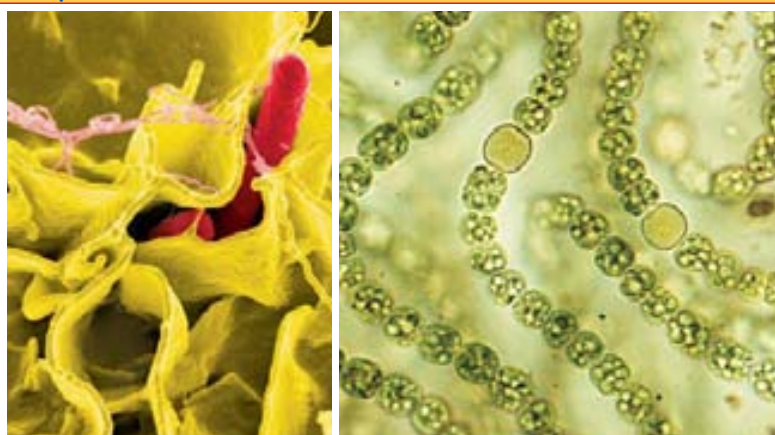
- › Las bacterias y arqueas son organismos unicelulares sin núcleo.
- ◀ Vínculos a Dominios 1.4, Polisacáridos 3.3, ATP 3.7

Las bacterias y las arqueas son unicelulares y carecen de núcleo. En el exterior, tienen apariencia tan similar que anteriormente se creía que las arqueas eran un grupo inusual de bacterias. Ambos fueron clasificados como procariontes, palabra que significa “antes del núcleo”. En 1977, quedó claro que las arqueas están relacionadas de manera más cercana con los eucariontes que con las bacterias, de modo que fueron asignadas a un dominio separado. En la actualidad se ha dejado de usar el término “procarionte”.

Como grupo, las bacterias y las arqueas son las formas más pequeñas y metabólicamente más diversas de vida que se conocen. Habitan en casi todos los entornos de la Tierra, incluyendo algunos sitios muy hostiles. Los dos tipos de células difieren en su estructura y detalles metabólicos (figura 4.10). En el capítulo 19 los estudiaremos con más detalle; de momento, presentaremos generalidades acerca de su estructura (figura 4.11).

La mayoría de las bacterias y arqueas sólo miden algunas micras. Ninguno tiene una constitución interna compleja, pero los filamentos de proteína por debajo de la membrana celular refuerzan la forma de la célula. Estos filamentos también actúan como andamios para las estructuras internas. El citoplasma de estas células contiene muchos **ribosomas** (organelos donde se ensamblan los polipéptidos) y, en algunas especies, organelos adicionales. También hay **plásmidos** en el citoplasma. Este ADN circular lleva algunos genes (unidades de la herencia) que proporcionan ciertas ventajas, como resistencia a los antibióticos. El cromosoma único de la célula, una molécula circular corte de ADN, está ubicado en una región irregular del citoplasma llamada **nucleoide**. Algunos nucleoides están recubiertos de membrana, aunque la mayoría carece de ella.

Muchas bacterias y arqueas tienen uno o más flagelos que se proyectan de su superficie. Los **flagelos** son estructuras celulares largas y delgadas que se utilizan para el movimiento. El flagelo bacteriano rota como una propela que impulsa a la célula a través de hábitats líquidos, como los líquidos del cuerpo de un animal.



**A** Los filamentos de proteína, o pili, anclan las células bacterianas entre sí y con las superficies. En este caso, las células de *Salmonella typhimurium* (rojo) emplean sus pili para invadir a las células humanas.

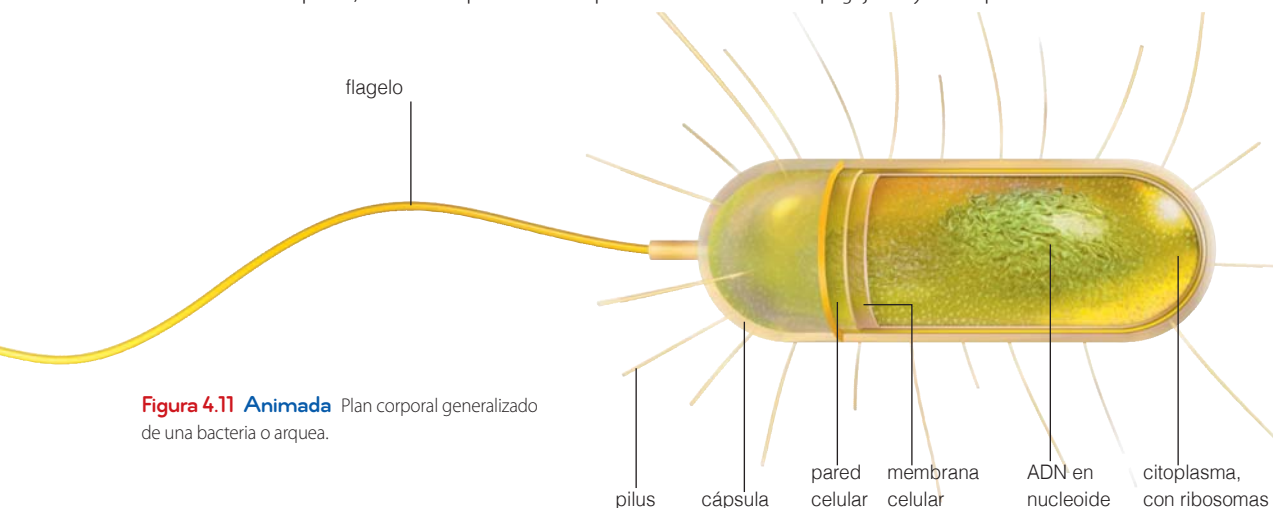
**B** Las células de *Nostoc* con forma circular son un tipo de bacteria fotosintética de agua dulce. Las células de cada tira se unen entre sí formando una cubierta gelatinosa de secreciones propias.

**Figura 4.10** Ejemplos de bacterias (esta página) y arqueas (página siguiente).

Algunas bacterias también tienen filamentos de proteínas llamados **pili** (singular, pilus) que se proyectan de su superficie. Los pili ayudan a las células a unirse con las superficies o a deslizarse sobre ellas (figura 4.10A). Un tipo específico, llamado pilus “sexual”, se une con otra bacteria y después se acorta. La célula a la que se unió es atraída y se transfiere un plásmido de una célula a otra a través del pilus.

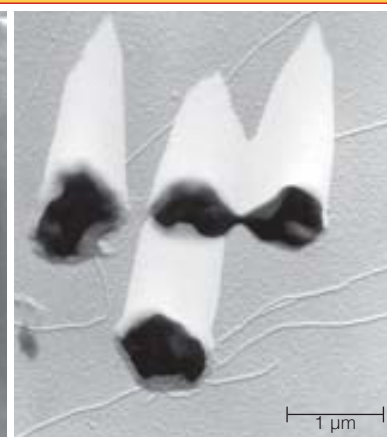
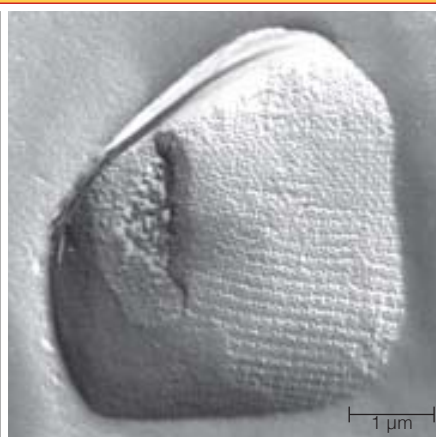
Hay una **pared celular** rígida en torno a la membrana celular de casi todas las bacterias y arqueas. Las instancias disueltas cruzan fácilmente esta capa permeable para entrar y salir de la membrana celular. La pared celular de la mayoría de las arqueas está formada por proteínas. La pared celular de la mayoría de las bacterias contiene un polímero formado por péptidos y polisacáridos.

Los polisacáridos pegajosos forman una capa resbalosa, o **cápsula**, en torno a la pared de muchos tipos de bacterias. Esta cápsula pegajosa ayuda a que estas células se adhieran a muchos tipos



**Figura 4.11 Animada** Plan corporal generalizado de una bacteria o arquea.





**C** La arquea *Pyrococcus furiosus* fue descubierta en sedimentos marinos cerca de un volcán activo. Vive mejor a temperaturas de 100 °C (212 °F) y fabrica un tipo extraño de enzima que contiene átomos de tungsteno.

**D** *Ferroglobus placidus* prefiere agua supercaliente que sale del piso del océano. La composición durable de la bicapa de lípidos de la arquea (observa su estructura similar a una red) mantiene su membrana intacta pese a los niveles extremos de calor y pH.

**E** *Metallosphaera prunae*, una arquea descubierta en una pila humeante de mineral en una mina de uranio, prefiere altas temperaturas y bajo pH. (Las sombras blancas son un (artificio) del microscopio electrónico.)

de superficies (como las hojas de espinaca o la carne) y también ofrece cierta protección contra depredadores y toxinas.

La membrana celular de todas las bacterias y las arqueas controla selectivamente las sustancias que entran y salen de la célula, igual que en las células eucariontes. La membrana celular está llena de transportadores y receptores, y también incorpora proteínas que llevan a cabo procesos metabólicos importantes. Por ejemplo, parte de la membrana celular de las cianobacterias (figura 4.10B) se repliega hacia el citoplasma. Las moléculas que efectúan la fotosíntesis están incrustadas en esta membrana, del mismo modo que en la membrana interna de los cloroplastos, que son organelos especializados para la fotosíntesis en las células eucariontes (describiremos de nuevo los cloroplastos en la sección 4.9).



**Figura 4.12** Biocapa. Una especie única de bacterias, el *Bacillus subtilis*, formó esta biocapa. Observa los "vecindarios" diferenciados.

## Biocapas

Las células bacterianas viven tan cerca una de otras que en ocasiones toda una comunidad comparte una capa de secreciones de polisacáridos y proteínas. El arreglo de vida comunal en el cual viven organismos unicelulares compartiendo una masa babosa se llama **biocapa**. En la naturaleza, una biocapa suele albergar especies múltiples, todas ellas recubiertas de su propia mezcla de secreciones. Puede incluir bacterias, algas, hongos, protistas y arqueas. Participar en la biocapa permite que en vez de ser arrastradas por corrientes líquidas las células queden en algún sitio favorable y obtengan los beneficios de vivir en comunidad. Por ejemplo, las secreciones rígidas o similares a una red de algunas especies sirven como soporte permanente para otras; las especies que descomponen productos químicos tóxicos permiten a las más sensibles vivir en hábitats contaminados que no podrían tolerar por sí solas, y los productos de desechos de algunas sirven como materia prima para otras.

Como una ciudad metropolitana llena de vida, la biocapa se organiza en "vecindarios", cada uno con un microentorno diferente, derivado tanto de su ubicación en el interior de la biocapa como de las especies que lo habitan (figura 4.12).

**biocapa** Comunidad de microorganismos que habitan dentro de una masa babosa compartida.

**flagelo** Estructura larga y delgada que permite la movilidad.

**nucleoide** Región del citoplasma de las bacterias y las arqueas; en su interior se localiza el ADN.

**pared celular** Estructura semirrígida pero permeable, que rodea la membrana celular de algunas células.

**pilus** Filamento de proteína que se proyecta desde la superficie de algunas células bacterianas.

**plásmido** ADN circular en algunas bacterias y arqueas.

**ribosoma** Organelo donde se efectúa la síntesis de proteínas.

## Para repasar en casa ¿En qué se parecen las bacterias y las arqueas?

- › Las bacterias y las arqueas carecen de núcleo. La mayoría tiene una pared celular en torno a su membrana celular. La pared es permeable y refuerza y le da forma al cuerpo de la célula.
- › La estructura de bacterias y arqueas es relativamente simple, pero como grupo estos organismos son la forma más diversa de seres vivos. Habitan en casi todas las regiones de la biosfera.
- › Algunos procesos metabólicos tienen lugar en la membrana celular de bacterias y arqueas. Se asemejan a los procesos complejos que ocurren en ciertas membranas internas de las células eucariontes.



## 4.6 Introducción a las células eucariontes

- Las células eucariontes efectúan gran parte de su metabolismo dentro de organelos recubiertos de membrana.

Todos los protistas, hongos, plantas y animales son eucariontes. Algunos de estos organismos son células independientes que viven en libertad, mientras que otros constan de muchas células que trabajan en conjunto formando un cuerpo. Por definición, una célula eucarionte inicia su vida celular con un núcleo (*eu* significa verdadero; *karyon* significa nuez o núcleo).

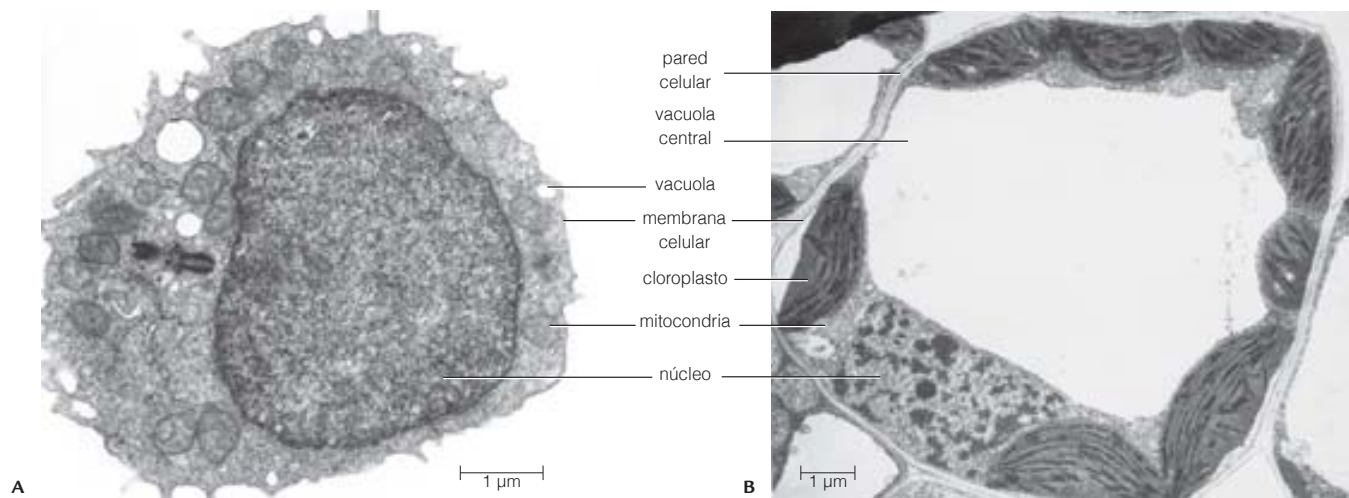
Como muchos otros organelos, el núcleo tiene una membrana. La membrana externa del organelo controla el tipo y cantidad de sustancia que la atraviesa. Este tipo de control mantiene un entorno interior especial que permite que el organelo efectúe sus funciones específicas. Esas funciones son aislar sustancias tóxicas o sensitivas del resto de la célula, transportar sustancias a través del citoplasma, mantener el equilibrio de líquido o suministrar un entorno favorable para un proceso especial. Por ejemplo, la mitocondria fabrica ATP tras concentrar iones hidrógeno dentro de su sistema de membranas.

Del mismo modo que las interacciones entre los sistemas de órganos mantienen en funcionamiento el cuerpo de un animal, las interacciones entre los organelos mantienen a la célula funcionando. Las sustancias son enviadas de un tipo de organelo a otro y atraviesan la membrana celular entrando y saliendo de ella. Algunas vías metabólicas tienen lugar en una serie de distintos organelos.

En la **figura 4.13** se muestran dos células eucariontes típicas. Además de un núcleo, éstas y la mayoría de las células eucariontes contienen un sistema de endomembranas (RE, vesículas y aparato de Golgi), mitocondria y un citoesqueleto, que es un “esqueleto” dinámico de proteínas (*cito* significa célula). Cierta tipo de células tienen organelos adicionales que les permiten realizar tareas específicas (**tabla 4.2**). Discutiremos los principales componentes de las células eucariontes en las siguientes secciones de este capítulo.

**Figura 4.13**

Micrografía de transmisión electrónica de células eucariontes.  
**A** Leucocito humano.  
**B** Célula fotosintética de una hoja de pasto timothy.



**Tabla 4.2** Componentes de las células eucariontes

### Organelos con membrana

Núcleo	Protege y controla el acceso al ADN
Retículo endoplásmico (RE)	Dirige y modifica las nuevas cadenas de polipéptidos; sintetiza lípidos; realiza otras tareas
Aparato de Golgi	Modifica nuevas cadenas de polipéptidos; ordena y envía proteínas y lípidos
Vesículas	Transporte, almacenamiento o digestión de sustancias en la célula; otras funciones
Mitocondria	Fabrica ATP descomponiendo glucosa
Cloroplasto	Fabrica azúcares en plantas y algunos protistas
Lisosoma	Digestión intracelular
Peroxisoma	Inactivación de toxinas
Vacuola	Almacenamiento

### Organelos sin membranas

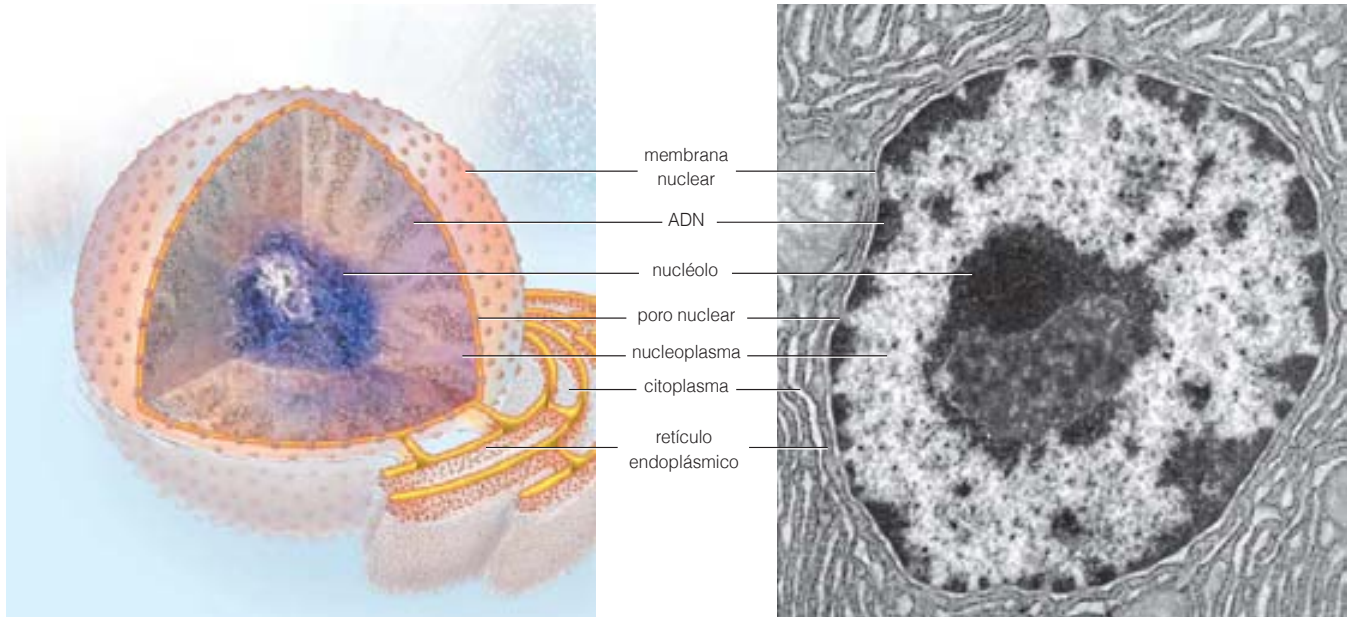
Ribosomas	Ensambla cadenas de polipéptidos
Centriolo	Anclaje para el citoesqueleto

### Otros componentes

Citoesqueleto	Contribuye a la forma de la célula, su organización interna y su movimiento
---------------	---

### Para repasar en casa ¿Qué tienen en común todas las células eucariontes?

- Todas las células eucariontes comienzan su vida con un núcleo y otros organelos recubiertos de membrana.



**Figura 4.14 Animada** El núcleo de la célula. TEM en la derecha, núcleo de una célula de páncreas de ratón.

- El núcleo protege y controla el acceso al ADN de las células eucariontes.

El núcleo de la célula eucarionte tiene dos funciones de importancia. Primero, mantiene el material genético de la célula (o ADN) seguro y custodiado. Aislado en su propio compartimento, el ADN de la célula se mantiene separado de la bulliciosa actividad del citoplasma y de los procesos metabólicos que podrían dañarlo.

La segunda función del núcleo es controlar el paso de ciertas moléculas entre él y el citoplasma. La membrana nuclear, que se llama **membrana nuclear**, efectúa esta función. La membrana nuclear consta de dos bicapas de lípidos plegadas juntas como membrana única. Como se ve en la **figura 4.14**, la bicapa externa de la membrana es continua con la membrana de otro organelo, el retículo endoplásmico.

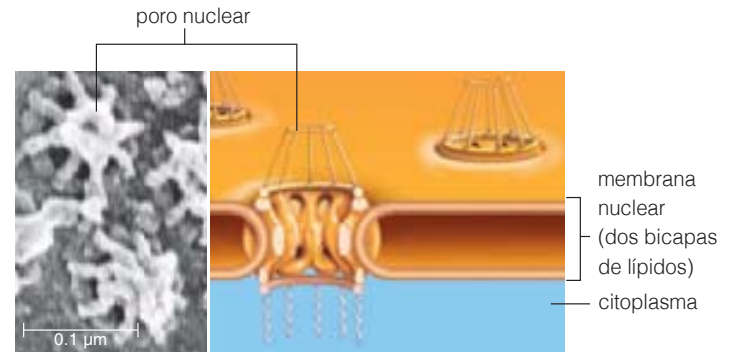
Hay receptores y transportadores ubicados en ambos lados de la membrana nuclear; otras proteínas se agrupan para formar diminutos poros que la abarcan (**figura 4.15**). Estas moléculas y estructuras funcionan como un sistema de transporte selectivo a través de la membrana nuclear para diversas moléculas.

Las células tienen acceso a su ADN al fabricar ARN y proteínas, de modo que las moléculas que participan en este proceso deben pasar a través del núcleo y salir de él. El control de su transporte a través de la membrana nuclear es una manera en que las células regulan las cantidades de ARN y proteínas que fabrican.

**membrana nuclear** Doble membrana que constituye el límite externo del núcleo.

**nucléolo** En el núcleo de la célula, una región densa, de forma irregular, donde se ensamblan las subunidades ribosomales.

**nucleoplasma** Líquido viscoso encerrado por la membrana nuclear.



**Figura 4.15 Animada** Poros nucleares. Cada uno de ellos es un grupo organizado de proteínas de membrana que permiten que sólo ciertas sustancias atraviesen la membrana nuclear.

La membrana nuclear encierra al **nucleoplasma**, un líquido viscoso similar al citoplasma. El núcleo también contiene por lo menos un **nucléolo**, que es una región densa, de forma irregular, donde se ensamblan las subunidades de los ribosomas para formar proteínas y ARN. Estas subunidades atraviesan los poros nucleares para salir al citoplasma, donde se unen y participan en la síntesis de proteínas.

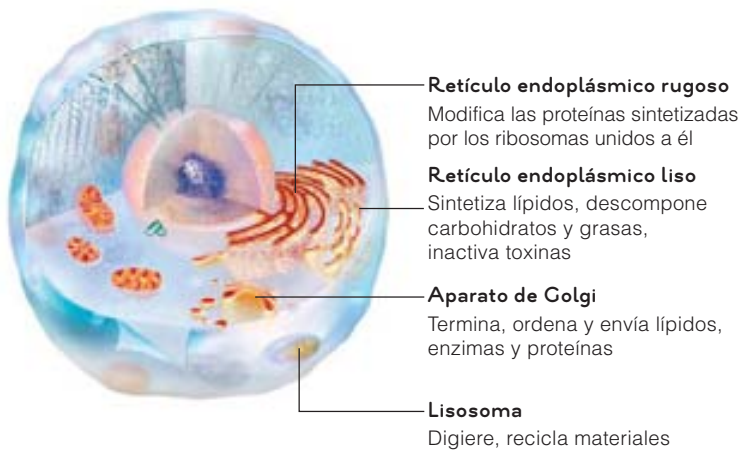
**Para repasar en casa ¿Qué función tiene el núcleo?**

- El núcleo protege y controla el acceso al ADN de la célula eucarionte.
- La membrana nuclear es una doble bicapa de lípidos. Las proteínas incrustadas en ella controlan el paso de moléculas entre el núcleo y el citoplasma.

## 4.8 Sistema de endomembranas

- › El sistema de endomembranas es un conjunto de organelos que fabrica, modifica y transporta proteínas y lípidos.
- ◀ Vínculos a Lípidos 3.4, Proteínas 3.5

El **sistema de endomembranas** es una serie de organelos que interactúan entre el núcleo y la membrana celular. Su principal función es fabricar lípidos, enzimas y proteínas para secreción o inserción en las membranas celulares. También destruye toxinas, recicla desechos y tiene otras funciones especializadas. Los componentes del sistema varían entre los distintos tipos de células, pero a continuación presentamos los más comunes (**figura 4.16**).



**Figura 4.16 Animada** Sistema de endomembranas, en el cual se modifican muchas proteínas y se sintetizan lípidos. Estas moléculas son ordenadas y enviadas a destinos celulares o a la membrana celular para su exportación.

### Retículo endoplásmico

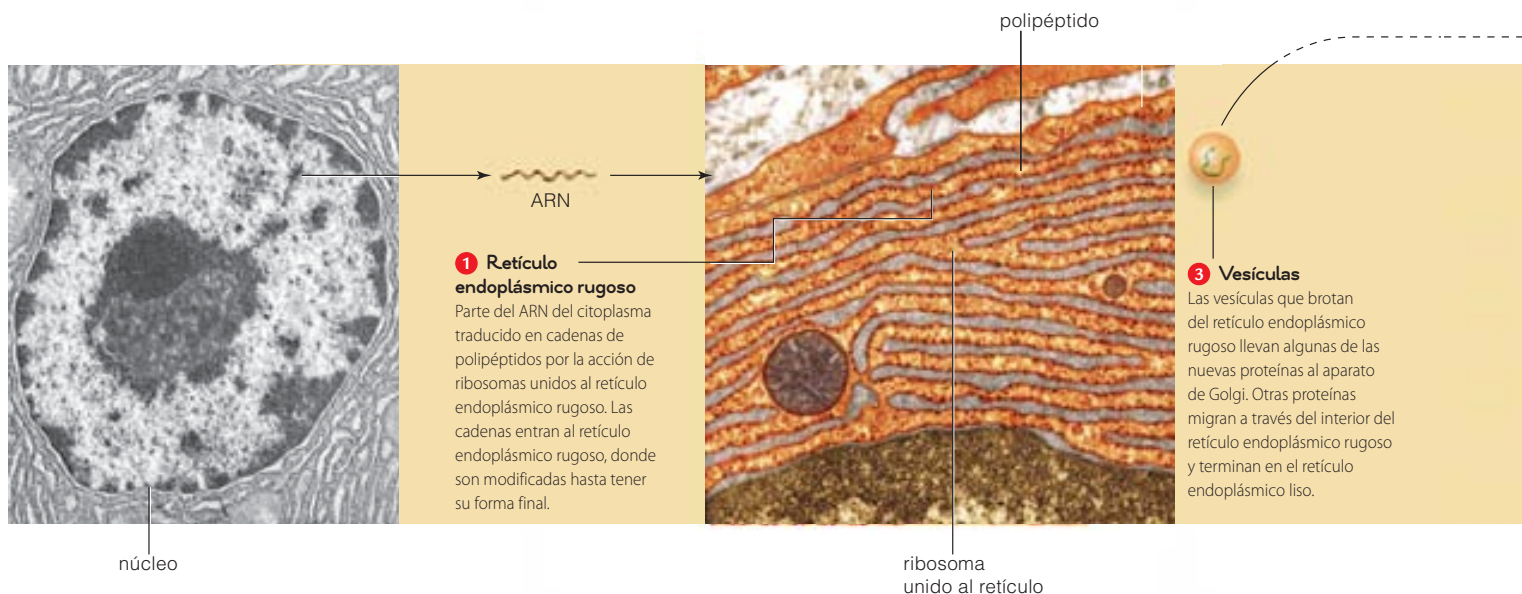
Parte del sistema de endomembranas es una extensión de la membrana nuclear llamada **retículo endoplásmico** o **R.E.** El retículo endoplásmico forma un compartimento continuo que se repliega en sacos aplanados y en tubos. El espacio dentro del compartimento es el sitio donde se modifican muchas nuevas cadenas de polipéptidos. Los dos tipos de retículo endoplásmico, rugoso y liso, reciben este nombre por su apariencia en el microscopio electrónico. Hay miles de ribosomas unidos con la superficie externa del retículo endoplásmico rugoso. Estos ribosomas fabrican polipéptidos que se entretejen hacia el interior del retículo endoplásmico mientras son ensamblados **1**. Dentro del retículo endoplásmico, los polipéptidos se pliegan y adoptan su estructura terciaria. Algunos de ellos llegan a formar parte de la propia membrana del retículo endoplásmico.

Las células que preparan, almacenan y secretan proteínas tienen retículo endoplásmico rugoso abundante. Por ejemplo, las células de glándulas del páncreas, ricas en retículo endoplásmico, fabrican y secretan enzimas que ayudan a digerir los alimentos en el intestino delgado.

El retículo endoplásmico liso no fabrica proteínas, por lo que no tiene ribosomas **2**. Algunos de los polipéptidos que se sintetizan en el retículo endoplásmico rugoso terminan como enzimas en el retículo endoplásmico liso. Estas enzimas ensamblan la mayoría de los lípidos que forman las membranas celulares. También descomponen carbohidratos, ácidos grasos y algunos fármacos y venenos. En las células del músculo esquelético, un tipo de retículo endoplásmico liso almacena iones calcio y tiene una función en la contracción muscular.

### Variedad de vesículas

**Vesículas** pequeñas, similares a sacos recubiertos de membrana, se forman en gran número y en diversos tipos, ya sea por sí solas o a través de brotes **3**. Muchas vesículas transportan sustancias de un organelo a otro, o hacia y desde la membrana celular. Las vesículas *endocíticas* se forman a medida que una región de la





membrana celular se repliega hacia el citoplasma. Las vesículas *exocíticas* brotan del retículo endoplásmico o de las membranas del aparato de Golgi y transportan sustancias hacia la membrana celular para su exportación. Otras vesículas más se forman por sí solas en el citoplasma. Las células eucariontes también contienen **vacuolas**, que son vesículas que se ven vacías en el microscopio. Los aminoácidos, los azúcares, las toxinas y los iones se acumulan en el interior lleno de líquido de la gran **vacuola central** de las células vegetales (figura 4.13B). La presión de los líquidos en la vacuola central mantiene redondeadas a las células vegetales, de modo que los tallos, hojas y otras estructuras permanecen firmes.

Otro tipo de vesículas son como botes de basura y recolectan desechos, desperdicios o toxinas. Estas vesículas disponen de su contenido fusionándose con otras llamadas lisosomas. Los **lisosomas**, que brotan del aparato de Golgi, participan en la digestión intracelular. Contienen poderosas enzimas que pueden descomponer carbohidra-

tos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos. Las vesículas dentro de los leucocitos o amibas llevan las bacterias ingeridas, partes de las células y otros desechos a los lisosomas para que sean destruidos.

En plantas y animales, las vesículas llamadas **peroxisomas** se forman y dividen por sí solas, de modo que no forman parte del sistema de endomembranas. Los peroxisomas contienen enzimas que digieren ácidos grasos y aminoácidos. También descomponen el peróxido de hidrógeno, un subproducto tóxico del metabolismo de los ácidos grasos. Las enzimas de los peroxisomas transforman el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno, o lo usan en reacciones para descomponer el alcohol y otras toxinas.

## Aparato de Golgi

Algunas vesículas se fusionan y vacían su contenido en el **aparato de Golgi**. Este organelo tiene una membrana replegada que suele parecerse a una pila de hotcakes 4. Las enzimas del aparato de Golgi le dan un acabado final a las proteínas y lípidos que llegan ahí procedentes del retículo endoplásmico. Unen grupos fosfato u oligosacáridos y cortan ciertos polipéptidos. Los productos terminados son ordenados y empaquetados en nuevas vesículas que los llevan a los lisosomas o a la membrana celular 5.

**aparato de Golgi** Organelo que modifica polipéptidos y lípidos; también ordena y envía en vesículas los productos terminados.

**lisosoma** Vesícula llena de enzimas que tiene funciones de digestión intracelular.

**peroxisoma** Vesícula llena de enzimas que descompone aminoácidos, ácidos grasos y sustancias tóxicas.

**retículo endoplásmico (R.E)** Organelo que es un sistema continuo de sacos y túbulos; es una extensión de la membrana nuclear. El retículo endoplásmico rugoso está lleno de ribosomas; el retículo endoplásmico liso, no.

**sistema de endomembrana** Serie de organelos que interaccionan (retículo endoplásmico, aparato de Golgi, vesículas) entre el núcleo y la membrana celular: produce lípidos y proteínas.

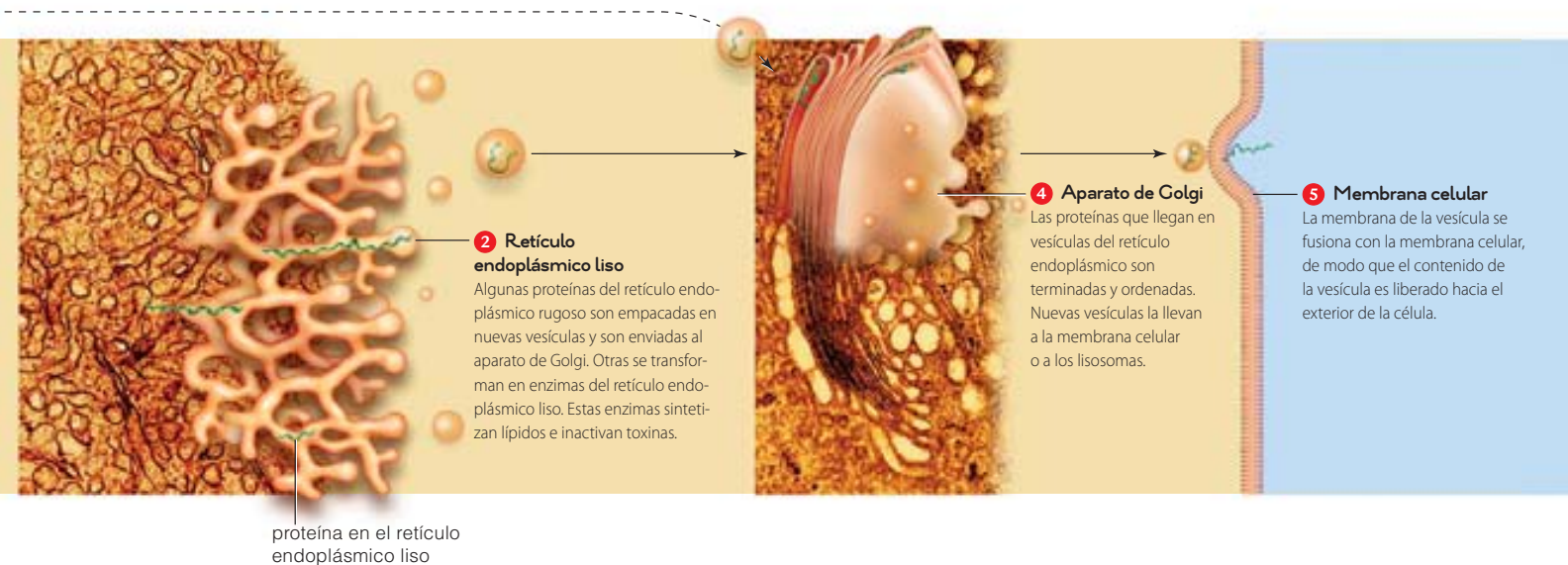
**vacuola** Organelo lleno de líquido que aísla o desecha los desperdicios, los materiales tóxicos u otros desechos.

**vacuola central** Vesícula rellena de líquido de la mayoría de las células vegetales.

**vesícula** Pequeño organelo recubierto de membrana y similar a un saco; los distintos tipos almacenan, transportan o degradan su contenido.

### Para repasar en casa ¿Qué es el sistema de endomembranas?

- ▶ El sistema de endomembranas incluye retículo endoplásmico rugoso y liso, vesículas y el aparato de Golgi.
- ▶ Esta serie de organelos funciona de manera concertada fabricando y modificando proteínas y lípidos de la membrana celular.



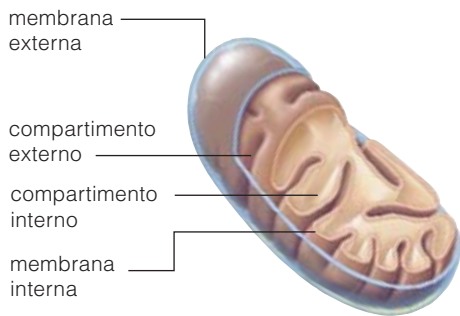


## 4.9 Mitochondrias y plástidos

- › Las células de eucariontes fabrican gran parte de su ATP en las mitocondrias.
  - › Los organelos llamados plástidos son importantes en el almacenamiento y la fotosíntesis en las plantas y ciertos tipos de algas.
- ◀ Vínculos a Metabolismo 3.2, ATP 3.7

### Mitochondrias

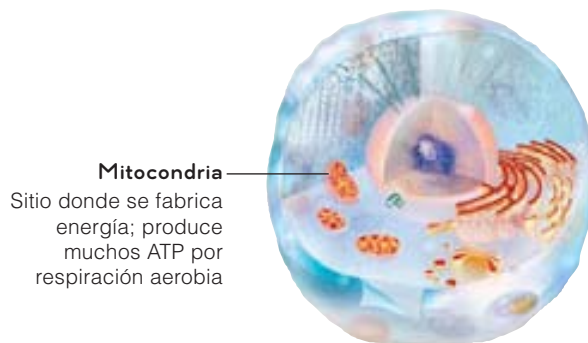
La **mitochondria** es un tipo de organelo que se especializa en la producción de ATP (figura 4.17). La respiración aerobia, una serie de reacciones que requieren oxígeno y que se efectúan dentro de la mitocondria, permite extraer más energía de los compuestos orgánicos que cualquier otra ruta metabólica. Con cada respiración, el ser humano inhala oxígeno, principalmente para las mitocondrias de los miles de millones de células de su cuerpo, que respiran aerobiamente.



Las mitocondrias típicas miden de 1 a 4 micras de largo; algunas llegan a medir hasta 10 micras. Otras más son ramificadas. Las mitocondrias pueden cambiar de forma, dividirse en dos y fusionarse. Cada una tiene dos membranas, una de ellas altamente plegada dentro de la otra. Este ordenamiento da lugar a dos compartimentos. Durante la respiración aerobia, se acumulan iones hidrógeno entre las dos membranas. La acumulación provoca que los iones atraviesen la membrana mitocondrial interna desplazándose en las proteínas de transporte de membrana. Ese flujo impulsa la formación de ATP.

Las bacterias y arqueas carecen de mitocondrias; fabrican ATP en sus paredes celulares y citoplasma. Casi todas las células eucariontes tienen mitocondrias, pero su número varía según el tipo de células y el tipo de organismo. Por ejemplo, una levadura unicelular (un tipo de hongo) podría tener sólo una mitocondria; en cambio, una célula de músculo esquelético humano podría tener mil o más. Las células que tienen demanda muy alta de energía tienen muchas mitocondrias.

Las mitocondrias se asemejan a las bacterias en su tamaño, forma y bioquímica. Tienen un ADN propio que es similar al ADN bacteriano. Se dividen independientemente de la célula y tienen sus propios ribosomas. Este tipo de señales condujo a la teoría de que las mitocondrias evolucionaron a partir de bacterias aerobias que comenzaron a residir de manera permanente dentro de una célula hospedera. De acuerdo con la teoría de la endosimbiosis, una célula fue englobada por otra o entró a ella como parásito, pero no fue digerida. La célula ingerida conservó su membrana celular y se reprodujo dentro de su hospedero. Con el tiempo, los descendientes de las células se transformaron en residentes permanentes que ofrecían a sus anfitriones el beneficio de ATP adicional. Las estructuras y funciones anteriormente requeridas para la vida independiente dejaron de ser necesarias y se perdieron con el transcurso del tiempo. Los descendientes de estas células dieron origen a las mitocondrias. En la sección 18.6 estudiaremos la evidencia que apoya la teoría de la endosimbiosis.



**Figura 4.17 Animada** La mitocondria. Este organelo se especializa en producir grandes cantidades de ATP.

›› **Adivina:** ¿Qué organelo es visible en el extremo superior derecho de esta imagen microscópica (izquierda)?

Respuesta: Retículo endoplásmico rugoso

## Cloroplastos y otros plástidos

Los **plástidos** son un tipo de organelos rodeados por membrana que llevan a cabo la fotosíntesis o el almacenamiento en las células vegetales y en las algas. Los plástidos llamados **cloroplastos** son organelos especializados en la fotosíntesis. En muchos aspectos, los cloroplastos se asemejan a bacterias fotosintéticas, y al igual que la mitocondria, pudieron evolucionar por endosimbiosis.

La mayoría de los cloroplastos tienen forma ovalada o discoide (**figura 4.18**). Cada uno tiene dos membranas externas con una sustancia semilíquida interior llamada estroma, que contiene enzimas y el ADN del cloroplasto. Dentro del estroma, una tercera membrana altamente plegada forma un solo compartimento continuo. La membrana plegada se asemeja a pilas de discos aplanados. Estas pilas se llaman grana (singular de granum). La fotosíntesis tiene lugar en esta membrana que se llama membrana tilacoide.

La membrana tilacoide incorpora muchos pigmentos. Los más comunes son las clorofilas, que son de color verde. La abundancia de clorofilas en los cloroplastos de la célula vegetal es el motivo de que la mayoría de las plantas sean verdes.

Por el proceso de la fotosíntesis, las clorofilas y otras moléculas de la membrana tilacoide captan la energía solar para impulsar la síntesis de ATP. Después, el ATP se emplea dentro del estroma para sintetizar carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua. (En el capítulo 6 se describe el proceso de la fotosíntesis con más detalle.)

Los cromoplastos son plástidos que sintetizan y almacenan pigmentos distintos a las clorofilas. Por lo general tienen pigmentos rojos, anaranjados y amarillos que le dan el color a muchas flores, hojas, frutos y raíces. Por ejemplo, los cloroplastos del tomate, que contienen clorofila, se transforman con la maduración en cromoplastos que contienen licopeno, cambiando el color del fruto de verde a rojo.

Los amiloplastos son plástidos no pigmentados. Los amiloplastos típicos almacenan granos de almidón y son muy abundantes en las células que almacenan almidón en tallos, tubérculos (tallos que se encuentran en el subsuelo), y semillas. Los amiloplastos llenos de almidón son densos y pesados en comparación con el citoplasma. En algunas células vegetales, funcionan como organelos sensores de la gravedad.

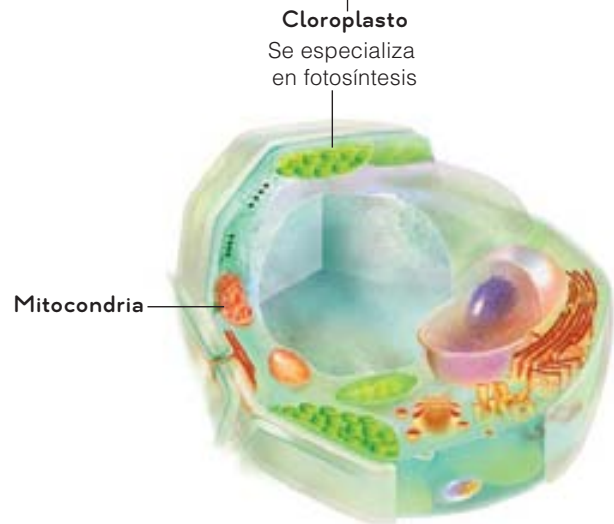
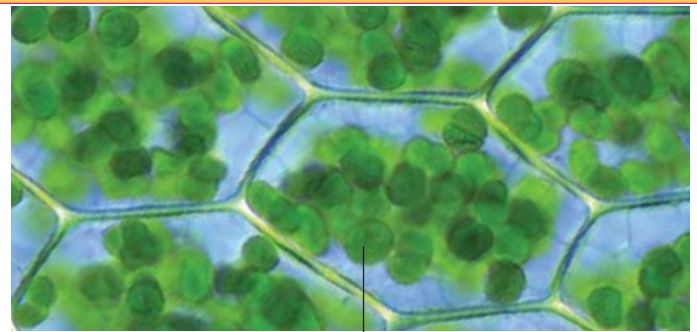
**cloroplasto** Organelo de la fotosíntesis en células vegetales y de muchos protistas.

**mitocondria** Organelo de doble membrana que produce ATP a través de la respiración aerobia en eucariontes.

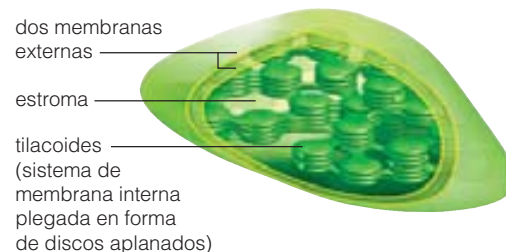
**plástido** Organelo que funciona en la fotosíntesis o el almacenamiento; por ejemplo: cloroplasto, amiloplasto.

### Para repasar en casa ¿Por qué algunos organelos son exclusivos de las células eucariontes especializadas?

- Las mitocondrias son organelos eucariontes que producen ATP a partir de compuestos orgánicos en reacciones que requieren oxígeno.
- Los cloroplastos son plástidos que efectúan la fotosíntesis.



**Figura 4.18 Animada** El cloroplasto, caracter que define a las células eucariontes fotosintéticas. *Parte inferior*, micrografía con microscopio electrónico de transmisión (TEM) de un cloroplasto de hoja de tabaco (*Nicotiana tabacum*). Los parches más claros son nucleoides donde se almacena el propio ADN del cloroplasto.

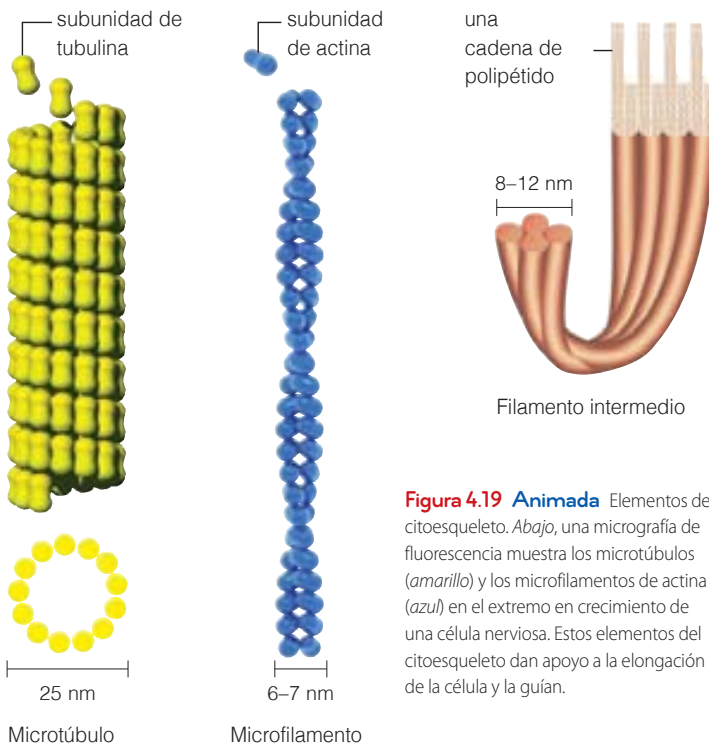


## 4.10 Citoesqueleto dinámico

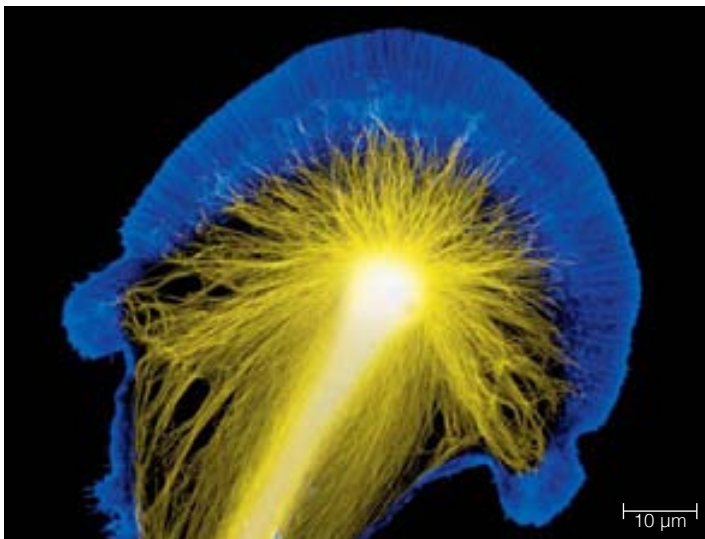
- › Las células eucariontes tienen una red interna extensa y dinámica llamada citoesqueleto.
- ◀ Vínculos a Estructura y funciones de las proteínas 3.5, 3.6

Entre el núcleo y la membrana celular de todas las células eucariontes hay un sistema de filamentos de proteína interconectados llamado **citoesqueleto**. Los elementos del citoesqueleto refuerzan, organizan y desplazan estructuras de la célula, y a menudo a toda la célula (figura 4.19). Algunos son permanentes; otros sólo se forman en determinados momentos.

Los **microtúbulos** son cilindros largos y huecos conformados por subunidades de la proteína tubulina. Forman un marco dinámico para muchos procesos celulares, pues se ensamblan



**Figura 4.19 Animada** Elementos del citoesqueleto. Abajo, una micrografía de fluorescencia muestra los microtúbulos (amarillo) y los microfilamentos de actina (azul) en el extremo en crecimiento de una célula nerviosa. Estos elementos del citoesqueleto dan apoyo a la elongación de la célula y la guían.



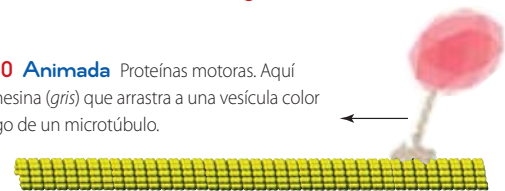
con rapidez cuando se necesitan, y se desmontan cuando ya no son requeridos. Por ejemplo, antes de que la célula eucarionte se divida, los microtúbulos se ensamblan, separan los cromosomas duplicados de la célula, y después se desensamblan. Otro ejemplo son los microtúbulos que se forman en el extremo en crecimiento de una célula nerviosa joven, dando apoyo y guía a su elongación en determinado sentido.

Los **microfilamentos** son fibras que contienen principalmente subunidades de la proteína globular actina. Refuerzan o modifican la forma de las células eucariontes. Sus arreglos entrecruzados, los que forman macizos o bien los gelatinosos, constituyen la **corteza celular**, que es una malla de refuerzo por debajo de la membrana celular. Los microfilamentos de actina que se forman en el borde de la célula la arrastran o la extienden en determinada dirección. Los microfilamentos de miosina y actina interactúan para producir la contracción de las células musculares.

Los **filamentos intermedios** que dan apoyo a células y tejidos son los elementos más estables del citoesqueleto. Estos filamentos constituyen un marco que proporciona estructura y resistencia a las células y los tejidos. Algunos tipos se encuentran por debajo de las membranas, reforzándolas. La membrana nuclear, por ejemplo, está apoyada por una capa interna de filamentos intermedios llamados láminas. Otros tipos de filamentos se conectan con estructuras que mantienen unidas a las membranas de las células en los tejidos.

Entre las diversas moléculas accesorias asociadas con los elementos del citoesqueleto se encuentran las **proteínas motoras**, que desplazan partes de la célula cuando reciben energía de la transferencia de un grupo fosfato del ATP. Una célula es como una estación de tren muy ocupada, en la cual las moléculas y estructuras se transportan de manera continua por el interior. Las proteínas motoras son como trenes de carga, que llevan su carga celular a lo largo de trayectorias formadas por microtúbulos y microfilamentos ensamblados de manera dinámica (figura 4.20).

**Figura 4.20 Animada** Proteínas motoras. Aquí vemos la kinesina (gris) que arrastra a una vesícula color rosa a lo largo de un microtúbulo.



**centriolo** Organelo con forma de barril a partir del cual crecen los microtúbulos.

**cilio** Estructura corta y móvil que se proyecta desde la membrana celular de algunas células eucariontes.

**citoesqueleto** Red dinámica de filamentos de proteína que apoyan, organizan y desplazan las células eucariontes y sus estructuras internas.

**corteza celular** Malla reforzada por elementos del citoesqueleto; situada debajo de la membrana celular.

**cuerpo basal** Organelo que se desarrolla a partir de un centriolo.

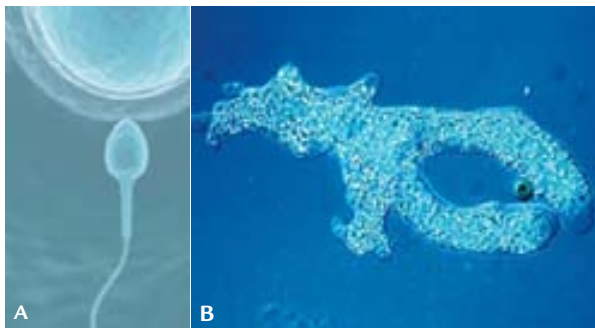
**filamento intermedio** Elemento estable del citoesqueleto que da apoyo estructural a células y tejidos.

**microfilamento** Elemento de refuerzo del citoesqueleto; una fibra de subunidades de actina.

**microtúbulo** Elemento del citoesqueleto que participa en el desplazamiento celular; filamento hueco de subunidades de tubulina.

**proteína motora** Tipo de proteína que usa energía; interactúa con elementos del citoesqueleto para desplazar partes de la célula o toda la célula.





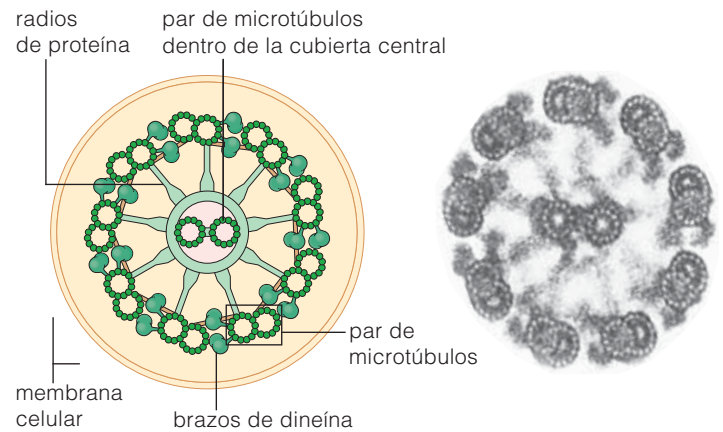
**Figura 4.21** Ejemplos de estructuras móviles en las células. **A** Flagelo del espermatozoide humano, que está a punto de penetrar un óvulo. **B** Amiba depredadora (*Chaos carolinense*), que extiende dos pseudópodos en torno a su desafortunado alimento: un alga verde unicelular (*Pandorina*).

Una proteína motora llamada dineína interactúa con los arreglos organizados de microtúbulos para producir el movimiento de los flagelos y los cilios eucariontes. Los flagelos eucariontes son estructuras que baten hacia uno y otro lado impulsando a células como los espermatozoides en el medio líquido (figura 4.21A). Tienen estructura interna y tipo de movimiento diferentes a los de los flagelos de las bacterias y las arqueas. Los **cilios** son estructuras cortas, similares a pelos, que se proyectan desde la superficie de algunas células. Los cilios suelen ser más profusos que los flagelos. El batido coordinado de muchos cilios impulsa a las células en el medio líquido y agita el líquido en torno a las células estacionarias. Un arreglo especial de microtúbulos se extiende a lo largo de un flagelo o cilio. Este arreglo 9+2 consiste en nueve pares de microtúbulos dispuestos alrededor de un par central (figura 4.22). La estructura de las proteínas estabilizan la disposición. Los microtúbulos crecen a partir de un organelo con forma de barril llamado **centriolo**, el cual permanece debajo del arreglo terminado como una estructura llamada **cuerpo basal**.

Las amibas y otros tipos de células eucariontes presentan pseudópodos o "falsos pies". A medida que estos lóbulos provisionales e irregulares se proyectan hacia el exterior, desplazan a la célula y la ayudan a atrapar algunas presas (figura 4.21B). Los microfilamentos que se elongan fuerzan al lóbulo a avanzar en una dirección fija. Las proteínas motoras unidas a los microfilamentos arrastran la membrana celular junto con ellas.

### Para repasar en casa ¿Qué es el citoesqueleto?

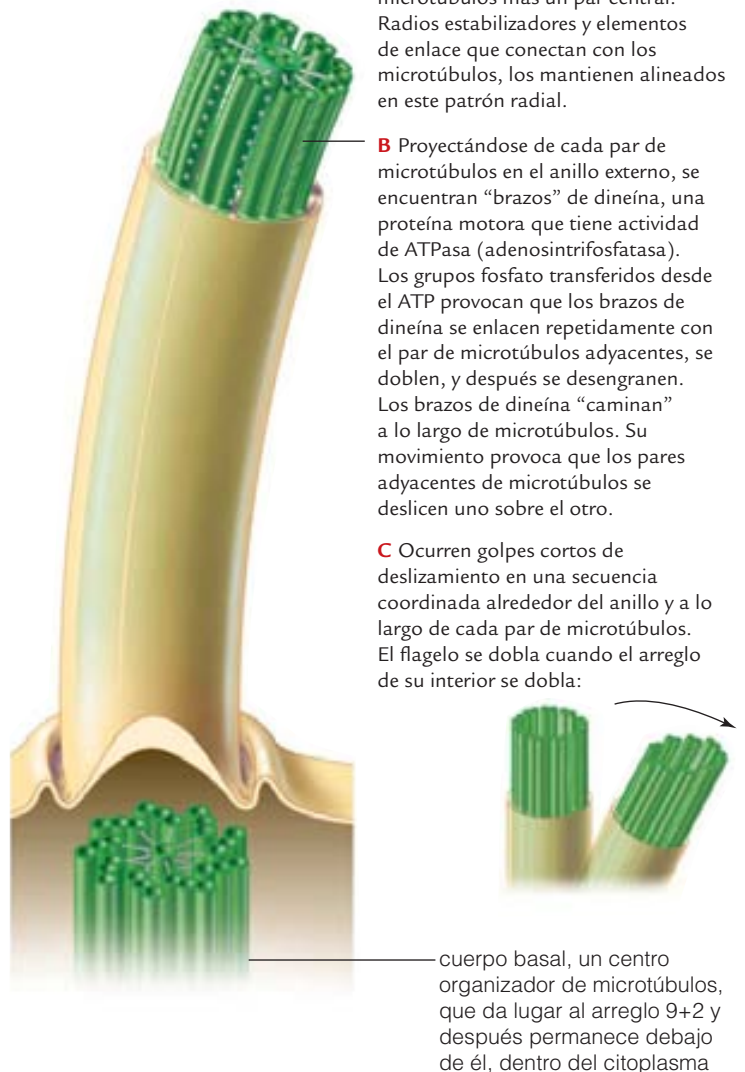
- El citoesqueleto formado de filamentos de proteína es la base de la forma de la célula eucarionte, su estructura interna y su movimiento.
- Los microtúbulos organizan la célula y ayudan a mover sus partes. Las redes de microfilamentos refuerzan la superficie de la célula. Los filamentos intermedios refuerzan y mantienen la forma de las células y tejidos.
- Cuando reciben energía del ATP, las proteínas motoras se mueven a lo largo de trayectorias de microtúbulos y microfilamentos. Como algunos de los cilios, flagelos y pseudópodos, sirven para que las células se muevan.



**A** Diagrama y micrografía de un flagelo eucarionte; corte transversal. Igual que un cilio, contiene un arreglo 9+2: un anillo de nueve pares de microtúbulos más un par central. Radios estabilizadores y elementos de enlace que conectan con los microtúbulos, los mantienen alineados en este patrón radial.

**B** Proyectándose de cada par de microtúbulos en el anillo externo, se encuentran "brazos" de dineína, una proteína motora que tiene actividad de ATPasa (adenosintrifosfatasa). Los grupos fosfato transferidos desde el ATP provocan que los brazos de dineína se enlacen repetidamente con el par de microtúbulos adyacentes, se doblen, y después se desengranen. Los brazos de dineína "caminan" a lo largo de microtúbulos. Su movimiento provoca que los pares adyacentes de microtúbulos se deslicen uno sobre el otro.

**C** Ocurren golpes cortos de deslizamiento en una secuencia coordinada alrededor del anillo y a lo largo de cada par de microtúbulos. El flagelo se dobla cuando el arreglo de su interior se dobla:



**Figura 4.22 Animada** Mecanismo de movimiento de flagelos y cilios eucariontes.



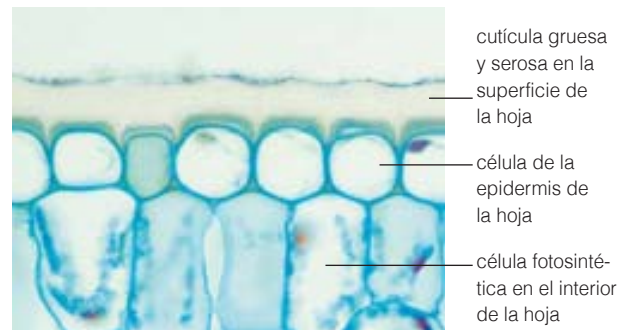
## 4.11 Especializaciones de la superficie celular

- Muchas células secretan materiales que forman una cubierta o matriz fuera de su membrana celular.
- ◀ Vínculos a Tejidos 1.2, Quitina 3.3

### Matrices entre las células y alrededor de ellas

La mayoría de las células de los organismos pluricelulares están rodeadas y organizadas por una mezcla no viva y compleja de proteínas fibrosas y polisacáridos llamada **matriz extracelular**, o **MEC**. Secretada por las células a las cuales rodea, la matriz extracelular soporta y ancla a las células, separa a los tejidos y tiene funciones de comunicación celular. Los distintos tipos de células secretan diferentes tipos de matriz extracelular. Por ejemplo, una matriz extracelular serosa, secretada por las células vegetales, forma la **cutícula**, o cubierta, que protege las superficies expuestas de la planta y limita la pérdida de agua (figura 4.23). La cutícula de los cangrejos, las arañas y otros artrópodos es principalmente de quitina, un polisacárido. La matriz extracelular en los animales suele estar constituida por varios tipos de carbohidratos y proteínas; es la base de la organización tisular, y proporciona soporte estructural. El hueso es principalmente una matriz extracelular compuesta de colágeno, una proteína fibrosa, endurecida por depósitos de minerales.

La pared celular en torno a la membrana celular de las células vegetales es un tipo de matriz extracelular estructuralmente diferente de la pared celular de bacterias y arqueas. Ambos tipos de paredes protegen, sostienen y le dan forma a la célula. También ambos son porosos: el agua y los solutos los atraviesan con facilidad para entrar y salir de la membrana celular. Las células no podrían vivir sin intercambiar estas sustancias con su medio. La



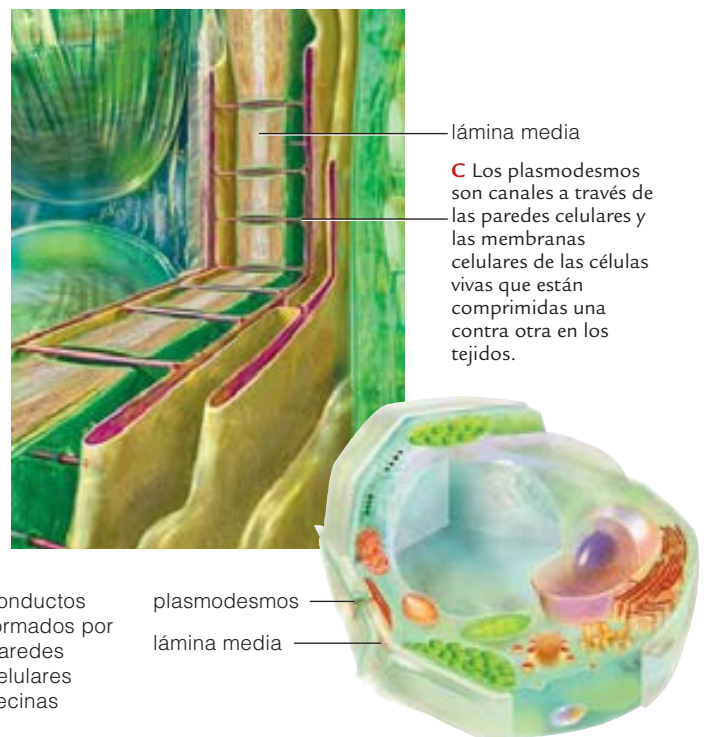
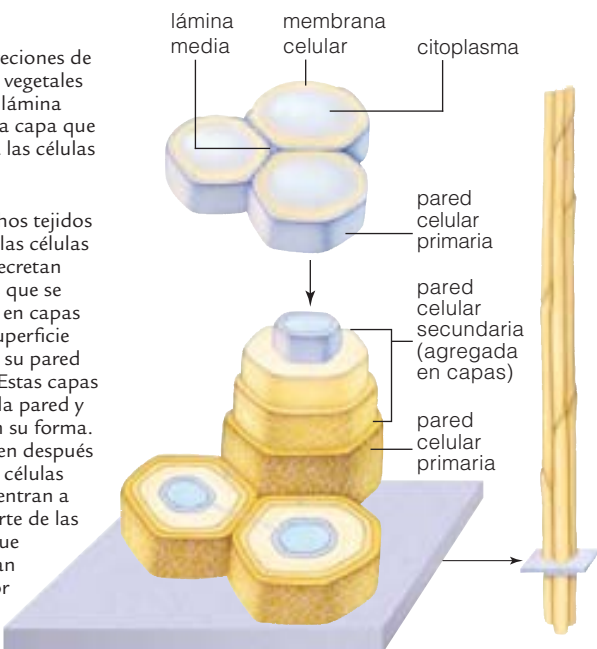
**Figura 4.23 Animada** Matriz extracelular de una planta. Secreción a través de la hoja de una planta, que muestra la cutícula, una cubierta protectora formada por depósitos secretados por células vivas.

pared de la célula vegetal se forma cuando la célula joven secreta pectina y otros polisacáridos sobre la superficie externa de su membrana celular. La cubierta pegajosa se comparte entre células adyacentes, y las une. Cada célula forma entonces una **pared primaria**, secretando tiras de celulosa hacia la cubierta. Parte de la cubierta permanece como lámina media, una capa pegajosa entre las paredes primarias de las células vecinas en las plantas (figura 4.24A).

Por ser delgada y flexible, la pared primaria permite que la célula vegetal en crecimiento aumente de tamaño. Las células que sólo tienen una pared primaria delgada pueden cambiar de forma mientras se desarrollan. En la madurez, las células de algunos tejidos vegetales dejan de crecer y comienzan a secretar material sobre la superficie interna de la pared primaria. Estos depósitos forman una **pared secundaria** firme (figura 4.24B). Uno de los materiales depositados es la **lignina**, un compuesto orgánico que

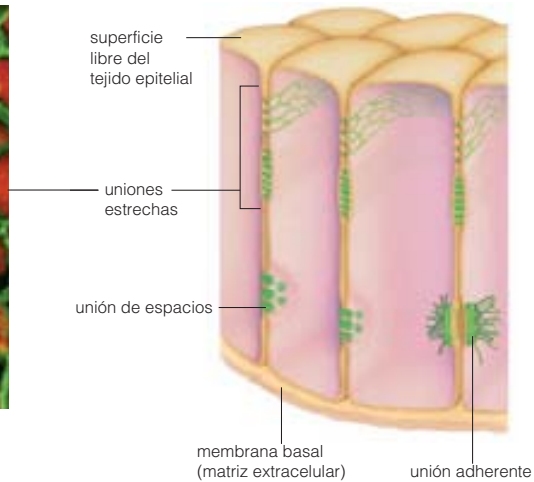
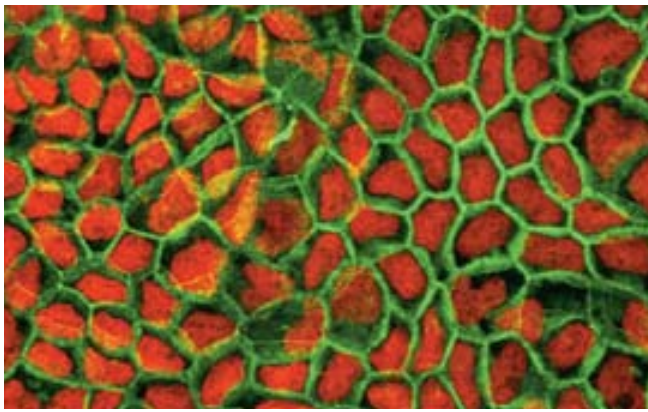
**A** Las secreciones de las células vegetales forman la lámina media, una capa que cementa a las células vecinas.

**B** En muchos tejidos vegetales, las células también secretan materiales que se depositan en capas sobre la superficie interna de su pared primaria. Estas capas refuerzan la pared y mantienen su forma. Permanecen después de que las células mueren y entran a formar parte de las tuberías que transportan el agua por toda la planta.



**C** Los plasmodesmos son canales a través de las paredes celulares y las membranas celulares de las células vivas que están comprimidas una contra otra en los tejidos.

**Figura 4.24 Animada** Algunas características de las paredes de las células vegetales.



**Figura 4.25 Animada** Tres tipos de uniones celulares en tejidos animales: uniones estrechas, uniones de espacios y uniones de adherencia.

En la micrografía, *arriba*, una profusión de uniones estrechas (*verde*) sella las superficies en contacto de membranas de células renales y forma un tejido a prueba de agua. El ADN de cada núcleo de la célula tiene una apariencia *roja*.

constituye hasta 25 por ciento de la pared secundaria de las células en tallos y raíces antiguos. Las partes lignificadas del vegetal son más fuertes, resisten mejor el agua y son menos susceptibles a organismos que atacan a las plantas que los tejidos más jóvenes.

## Uniones celulares

La matriz extracelular no impide que la célula interactúe con otras células del ambiente. En las especies pluricelulares, dicha interacción ocurre a través de las **uniones celulares**, que son estructuras que conectan una célula con otras y con el medio. Las células envían y reciben iones, moléculas, o señales a través de algunas uniones. Otros tipos ayudan a que las células reconozcan a otras y se peguen a ellas y a la matriz extracelular.

En la mayoría de los tejidos animales, las células están conectadas con sus vecinas y con la matriz extracelular por uniones celulares (**figura 4.25**). En los tejidos epiteliales que recubren las superficies del cuerpo y las cavidades internas, filas de proteínas que forman **uniones estrechas** entre las membranas celulares impiden que los líquidos corporales se filtren entre las células adyacentes. Para atravesar estos tejidos, el líquido debe pasar directamente a través

de las células. De este modo, las proteínas de transporte incrustadas en las membranas celulares ayudan a controlar qué iones y moléculas atraviesan el tejido. Por ejemplo, la abundancia de uniones apretadas en el recubrimiento estomacal impide que el líquido ácido escape. Si una infección bacteriana daña este recubrimiento, el ácido y las enzimas pueden erosionar las capas subyacentes y, como resultado, se forma una dolorosa úlcera péptica.

Las **uniones adherentes** compuestas de proteínas de adherencia anclan las células una con otra y a la matriz extracelular. La piel y otros tejidos sometidos a abrasiones o elongaciones tienen muchas uniones adherentes. Éstas también refuerzan los tejidos contráctiles como el músculo cardíaco. Las **uniones de espacios** forman canales que conectan el citoplasma de las células adyacentes, permitiendo así que los iones y las pequeñas moléculas pasen directamente del citoplasma de una célula a otra. Al abrirse y cerrarse estos canales, permiten que regiones enteras de células respondan a un estímulo único. El músculo cardíaco y otros tejidos en que las células realizan una acción coordinada tienen muchos de estos canales de comunicación.

En las plantas, los canales abiertos llamados **plasmodesmos** se extienden a través de paredes celulares conectando el citoplasma de células adyacentes (**figura 4.24C**). Las sustancias como el agua, los nutrientes y las moléculas señalizadoras fluyen con rapidez de una célula a otra a través de estas uniones celulares.

**cutícula** Cobertura que es secretada en la superficie de un cuerpo.

**lignina** Material que hace rígida la pared celular de las plantas vasculares.

**matriz extracelular (MEC)** Mezcla compleja de secreciones celulares; da apoyo a células y tejidos; tiene papeles de señalización celular.

**pared primaria** Primera pared celular de las células vegetales jóvenes.

**pared secundaria** Pared reforzada con lignina que se forma dentro de la pared primaria de una célula vegetal.

**plasmodesmos** Uniones celulares que conectan el citoplasma de células vegetales adyacentes.

**unión adherente** Unión celular compuesta de proteínas de adherencia; ancla las células entre sí y con la matriz extracelular.

**unión celular** Estructura que conecta una célula con otra o con la matriz extracelular.

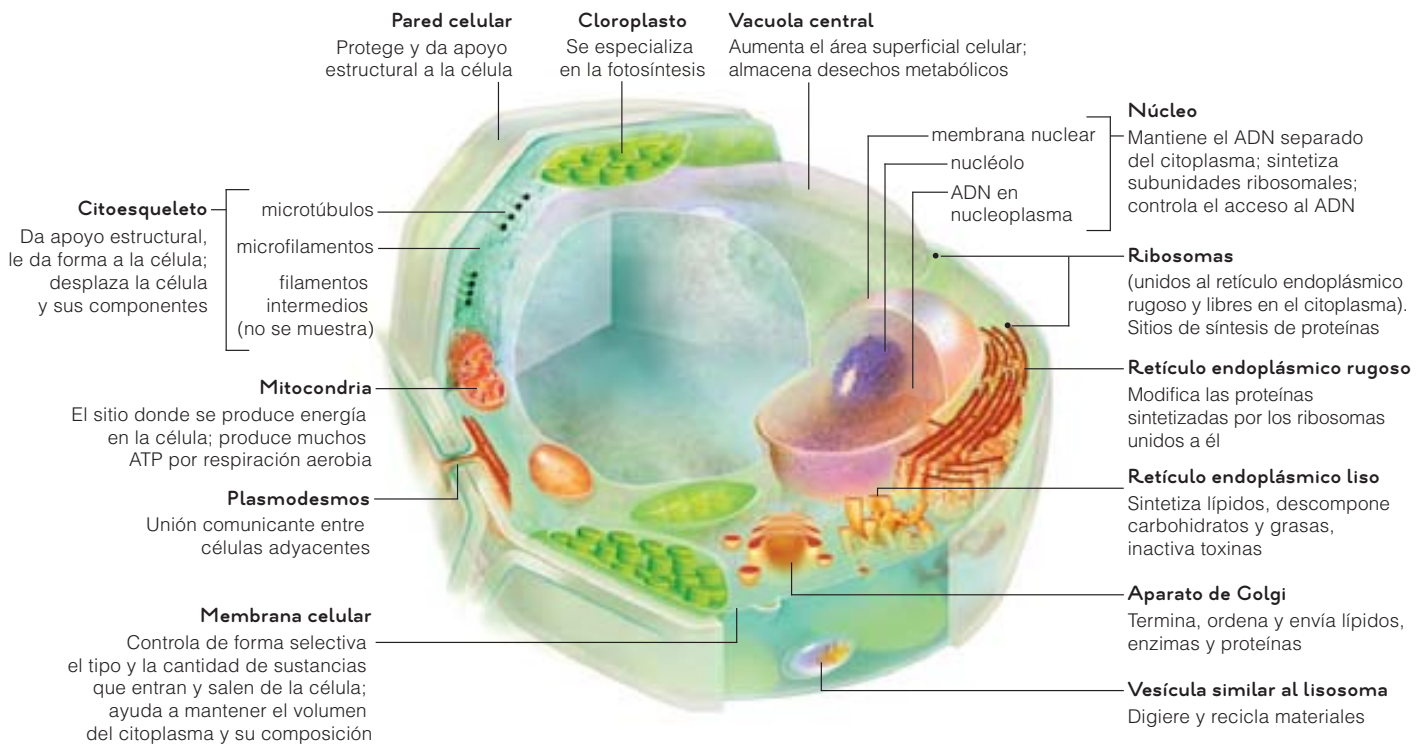
**unión de espacios** Unión celular que forma un canal a través de las membranas celulares de células animales adyacentes.

**uniones estrechas** Arreglos de proteínas fibrosas; unen las células epiteliales e impiden que los líquidos se fuguen entre ellas.

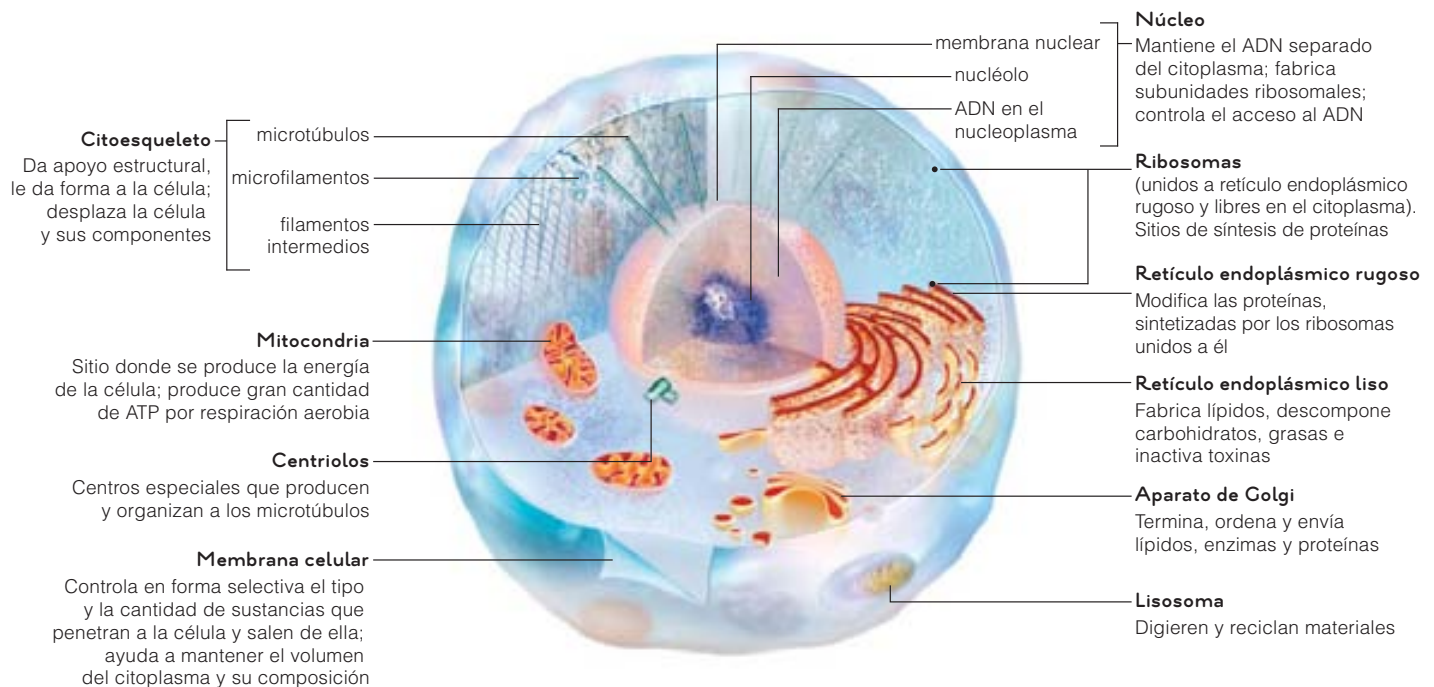
### Para repasar en casa ¿Qué estructuras forman el exterior de las células eucariontes?

- › Las células de muchos protistas, casi todos los hongos y todas las plantas, tienen una pared porosa en torno a la membrana celular. Las células animales carecen de pared.
- › Las secreciones de las células vegetales forman una cutícula serosa que ayuda a proteger las superficies expuestas de las partes blandas de la planta.
- › Las secreciones celulares forman matrices extracelulares entre las células de muchos tejidos.
- › Las células fabrican conexiones estructurales y funcionales entre ellas y con la matriz extracelular en los tejidos.

## 4.12 Resumen visual de los componentes de la célula eucarionte



**A** Componentes típicos de las células vegetales.



**B** Componentes típicos de las células animales.

**Figura 4.26 Animada** Organelos y estructuras típicas de **A** células vegetales y **B** células animales.



- › Definimos la vida describiendo un conjunto de propiedades únicas de los seres vivos.
- ◀ Vínculos a Niveles de organización de los seres vivos 1.2, Homeostasis 1.3, Filosofía de la ciencia 1.9

En este capítulo aprendiste acerca de la estructura de las células, que tienen como mínimo una membrana celular, citoplasma y una región de ADN. La mayoría de las células tiene muchos otros componentes, pero ¿qué es exactamente lo que hace que una célula u organismo formado por ellas tenga vida? Decimos que la vida es una propiedad que surge de los componentes celulares, pero un conjunto de estos componentes en las cantidades y proporciones correctas no necesariamente se encuentra vivo.

Sabemos intuitivamente qué es la “vida”, pero definirla sin ambigüedades es todo un reto, y tal vez resulte imposible. Podemos describir con más facilidad qué es lo que distingue a los seres vivos de los inertes, pero aun eso es difícil. Por ejemplo, los organismos vivos tienen una elevada proporción de biomoléculas, pero también los restos de organismos muertos, como los tienen el carbón y otros combustibles fósiles. Los seres vivos emplean energía para reproducirse, pero los virus de computadora, que desde luego no están vivos, también hacen eso.

Así que ¿cómo describen los biólogos a la vida, ya que se dedican a esa profesión? La respuesta breve es que su mejor descripción de la vida es muy larga. Consta de una lista de propiedades que se asocian con cosas que sabemos que están vivas. Tú ya conoces aproximadamente dos de estas propiedades de los organismos:

1. Sintetizan y emplean las moléculas orgánicas de la vida o biomoléculas.
  2. Constan de una o más células.
- En lo que resta de este libro, explicaremos los detalles de otras propiedades de los seres vivos:
3. Participan en procesos biológicos autosustentables, como el metabolismo y la homeostasis.
  4. Cambian en el transcurso de su vida; por ejemplo, crecen, maduran y envejecen.
  5. Emplean el ADN como su material hereditario.
  6. Tienen la capacidad colectiva de sufrir modificaciones en generaciones sucesivas; por ejemplo, por adaptación a las presiones del entorno.

En conjunto, estas propiedades caracterizan a los seres vivos como diferentes de los seres inertes.

### Para repasar en casa ¿Qué es la vida?

- › Describimos las características de la “vida” en términos de un conjunto de propiedades. Este conjunto es exclusivo de los seres vivos.
- › En los seres vivos, las moléculas de la vida están organizadas a manera de una o más células que participan en procesos biológicos autosustentables.
- › Los organismos emplean ADN como su material hereditario.
- › Los seres vivos sufren modificaciones en el transcurso de su vida y de una a otra generación.

## Temas para meditar (una vez más)

Una medida de seguridad de los alimentos es la esterilización, que por ejemplo mata a *E. coli* O157:H7 y otras bacterias. La carne molida contaminada que es recogida, suele cocinarse o esterilizarse de algún otro modo, y después se procesa para elaborar productos alimenticios. Los cortes de res cruda se esterilizan de manera efectiva al rociarse con amoníaco y molerse para formar una pasta. El producto cárnico resultante suele agregarse a las hamburguesas, la carne molida enlatada, las salchichas, los platillos congelados, los alimentos enlatados y otros artículos que se consumen en restaurantes de comida rápida, hoteles, cadenas restauranteras e instituciones, y que incluso se emplean en los programas de alimentación en las escuelas. La carne de res, de cerdo, de aves, la leche y las frutas esterilizadas por exposición a radiaciones se encuentran ya disponibles en el supermercado. De acuerdo con la ley, los alimentos irradiados deben estar marcados con el símbolo de la izquierda, pero los alimentos esterilizados con productos químicos no



necesitan llevar ningún símbolo en la actualidad. Algunas personas se preocupan de que quizá la esterilización altere los alimentos o deje sustancias químicas nocivas en ellos. Se desconoce si existe algún riesgo para la salud asociado al consumo de alimentos esterilizados.

¿Cómo votarías? Algunos consideran que la manera más segura de proteger de la intoxicación alimenticia al consumidor es esterilizando los alimentos con productos químicos o radiaciones para matar cualquier bacteria que contengan. Otros consideran que es mejor que primero comprobemos que los alimentos no se contaminen. ¿Tú estarías de acuerdo en consumir alimentos esterilizados? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\* Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Secciones 4.1 y 4.2.** La **célula** es la unidad mínima de la vida. Las células difieren en tamaño, forma y función, pero todas tienen una **membrana celular**, **citoplasma**, y una región de ADN que en eucariontes está dentro del **núcleo**. La bicapa de lípidos es el fundamento estructural de la membrana celular, y las membranas de los **organelos**.

La **relación entre la superficie y el volumen** limita el tamaño de la célula. La **teoría celular** establece que todos los organismos constan de una o más células; la célula es la unidad mínima de los seres vivos; cada nueva célula surge de otra preexistente; y ésta transfiere su material hereditario a sus descendientes.



**Sección 4.3** Porque son demasiado pequeñas para distinguirse a simple vista. Empleamos diferentes tipos de microscopios y técnicas para observar las células.



**Sección 4.4** La membrana celular es un mosaico fluido formado por fosfolípidos y proteínas de transparente adherencia y de reconocimiento. Su función es como una barrera de permeabilidad selectiva que separa el entorno interno del externo. Los lípidos están organizados como **bicapa de lípidos**, una doble capa de lípidos en la cual las colas no polares de ambas capas forman un emparedado entre las cabezas polares.

Las membranas de la mayoría de las células pueden describirse como un **mosaico fluido**. Las proteínas asociadas con la membrana efectúan la mayoría de las funciones de membrana. Todas las membranas tienen **proteínas de transporte**. Las membranas celulares también tienen **proteínas receptoras**, **proteínas de adherencia**, enzimas y **proteínas de reconocimiento**.



# Resumen



**Sección 4.5** Las bacterias y las arqueas carecen de núcleo, pero tienen **nucleoides** y **ribosomas**.

Muchas tienen **pared celular**, **flagelos** o **pili**, y **plásmidos**. Las bacterias y otros organismos microbianos a menudo forman **biocapas**, las cuales comparten de manera conjunta.



**Secciones 4.6, 4.7** Las células eucariontes empiezan su vida con organelos recubiertos de membrana, incluyendo un núcleo. El núcleo tiene una **membrana nuclear** de doble membrana en torno al **nucleoplasma**. En el núcleo, las subunidades

ribosomales se encuentran ensambladas en regiones densas llamadas **nucléolos**.



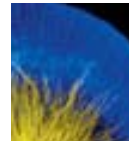
**Sección 4.8** El **sistema de endomembranas** incluye **retículo endoplásmico (RE)** rugoso y liso, **vesículas** y **aparato de Golgi**. Este sistema sintetiza y modifica lípidos y proteínas; también recicla moléculas y partículas, y las desecha. Los

**peroxisomas**, **lisosomas** y **vacuolas** (incluyendo las **vacuolas centrales**) son vesículas.



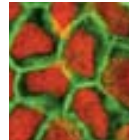
**Sección 4.9** Las **mitocondrias** sintetizan ATP descomponiendo compuestos orgánicos a través de la vía de la respiración aerobia que utiliza oxígeno.

Los **cloroplastos** son **plástidos** que producen azúcares por fotosíntesis.



**Sección 4.10** El **citoesqueleto** incluye **microtúbulos**, **microfilamentos** y **filamentos intermedios**. La **corteza celular** de microfilamentos refuerza las membranas celulares.

Las interacciones entre **proteínas motoras** y microtúbulos dan lugar a **cilios** y flagelos eucariontes. Los **centriolos** dan lugar a microtúbulos y después se transforman en **cuerpos basales**.



**Sección 4.11** La **cutícula** es un ejemplo de **matriz extracelular (MEC)**. Las **paredes primarias** flexibles encierran **paredes secundarias** recubiertas de **lignina**. Las **uniones celulares** conectan a las células entre sí y con la matriz

extracelular. Las **uniones adherentes**, las **uniones de espacios** y las **uniones estrechas** conectan a las células animales. Los **plasmodesmos** conectan a las células vegetales.

**Secciones 4.12, 4.13** Las características de los seres vivos se describen como un conjunto de propiedades. Este conjunto es exclusivo de los seres vivos.

**Tabla 4.3** Resumen de los componentes típicos de las células

Componente celular	Funciones principales	Bacterias, arqueas	Eucariontes			
			Protistas	Hongos	Plantas	Animales
Pared celular	Protección, apoyo estructural	✓*	✓*	✓	✓	No
Membrana celular	Controla las sustancias que entran y salen de la célula	✓	✓	✓	✓	✓
Núcleo	Separa físicamente al ADN del citoplasma	No	✓	✓	✓	✓
ADN	Codifica la información hereditaria	✓	✓	✓	✓	✓
ARN	Transcripción, traducción	✓	✓	✓	✓	✓
Nucléolos	Ensamblaje de subunidades ribosomales	No	✓	✓	✓	✓
Ribosoma	Síntesis de proteínas	✓	✓	✓	✓	✓
Retículo endoplásmico (RE)	Modificación inicial de cadenas de polipéptidos, síntesis de lípidos	No	✓	✓	✓	✓
Aparato de Golgi	Modificación final de proteínas, síntesis de lípidos y empaque de ambos para uso dentro de la célula o exportación	No	✓	✓	✓	✓
Lisosoma	Digestión intracelular	No	✓	✓*	✓*	✓
Mitocondria	Formación de ATP	**	✓	✓	✓	✓
Pigmentos fotosintéticos	Transformación de luz en energía	✓*	✓*	No	✓	No
Cloroplasto	Fotosíntesis; algunos almacenan almidón	No	✓*	No	✓	No
Vacuola central	Aumento del área de la superficie de la célula; almacenamiento	No	No	✓*	✓	No
Flagelo bacteriano	Locomoción en los alrededores líquidos	✓*	No	No	No	No
Flagelo o cilio eucarionte	Locomoción o movimiento en los fluidos circundantes	No	✓*	✓*	✓*	✓
Citoesqueleto	Le da forma a la célula, organización interna; es la base del movimiento celular y, en muchas células, de la locomoción	Rudimentaria***	✓*	✓*	✓*	✓

\* Se sabe que está presente en las células de por lo menos algunos grupos.

\*\* Muchos grupos usan vías que requieren oxígeno (aerobias) para la formación del ATP, pero las mitocondrias no participan.

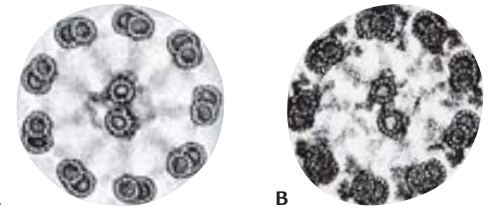
\*\*\* Los filamentos de proteína forman un andamiaje que ayuda a dar apoyo en la pared celular, por lo menos en algunas especies.

## Actividades de análisis de datos

### Las proteínas motoras anormales provocan el síndrome de Kartagener

Una forma anormal de proteína motora llamada dineína provoca el síndrome de Kartagener, un trastorno genético que se caracteriza por infecciones crónicas en los senos nasales y en los pulmones. Las biocapas dan lugar a una mucosidad espesa que se recolecta en las vías respiratorias, y tanto las actividades bacterianas resultantes como la inflamación ocasionan infecciones respiratorias recurrentes que dañan los tejidos.

Las personas afectadas suelen ser infértiles. Los varones pueden producir espermatozoides (figura 4.27) y tener hijos sólo después de que el médico inyecte sus espermatozoides directamente a los óvulos. Repasa la figura 4.22, y después explica de qué modo la dineína anormal podría provocar la infertilidad en los varones.



**Figura 4.27** Corte transversal del flagelo de un espermatozoide de **A** un varón humano afectado por síndrome de Kartagener y **B** un varón no afectado.

### Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- La \_\_\_\_\_ es la unidad mínima de la vida:
- Toda célula desciende de otra célula. Esta idea es parte de:
  - la evolución
  - la teoría de la herencia
  - la teoría celular
  - la biología celular
- Indica si la siguiente declaración es verdadera o falsa. Algunos protistas carecen de núcleo.
- Las membranas celulares constan principalmente de \_\_\_\_\_.
  - una bicapa de carbohidratos y proteínas
  - una bicapa de proteínas y fosfolípidos
  - una bicapa de lípidos y proteínas
- A diferencia de las células eucariontes, las células bacterianas \_\_\_\_\_.
  - carecen de membrana celular
  - tienen ARN, pero carecen de ADN
  - no tienen núcleo
  - a y c
- En una bicapa de lípidos, las \_\_\_\_\_ de todas las moléculas de lípidos forman un emparedado entre todas las \_\_\_\_\_.
  - colas hidrofílicas; cabezas hidrofóbicas
  - cabezas hidrofílicas; colas hidrofílicas
  - colas hidrofóbicas; cabezas hidrofílicas
  - cabezas hidrofóbicas; colas hidrofílicas
- Las enzimas contenidas en \_\_\_\_\_ descomponen los organelos desgastados, las bacterias y otras partículas.
- Ordena las siguientes estructuras de acuerdo a la trayectoria de una proteína secretada.
  - membrana celular
  - aparato de Golgi
  - retículo endoplásmico
  - vesículas post-Golgi
- La principal función del sistema de endomembrana es construir y modificar \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_.
- Indica si la siguiente declaración es verdadera o falsa. La membrana celular es el componente más externo de todas las células. Explica tu respuesta.
- La mayoría de las funciones de membrana son realizadas por \_\_\_\_\_.
  - proteínas
  - fosfolípidos
  - ácidos nucleicos
  - hormonas
- Ninguna célula animal tiene \_\_\_\_\_.
  - membrana celular
  - flagelos
  - lisosoma
  - pared celular
- \_\_\_\_\_ son estructuras que conectan al citoplasma de las células vegetales.
  - Los plasmodesmos
  - Las uniones adherentes
  - Las uniones estrechas
  - a y b
- Relaciona los términos con la descripción más adecuada.

___ mitocondria	a. síntesis de proteína
___ cloroplasto	b. se asocia con los ribosomas
___ ribosoma	c. producción de ATP
___ retículo	d. ordena y envía
___ aparato de Golgi	e. endoplásmico liso
___ retículo endoplásmico rugoso	f. ensambla lípidos

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

- En un episodio clásico de *Star Trek*, una ameba gigante engloba a una nave espacial. El Dr. Spock rompe la célula en pedazos antes de que se reproduzca. Piensa por lo menos en una objeción que un biólogo plantearía respecto a este escenario en particular.
- Una estudiante examina diferentes muestras con un microscopio electrónico de transmisión (TEM). Descubre un organismo unicelular nadando en agua fresca (figura de abajo). ¿Qué estructuras de este organismo puedes identificar? ¿Qué tipo de célula crees que es? Sé tan específico como puedas. Verifica tu respuesta en la sección 20.3.



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Generalidades de las células; relación entre superficie y volumen; microscopios; bicapa de lípidos; proteínas de membrana; estructura bacteriana; organelos eucariontes; la membrana nuclear; sistema de endomembrana; mitocondria; cloroplastos; elementos del citoesqueleto; proteínas motoras; flagelos y cilios eucariontes; paredes de las células vegetales; uniones de células animales.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

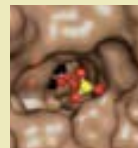
## Conceptos clave

Aquí revisaremos los temas de electrones (sección 2.3), enlaces químicos (2.4), ATP (3,7), proteínas motoras (4.10), solutos (2.5), pared celular vegetal (4.11) cómo emplean los seres vivos la energía (1.2, 1.3), estructura y funcionamiento de proteínas (3.5, 4.6) proteínas de membrana (4.4), vesículas (4.8) reparación en contexto del metabolismo (3.2). Cómo funcionan las enzimas y el efecto de la temperatura (2.5) y el pH (2.6).



### Flujo de energía

Los organismos mantienen su organización cosechando de manera continua energía de su ambiente. El ATP acopla reacciones que liberan energía útil con reacciones que la requieren.



### ¿Cómo funcionan las enzimas?

Las enzimas incrementan tremendamente la velocidad de las reacciones metabólicas. Los cofactores ayudan a las enzimas, y los factores del ambiente, como la temperatura, la salinidad y el pH, influyen en el funcionamiento enzimático.



# 5 Fundamentos del metabolismo

## 5.1 Brindemos por la deshidrogenasa alcohólica

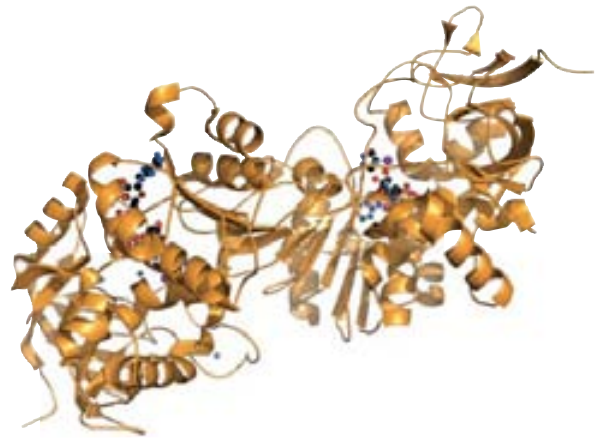
La próxima vez que alguien te inviten a tomar una copa, detente un momento y piensa en las células de tu cuerpo que te desintoxican del alcohol. No importa si la persona bebe una botella de cerveza, una copa de vino o 42.6 ml de vodka. Cada una de estas bebidas contiene la misma cantidad de alcohol, o de manera más precisa, etanol. Las moléculas de etanol pasan con rapidez del estómago e intestino delgado a la sangre. La mayor parte de etanol llega al hígado, que es un gran órgano ubicado en el abdomen. El hígado cuenta con un número impresionante de enzimas. Una de ellas, llamada deshidrogenasa alcohólica, ayuda al cuerpo a liberarse del etanol y otras toxinas (figura 5.1).

El etanol daña el hígado: por una parte, al descomponerse, se producen moléculas que dañan directamente las células hepáticas, de modo que a medida que la persona bebe más, queda un menor número de células hepáticas para realizar la descomposición de este producto. El etanol también interfiere con los procesos normales del metabolismo. Por ejemplo, el oxígeno que normalmente participaría en la descomposición de ácidos grasos se desvía para descomponer el etanol, de modo que la grasa tiende a acumularse a manera de grandes glóbulos en los tejidos de las personas que beben alcohol en exceso. Un resultado común de este tipo de interferencia es la hepatitis alcohólica, enfermedad que se caracteriza por la inflamación y destrucción del tejido hepático. A largo plazo, beber mucho alcohol también conduce a cirrosis o formación de tejido cicatricial en el hígado (el término cirrosis proviene del griego *cirros*, que significa “de color naranja”, debido al color anormal de la piel de las personas que padecen esta enfermedad).

Tarde o temprano, el hígado de una persona que bebe mucho alcohol deja de funcionar bien y esto produce consecuencias muy graves para la salud. El hígado es la mayor glándula del cuerpo humano y tiene funciones muy importantes. Además de la descomposición de grasas y toxinas, ayuda a regular el nivel de azúcar en la sangre y fabrica proteínas esenciales para la coagulación sanguínea, la función inmune y para preservar el balance de solutos en los líquidos corporales.

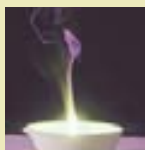
Beber alcohol en exceso puede ser peligroso también a corto plazo. Beber en exceso, en ocasiones, es un comportamiento destructivo que consiste en consumir gran cantidad de alcohol en un breve tiempo; actual-

mente es el problema más grave en los campus universitarios en relación con las drogas en Estados Unidos. Decenas de miles de estudiantes no graduados han sido encuestados recientemente acerca de sus hábitos de bebida. Más de la mitad de ellos reportan que regularmente consumen cinco o más bebidas alcohólicas en un periodo de dos horas.



**Figura 5.1** Metabolismo del alcohol. La deshidrogenasa alcohólica ayuda al cuerpo a descomponer algunos alcoholes tóxicos, como el etanol. Esta enzima hace posible que el ser humano consuma cerveza, vino y otras bebidas alcohólicas.

Beber en exceso en periodos cortos hace mucho más que dañar el hígado de la persona. Además de aproximadamente 500 000 lesiones relacionadas con accidentes automovilísticos, 600 000 asaltos realizados por estudiantes intoxicados con alcohol, 100 000 casos de violaciones en citas y 400 000 incidencias de sexo sin protección entre estudiantes, beber mucho alcohol en periodos breves se relaciona con la muerte de más de 1700 estudiantes universitarios al año. El etanol es tóxico: si introduces más a tu cuerpo de lo que tus enzimas pueden descomponer, podrías morir. Tras citar este ejemplo como reflexión, te invitamos a aprender cómo y por qué las células de tu cuerpo descomponen los compuestos orgánicos, incluyendo moléculas tóxicas como el etanol.



### La naturaleza del metabolismo

Las rutas metabólicas son secuencias de reacciones mediadas enzimáticamente y que requieren energía. A

través de ellas, se sintetiza, se convierte y se desecha material en la célula. Los controles que rigen los pasos de las rutas metabólicas son capaces de modificar con rapidez la actividad celular.



### Desplazamiento de líquidos

El desplazamiento de sustancias a través de las membranas depende de gradientes direccionales. El agua tiende

a difundirse selectivamente a través de membranas permeables, incluyendo las membranas de las células, para llegar a regiones donde la concentración de soluto es más alta.



### Tráfico a través de la membrana

Las proteínas del transporte que trabajan a favor o en contra de los gradientes ajustan o mantienen

las concentraciones de soluto. Grandes paquetes de sustancias se desplazan a través de la membrana mediante los procesos de endocitosis y exocitosis.



## 5.2 La energía y el mundo de los seres vivos

- › Las células pueden sintetizar las moléculas de la vida gracias al suministro de energía.
- ◀ Vínculos a Organización de la vida 1.2, Energía 1.3, Leyes de la naturaleza 1.9, Enlace químico 2.4, ATP 3.7

### La energía se dispersa

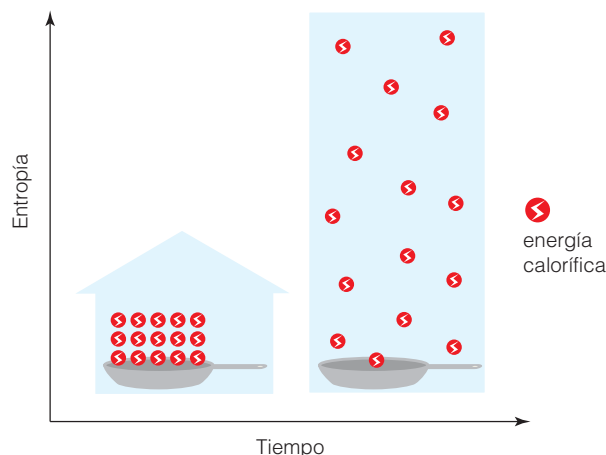
Definimos **energía** como la capacidad para realizar trabajo, aunque esta definición no es muy satisfactoria. Incluso, los físicos brillantes que la estudian no pueden decir con exactitud qué es la energía. Sin embargo, aunque carezcamos de una definición perfecta, tenemos una idea intuitiva simplemente al pensar qué es la energía en las formas conocidas de la misma, como la luz, el calor, la electricidad y el movimiento. También entendemos intuitivamente que un tipo de energía puede transformarse en otro. Piensa en la manera en que un foco cambia la electricidad en luz o en la manera en que un automóvil cambia la gasolina en energía de movimiento, que también se llama **energía cinética** (figura 5.2).

El estudio formal del calor y otras formas de energía se llama termodinámica (*thermo* es la palabra griega para “calor”; *dinam* significa “energía”). Al realizar mediciones cuidadosas, los investigadores de la termodinámica descubrieron que la cantidad total de energía antes y después de su conversión siempre es la misma. En otras palabras, la energía no se crea ni se destruye: fenómeno que llamamos **primera ley de la termodinámica**. Recuerda que una ley de la naturaleza describe lo que ocurre de manera constante, pero la explicación que damos de por qué ocurre es incompleta (sección 1.9).

La energía también tiende a dispersarse, hasta que todas las partes de un sistema contienen la misma cantidad de energía. Por ejemplo, en la cocina el calor siempre fluye de una sartén caliente hacia el aire frío hasta que la temperatura de ambos se iguala. Nunca observamos que el aire frío aumente la temperatura de la sartén caliente. La **entropía** es una medida de la cantidad de energía que se dispersa en determinado sistema. Empleemos



**Figura 5.2** Demostración de un tipo conocido de energía: el movimiento o energía cinética.



**Figura 5.3** Entropía. La entropía tiende a aumentar, pero la cantidad total de energía en un sistema siempre es la misma.

la sartén caliente en la cocina fría como ejemplo de un sistema. Mientras el calor fluye de la sartén hacia el aire, la entropía del sistema aumenta (figura 5.3). La entropía continúa en aumento hasta que el calor queda distribuido equitativamente en toda la cocina, y ya no hay un flujo neto (o total) de calor de un área a otra. El sistema alcanza así su máximo de entropía respecto al calor. La tendencia de la entropía de aumentar es la **segunda ley de termodinámica**. Es simplemente una manera elegante de decir que la energía tiende a diseminarse espontáneamente.

Los biólogos emplean el concepto de entropía en su aplicación en el enlace químico porque el flujo de energía en los seres vivos ocurre principalmente a través de la formación y destrucción de enlaces químicos. ¿Cómo se relaciona la entropía con el enlace químico? Pensemos al respecto en términos de movimiento. Dos átomos no enlazados pueden vibrar, girar y rotar en cualquier dirección, de modo que tienen alta entropía respecto al movimiento. Un enlace covalente entre los átomos restringe su movimiento, de modo que pueden moverse en menos maneras que antes de enlazarse. De este modo, la entropía de dos átomos se reduce cuando se forma un enlace entre ellos. Estos cambios de la entropía son, en parte, el motivo por el cual algunas reacciones ocurren espontáneamente, mientras que otras requieren suministro de energía, como veremos en la siguiente sección.

### El flujo unidireccional de la energía

El trabajo ocurre como resultado de una transferencia de energía. Por ejemplo, la síntesis de ATP es trabajo, de modo que requiere energía. Una célula vegetal puede hacer este trabajo transfiriendo energía del ambiente (luz) a las moléculas que emplean la energía para sintetizar ATP. Esta transferencia, en particular, incluye una transformación de energía (la energía luminosa se transforma en energía química). La mayoría de los demás tipos de trabajo celular ocurren gracias a la transferencia de energía química de una molécula a otra. Por ejemplo, las células sintetizan glucosa transfiriendo energía química del ATP a otras moléculas.



**Figura 5.4** Se requieren más de 4536 kg de frijol de soya y maíz para criar un becerro de 453 kg de peso. ¿A dónde van las otras 4083 kg? Cerca de la mitad del alimento del becerro no es digerible. El cuerpo del animal descompone las moléculas de la mitad restante para acceder a la energía almacenada en los enlaces químicos de las mismas. Sólo alrededor de 15 por ciento de esa energía se emplea para transformarla en masa corporal. El resto se pierde a manera de calor durante las conversiones de energía.

A medida que aprendes acerca de estos procesos, recuerda que cada vez que se transfiere energía se dispersa un poco de ella. La energía perdida en la transferencia suele ser energía calorífica. Como ejemplo sencillo, un foco incandescente típico transforma en luz aproximadamente 5 por ciento de la energía de la electricidad. El 95 por ciento restante de la energía se convierte en el calor que se irradia del foco.

El calor dispersado no es muy útil para realizar trabajo, y no se convierte con facilidad en una forma útil de energía (como la electricidad). Puesto que algo de la energía de cada transferencia se dispersa a manera de calor, y éste no es útil para realizar trabajo, podemos decir que la cantidad total de energía disponible para realizar trabajo en el Universo siempre va en disminución.

¿Constituye la vida una excepción a este flujo inevitable? Un cuerpo organizado no sufre dispersión. La energía se concentra en cada nuevo organismo conforme las moléculas de la vida se organizan para formar células. No obstante, los seres vivos usan energía de manera constante para crecer, moverse, obtener nutrientes, reproducirse, etc. Ocurren pérdidas inevitables durante las transferencias de energía necesarias para preservar la vida (figura 5.4). A menos que algunas de estas pérdidas se repongan con energía procedente de otra fuente, la organización compleja de los seres vivos terminaría.

La mayor parte de la energía que sirve de combustible a los seres vivos de la Tierra proviene del sol. En nuestro mundo, la energía fluye del sol, pasando de los productores a los consumidores (figura 5.5). Durante este recorrido, la energía es transferida

**energía** Capacidad para realizar trabajo.

**energía cinética** Energía del movimiento.

**energía potencial** Energía almacenada.

**entropía** Medida de la cantidad de energía que se dispersa en un sistema.

**primera ley de la termodinámica** La energía no se crea ni se destruye.

**segunda ley de la termodinámica** La energía tiende a dispersarse de manera espontánea.



### Entrada de energía

La energía solar llega a los ambientes de la Tierra. Los productores que se encuentran en esos ambientes capturan parte de la energía y la transforman en otras formas que sirven para realizar trabajo celular.

### Desprendimiento de energía

En cada conversión escapa algo de energía hacia el ambiente, principalmente a manera de calor. Los seres vivos no emplean el calor para realizar trabajo celular, de modo que el flujo de la energía es unidireccional.

**Figura 5.5 Animada** La energía fluye del ambiente hacia los organismos vivos y después regresa al ambiente. Este flujo da lugar a un reciclaje de materiales entre productores y consumidores.

muchas veces. En cada transferencia, algo de la energía escapa a manera de calor hasta que tarde o temprano toda ella se dispersa permanentemente. Sin embargo, la segunda ley de la termodinámica no nos dice cuán rápido ocurre esta dispersión. Los enlaces químicos se resisten a la dispersión espontánea de energía. La energía de los enlaces químicos es un tipo de **energía potencial**, porque puede almacenarse. Piensa en todos los enlaces en las innumerables moléculas que constituyen tu piel, corazón, hígado, líquidos corporales y otras partes de tu cuerpo. Los enlaces mantienen unidas a esas moléculas y a ti mismo, al menos por el momento.

### Para repasar en casa ¿Qué es la energía?

- › La energía es la capacidad para realizar trabajo. Puede transferirse entre sistemas o transformarse de una a otra forma, pero no se crea ni se destruye.
- › La energía se dispersa espontáneamente.
- › Se pierde algo de energía durante cada transferencia o conversión.
- › Los organismos pueden mantener su organización compleja sólo mientras puedan reponer su energía perdida obteniéndola de otro sitio.

## 5.3 La energía en las moléculas de la vida

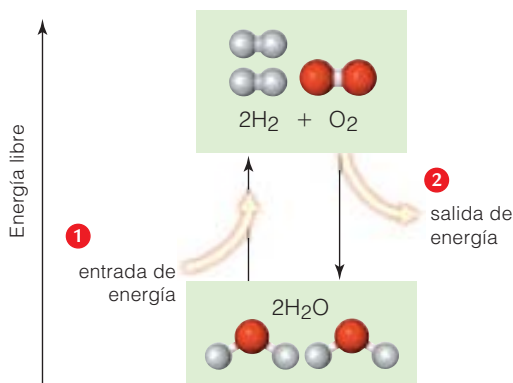
- › Todas las células almacenan energía en los enlaces químicos de las moléculas de la vida y la recuperan de ellos.
- › El ATP tiene funciones de portador de energía en las reacciones celulares.
- ◀ Vínculos a Enlace 2.4, Carbohidratos 3.3, Nucleótidos 3.7

### Entrada y salida de energía

Las células almacenan energía en enlaces químicos y tienen acceso a la energía almacenada en estos enlaces cuando los rompen. Ambos procesos modifican las moléculas. Cualquier proceso por el cual ocurre un cambio químico de este tipo se llama **reacción**.

En el curso de una reacción, uno o más **reactivos** (moléculas que participan en la reacción) se transforman en uno o más **productos** (moléculas que quedan al finalizar la reacción). Pueden formarse moléculas intermedias entre los reactivos y los productos. Una reacción química se representa mediante una ecuación en la cual una flecha señala de reactivos hacia productos (figura 5.6). El número que se coloca antes de la fórmula química en la ecuación indica el número de moléculas. Los átomos cambian de posición en la reacción, pero no desaparecen. El mismo número de átomos que inicia la reacción permanece al finalizar ésta.

Todo enlace químico contiene energía, y la cantidad de ésta depende de los elementos que forman parte del enlace. Por ejemplo, el enlace covalente entre los átomos de oxígeno e hidrógeno en cualquier molécula de agua siempre contiene la misma cantidad de energía. Ésta es la cantidad de energía necesaria para que se rompa el enlace y también es la cantidad de energía que se libera cuando se forma el enlace. Tanto la energía del enlace como la entropía contribuyen a la energía libre de la molécula, la cual es la cantidad de energía disponible (libre) para realizar trabajo.

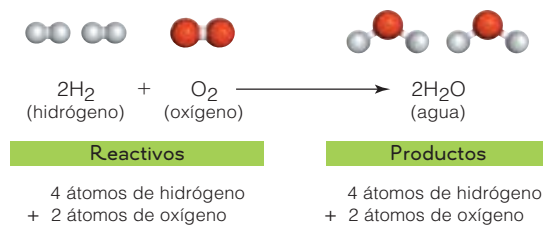


**Figura 5.7** Entrada y salida de energía en reacciones químicas.

- 1 Las reacciones endergónicas transforman moléculas de energía más baja a moléculas de energía más alta, de modo que requieren suministro neto de energía para poder realizarse.
- 2 Las reacciones exergónicas transforman las moléculas de más alta energía en moléculas de menor energía, de modo que terminan con una salida neta de energía.

›› **Adivina:** ¿Qué ley de la termodinámica explica la manera en que la energía entra y sale en una reacción química?

Respuesta: La primera ley.



**Figura 5.6 Animada** Contabilidad química. En ecuaciones que representan reacciones químicas, los reactivos se escriben a la izquierda de la flecha que señala hacia los productos. El número antes de una fórmula indica el número de moléculas. La posición de los átomos cambia durante la reacción, pero nunca desaparecen: el mismo número de átomos que inicia la reacción permanece al finalizar ésta.

En la mayoría de las reacciones, la energía libre de los reactivos difiere de la energía libre de los productos (figura 5.7). Las reacciones en las cuales los reactivos tienen menos energía libre que los productos no proceden sin un suministro neto de energía. Este tipo de reacciones se llama **endergónicas**, lo que significa “con entrada de energía” 1. En otras reacciones, los reactivos tienen más energía libre que los productos y por eso reciben el nombre de **exergónica**, que significa “con salida de energía”, porque al finalizar las mismas se produce una liberación neta de energía libre 2. Las células acceden a la energía libre de las moléculas efectuando reacciones exergónicas. Un ejemplo es el proceso general de la respiración aerobia, que transforma la glucosa y el oxígeno en dióxido de carbono y agua, y constituye una producción neta de energía.

### Por qué la Tierra no se incendia

Las moléculas de la vida liberan energía al combinarse con oxígeno. Por ejemplo, piensa en la manera en que una chispa provoca que se queme la madera seca en una hoguera. La madera es principalmente celulosa, carbohidrato que consta de cadenas largas de unidades de glucosa repetidas. La chispa inicia una reacción que transforma la celulosa de la madera y el oxígeno del aire en agua y dióxido de carbono. La reacción es exergónica y libera suficiente energía para que se inicie la misma reacción con otra molécula de celulosa y de oxígeno. Por eso, la hoguera continúa quemándose una vez encendida.

**ATP** Adenosín trifosfato; portador de energía que acopla las reacciones endergónicas y exergónicas en las células.

**ciclo de ATP/ADP** Proceso por el cual las células generan ATP. El ADP se forma cuando el ATP pierde un grupo fosfato, después se forma ATP de nuevo cuando el ADP gana un grupo fosfato.

**endergónica** Tipo de reacción que requiere suministro neto de energía libre para realizarse.

**energía de activación** Cantidad mínima de energía necesaria para iniciar una reacción.

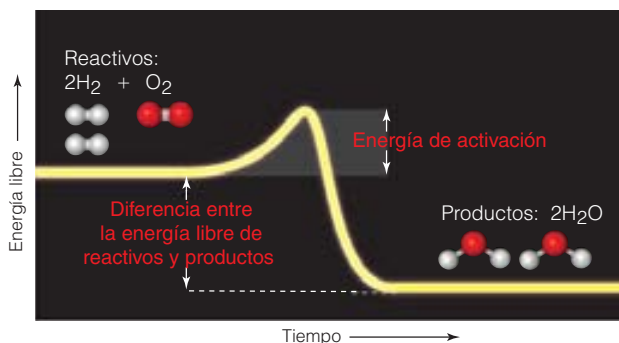
**exergónica** Tipo de reacción que produce liberación neta de energía libre.

**fosforilación** Adición de un grupo fosfato a una molécula; que ocurre por transferencia de un grupo fosfato de una molécula donadora como el ATP.

**producto** Molécula que permanece al final de una reacción.

**reacción** Proceso de cambio químico.

**reactivo** Molécula que participa en una reacción.



**Figura 5.8 Animada** La energía de activación. La mayoría de las reacciones no se inician sin un suministro de energía de activación, que en este caso se muestra como un máximo en la curva de la energía. En este ejemplo, los reactivos tienen más energía que los productos. La energía de activación impide que ésta y otras reacciones exergónicas se inicien de manera espontánea.

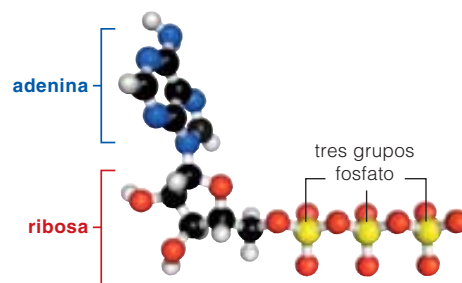
La Tierra es rica en oxígeno y en reacciones exergónicas potenciales. Entonces, ¿por qué no arde en llamas? Afortunadamente, se requiere energía para romper los enlaces químicos de los reactivos, aun en reacciones exergónicas. La **energía de activación** es la cantidad mínima de energía necesaria para que una reacción química se inicie (figura 5.8). La energía de activación es como una colina que los reactivos deben subir antes de poder bajar por el otro lado de la misma para dar lugar a los productos.

Las reacciones endergónicas y exergónicas tienen ambas una energía de activación, aunque ésta varía de acuerdo con cada reacción. Consideremos la nitrocelulosa, un derivado altamente explosivo de la celulosa. Accidentalmente, Christian Schönbein descubrió cómo fabricarla al emplear el delantal de algodón de su esposa para recoger el ácido nítrico derramado sobre la mesa de su cocina y colgarlo después junto al horno. ¡El delantal explotó! Schönbein era un químico del siglo XIX e inmediatamente se le ocurrió fabricar nitrocelulosa (pólvora de algodón) como explosivo para armas de fuego, pero este material resultó ser demasiado inestable para ser manufacturado. Se requiere muy poca energía de activación para que la pólvora de algodón reaccione con oxígeno, por lo cual tiende a explotar de manera inesperada. ¿El sustituto? La pólvora, que tiene una energía de activación más alta para reaccionar con el oxígeno.

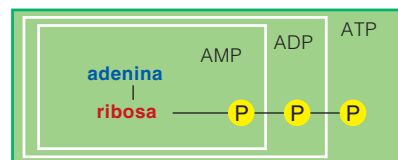
## ATP: la moneda energética de la célula

**ATP** Las células realizan reacciones que requieren energía con reacciones que la liberan. A menudo, el ATP y otros nucleótidos forman parte de ese proceso. El ATP, o adenosín trifosfato, tiene funciones de portador de energía y acepta la energía que liberan las reacciones exergónicas para aportarla posteriormente a reacciones endergónicas. El ATP es la principal moneda corriente de la economía energética de la célula, de modo que emplearemos un dibujo de moneda para representarlo.

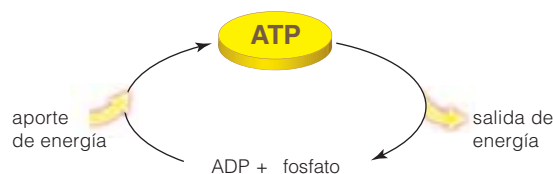
El ATP es un nucleótido que tiene tres grupos fosfato (figura 5.9A). Los enlaces que mantienen unidos a estos grupos fosfato son de alta energía. Cuando se transfiere un grupo fosfato del ATP



**A** Estructura del ATP.



**B** Cuando el ATP pierde un grupo fosfato, el nucleótido se transforma en ADP (adenosín difosfato); después de perder dos grupos fosfato, se transforma en AMP (adenosín monofosfato).



**C** El ATP se forma por reacciones endergónicas. El ADP se forma nuevamente cuando se transfiere energía del ATP a otra molécula junto con un grupo fosfato. La energía de esta transferencia sirve para que la célula funcione.

**Figura 5.9** El ATP, la moneda energética de las células.

a otra molécula, se transfiere energía junto con él. Este aporte de energía es el necesario para que se realice una reacción endergónica. La transferencia de grupo fosfato se llama **fosforilación**.

Las células usan constantemente el ATP para realizar reacciones endergónicas, de modo que tienen que reponerlo de manera constante. Cuando el ATP pierde un fosfato, se forma el ADP (adenosín difosfato) (figura 5.9B). El ATP se forma de nuevo cuando el ADP se une con un fosfato en una reacción endergónica. El ciclo en que se usa el ATP y se repone se llama **ciclo ATP/ADP** (figura 5.9C).

### Para repasar en casa ¿Cómo usan la energía las células?

- ▶ Las células almacenan y recuperan energía sintetizando y rompiendo enlaces químicos.
- ▶ La energía de activación es la cantidad mínima de energía necesaria para que una reacción química se inicie.
- ▶ Las reacciones endergónicas no pueden realizarse sin un suministro neto de energía. Las reacciones exergónicas liberan energía neta.
- ▶ Los portadores de energía como el ATP acoplan las reacciones exergónicas con las endergónicas.

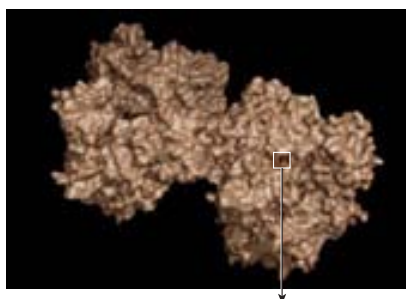


## 5.4 ¿Cómo funcionan las enzimas?

- › Las enzimas permiten que determinadas reacciones ocurran mucho más rápido de lo que se realizarían por sí solas.
- ◀ Vínculos a Temperatura 2.5, pH 2.6, Estructura de las proteínas 3.5, Desnaturalización 3.6

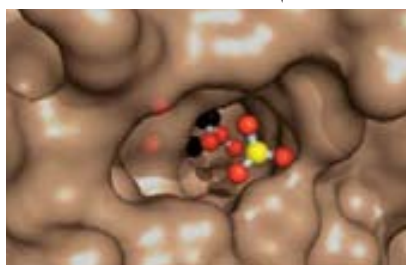
Quizá transcurran varios siglos para que el azúcar pueda descomponerse en dióxido de carbono y agua por sí solo; sin embargo, esta misma transformación se realiza en segundos en las células de tu organismo. La presencia de enzimas marca toda la diferencia. Mediante el proceso llamado **catálisis** una enzima hace que una reacción se efectúe mucho más rápido que lo que ocurriría por sí sola. La enzima no se modifica al participar en la reacción, de modo que puede utilizarse de manera repetida.

La mayoría de las enzimas son proteínas, pero algunas son ARN. Cada tipo reconoce a reactivos específicos, o **sustratos**, y los altera de cierto modo. Por ejemplo, la enzima hexocinasa agrega un grupo fosfato al grupo hidroxilo sobre el sexto carbono de la glucosa. Esta especificidad se debe a que las cadenas de polipéptido de la enzima se repliegan formando uno o más **sitios activos**, que son sitios donde los sustratos se enlazan y donde se efectúan las reacciones (figura 5.10). Un sitio activo es complementario en su forma, tamaño, polaridad y carga al sustrato de la enzima. Este ajuste es el motivo por el cual cada enzima actúa de manera específica sobre sustratos específicos.



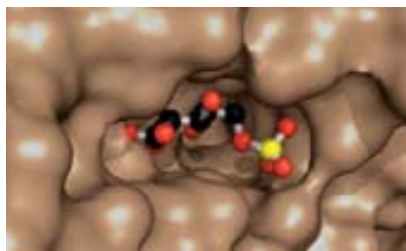
sitio activo  
enzima

**A** Como ocurre con otras enzimas, los sitios activos de la hexocinasa se enlazan con sustratos específicos y los modifican. A la izquierda se muestra un modelo de toda la enzima.



reactivo(s)

**B** En el acercamiento se ve una molécula de glucosa y un grupo fosfato que se encuentran en el sitio activo de la enzima. El microambiente de ese sitio favorece una reacción entre las dos moléculas de sustrato.



producto(s)

**C** En este caso, la glucosa se ha enlazado con el fosfato. El producto de esta reacción, la glucosa 6-fosfato, se muestra alejándose del sitio activo.

**Figura 5.10** Un ejemplo de un sitio activo. Éste se encuentra en la hexocinasa, enzima que fosforila la glucosa y otros azúcares de seis carbonos.



**Figura 5.11 Animada** La enzima aumenta la velocidad de una reacción al reducir su energía de activación.

›› **Adivina:** ¿Es una reacción endérgica o exérgica?  
Respuesta: Exérgica

Al hablar de energía de activación, en realidad nos referimos a la energía necesaria para que se rompan los enlaces de los reactivos. Dependiendo de la reacción, esa energía puede obligar a que los sustratos se acerquen, que sus cargas se distribuyan o provocar algún otro cambio. Ese cambio da lugar a un estado de transición en el cual los enlaces del sustrato llegan hasta el punto de ruptura y, a partir de ahí, la reacción se realiza espontáneamente para dar el producto. Las enzimas ayudan a alcanzar el estado de transición al reducir la energía de activación (figura 5.11). Para ello, siguen cuatro mecanismos, que funcionan de manera sola o concertada.

**Ayudan a los sustratos a unirse** El enlace en un sitio activo permite que dos o más sustratos queden muy cercanos. A medida que se encuentran más cerca uno de otro, tienen más probabilidades de reaccionar.

**Orientar los sustratos en posiciones que favorecen la reacción** Por sí solos, los sustratos chocarían de manera aleatoria. En contraste, cuando se enlazan con un sitio activo, se alinean adecuadamente para reaccionar.

### Inducción de un ajuste entre la enzima y el sustrato

De acuerdo con el **modelo de ajuste inducido**, el sitio activo de la enzima no es totalmente complementario con el sustrato. Al interactuar con la molécula de sustrato, la enzima cambia de forma, de modo que el ajuste entre ellos mejora. El ajuste mejorado quizá dé lugar a un enlace más fuerte entre enzima y sustrato o permita que el sustrato alcance más rápido su estado de transición.

**antioxidante** Sustancia que impide que las moléculas reaccionen con oxígeno.

**catálisis** Aceleración de una velocidad de reacción por una molécula que no se modifica al participar en la reacción.

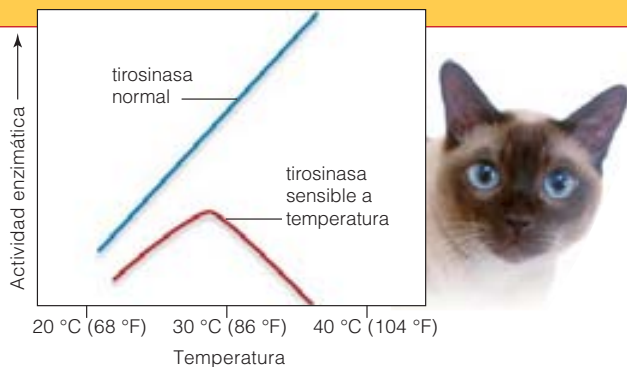
**coenzima** Molécula orgánica que es un cofactor.

**cofactor** Ion metálico o coenzima que se asocia con una enzima y es necesario para su funcionamiento.

**modelo de ajuste inducido** Al enlazarse el sustrato con un sitio activo mejora el ajuste entre ambos.

**sitio activo** Región de una enzima similar a una bolsa, en la cual los sustratos se enlazan y ocurre la reacción.

**sustrato** Molécula sobre la cual actúa una enzima de manera específica.



**Figura 5.12 Animada** Las enzimas y la temperatura. La tirosinasa participa en la producción de melanina, un pigmento negro en las células de la piel. La forma de esta enzima en los gatos siameses no se encuentra activa por encima de 30 °C (86 °F), de modo que las partes más cálidas del cuerpo del gato presentan menos melanina, por lo que su piel es más clara.

**Expulsión de las moléculas de agua** El metabolismo ocurre en líquidos disueltos en agua, pero las moléculas del agua pueden interferir con ciertas reacciones. Los sitios activos de algunas enzimas repelen el agua, impidiendo que esté cerca mientras se efectúa la reacción.

### Efectos de la temperatura, el pH y la salinidad

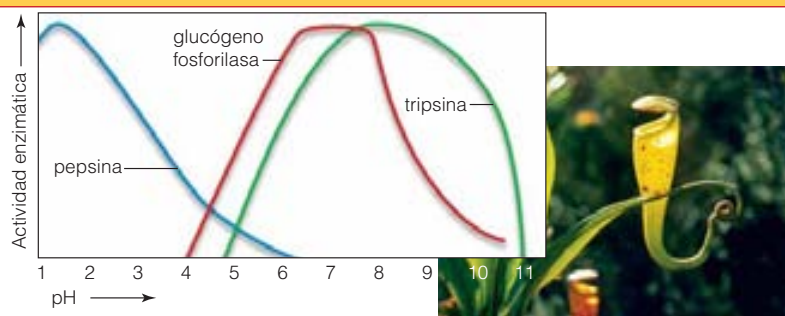
Agregar energía en forma de calor aumenta la energía libre, y por este motivo el movimiento de las moléculas se incrementa con la temperatura. A medida que la energía libre de los reactivos es mayor, la reacción se encuentra más cerca de su energía de activación. De este modo, la velocidad de una reacción enzimática de manera típica aumenta con la temperatura. Sin embargo, esa regla sólo es válida hasta cierto punto. La enzima se desnaturaliza por encima de una temperatura característica. A continuación, la velocidad de reacción desciende marcadamente a medida que la forma de la enzima cambia y deja de funcionar (figura 5.12).

La tolerancia de las enzimas al pH es variable. La mayoría de las enzimas del cuerpo humano tienen un pH óptimo entre 6 y 8. Por ejemplo, la molécula de hexocinasa de la figura 5.10A tiene más actividad en regiones del intestino delgado donde hay un pH alrededor de 8. Algunas enzimas funcionan fuera del rango típico de pH. La enzima pepsina sólo funciona en el líquido estomacal para descomponer las proteínas de los alimentos. Este líquido es muy ácido con un pH cercano a 2 (figura 5.13).

La actividad de una enzima también depende de la cantidad de sal en el líquido circundante. Cuando hay demasiada sal o muy poca, se alteran los enlaces de hidrógeno que mantienen la forma tridimensional de la enzima.

### Ayuda de cofactores

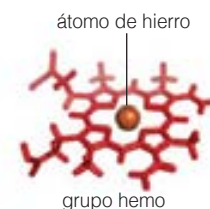
Los **cofactores** son átomos o moléculas (distintas de proteínas) que se asocian con las enzimas y son necesarios para su funcionamiento. Algunos son iones metálicos. Las moléculas orgánicas que son cofactores se llaman **coenzimas**. La vitamina C es una coenzima, y muchas vitaminas B se remodelan para dar coenzimas.



**Figura 5.13** Las enzimas y el pH. A la izquierda, manera en que el pH afecta tres enzimas. A la derecha, las plantas carnívoras del género *Nepenthes* crecen en hábitats pobres en nitrógeno; secretan ácidos y enzimas que digieren proteínas en una copa llena de líquido que es una hoja modificada. Las enzimas liberan el nitrógeno de los insectos que son atraídos por el olor del líquido y se ahogan en él. Una de estas enzimas funciona mejor a pH 2.6.

Las coenzimas de algunas reacciones están fuertemente enlazadas con una enzima. En otros casos, participan como moléculas aparte. A diferencia de las enzimas, muchas coenzimas se modifican mediante su participación en una reacción. De manera típica se regeneran en otras reacciones. Por ejemplo, la coenzima NAD<sup>+</sup> (dinucleótido de adenina nicotinamida) se transforma en NADH al aceptar electrones y átomos de hidrógeno en una reacción. El NAD<sup>+</sup> se regenera cuando el NADH cede electrones y átomos de hidrógeno en otra reacción.

La enzima llamada catalasa nos servirá como ejemplo del funcionamiento de los cofactores. Al igual que la hemoglobina, la catalasa tiene cuatro grupos hemo. El átomo de hidrógeno en el centro de cada grupo hemo (derecha) es un cofactor. El hierro es un metal, y los átomos metálicos afectan los electrones cercanos. La catalasa mantiene la molécula de sustrato cerca de uno de sus átomos de hierro. Este átomo atrae los electrones del sustrato induciéndolo al estado de transición.



La catalasa es un **antioxidante**, lo que significa que cuando actúa, impide que otras moléculas reaccionen con el oxígeno. Las reacciones con oxígeno a menudo producen radicales libres: éstos son átomos o moléculas con electrones que no forman pares. Los radicales libres se forman durante las reacciones metabólicas normales, pero son peligrosos, porque atacan la estructura de las moléculas biológicas. Los antioxidantes del tipo de la catalasa son cruciales para la salud, pues reducen la cantidad de radicales libres que se forman en el organismo.

### Para repasar en casa ¿Cómo funcionan las enzimas?

- ▶ Las enzimas mejoran considerablemente la velocidad de reacciones específicas. El enlace de un sustrato con el sitio activo de la enzima permite que éste alcance su estado de transición. En este estado, los enlaces del sustrato se encuentran cerca del punto de ruptura, de modo que la reacción puede proceder de manera espontánea.
- ▶ Cada enzima funciona mejor a determinadas condiciones de temperatura, pH y concentración salina.
- ▶ Los cofactores se asocian a las enzimas, ayudándolas en sus funciones.

## 5.5 El metabolismo: reacciones organizadas y mediadas por enzima

- › El ATP, las enzimas y otras moléculas interactúan en rutas de metabolismo organizadas.
- ◀ Vínculos a Electrones 2.3, Metabolismo 3.2, Aminoácidos 3.5, Proteínas de membrana 4.4

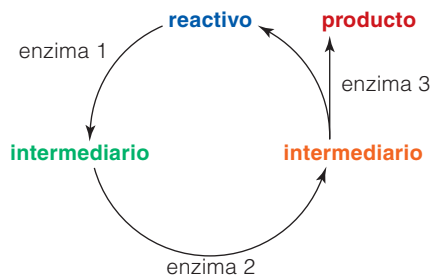
### Tipos de rutas metabólicas

Recordemos que el metabolismo se refiere a las actividades por las cuales las células adquieren y emplean energía al sintetizar y romper moléculas orgánicas. La síntesis, el reordenamiento o la desintegración de una sustancia orgánica a menudo se realiza paso a paso mediante una serie de reacciones llamadas **ruta metabólica**.

Algunas rutas metabólicas son lineales, lo que significa que las reacciones se efectúan directamente de reactivo a producto:



Otras rutas metabólicas son cíclicas. En una trayectoria cíclica, el último paso regenera el reactivo para que se realice el primer paso:



### Controles del metabolismo

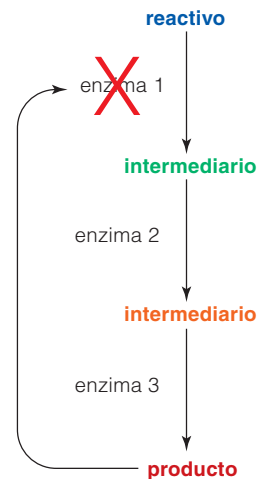
Las células conservan la energía y los recursos fabricando sólo lo que requieren (ni más ni menos) en un momento dado. ¿Cómo ajusta una célula el tipo y cantidad de moléculas que produce? Diversos mecanismos ayudan a que la célula mantenga la producción de miles de distintas sustancias o la eleve o la reduzca. Por

#### Figura 5.14 Animada

Inhibición por retroalimentación. En este ejemplo, tres tipos de enzimas actúan de manera secuencial para transformar un sustrato en producto, el cual inhibe la actividad de la primera enzima.

›› Adivina: ¿Constituye éste un ejemplo de ruta metabólica cíclica o lineal?

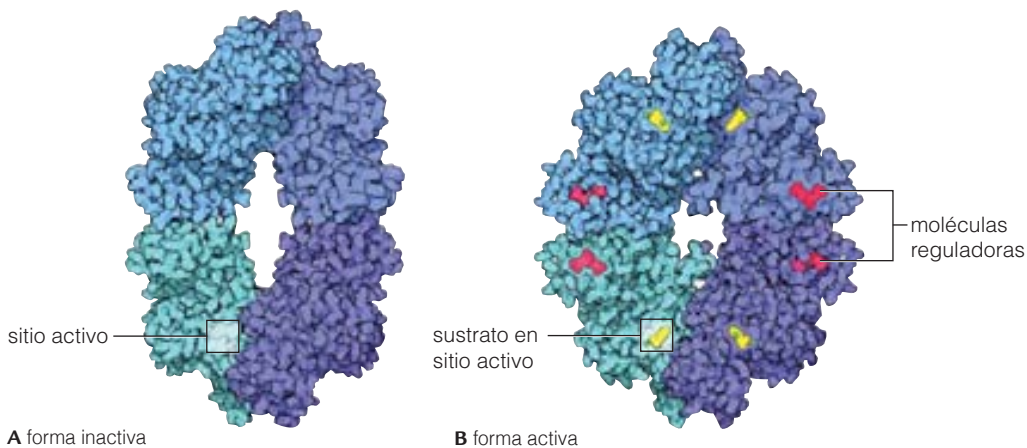
Respuesta: Ésta es una ruta metabólica lineal.



ejemplo, las reacciones no se efectúan únicamente de reactivos a productos, pues muchas de ellas también se efectúan de manera inversa al mismo tiempo, y parte de los productos se transforman de nuevo en reactivos. La velocidad de la reacción hacia la derecha y hacia la izquierda a menudo depende de la concentración de reactivos y productos: cuando hay alta concentración de reactivos, la reacción se efectúa hacia una dirección y, cuando hay alta concentración de productos, se efectúa en sentido inverso.

Otros mecanismos regulan de manera más activa a las enzimas. Ciertas moléculas de la célula determinan con qué rapidez se sintetizan moléculas de enzima o influyen en la actividad de las enzimas que ya se han sintetizado. Por ejemplo, el producto terminal de una serie de reacciones enzimáticas puede inhibir la actividad de una de las enzimas de esa serie, efecto que se llama **inhibición por retroalimentación** (figura 5.14).

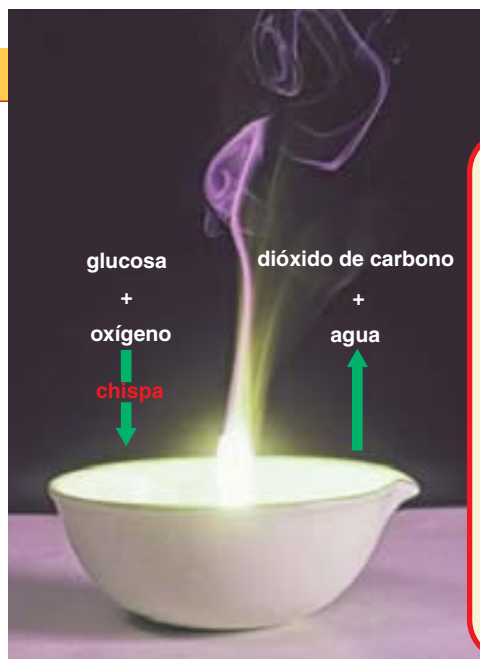
Algunas moléculas o iones regulatorios activan o inhiben a la enzima enlazándose directamente con su sitio activo. Otras enlazan en sitios **alostéricos**, que son regiones de la enzima (distintas del sitio activo) donde se enlazan las moléculas regulatorias.



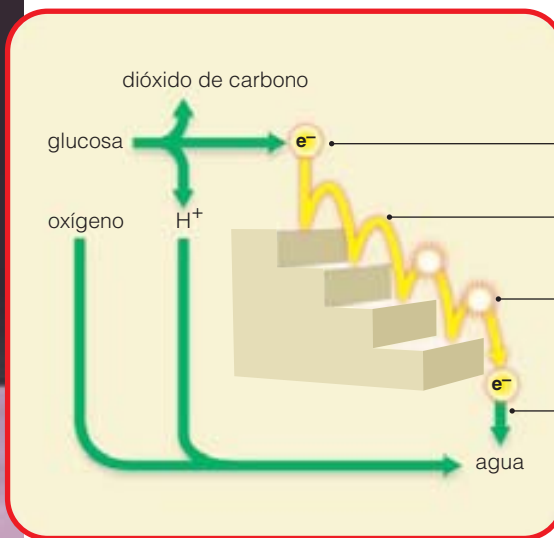
#### Figura 5.15 Animada Efectos alostéricos.

**A** La piruvato cinasa es una enzima que tiene cuatro cadenas de polipéptido idénticas. Cada cadena tiene un sitio activo y un sitio de enlace para una molécula reguladora.

**B** Cuando las moléculas regulatorias (en rojo) se unen con los sitios alostéricos, se modifica la forma general de la enzima. Gracias a este cambio, la enzima puede funcionar. En este caso, las moléculas de sustrato (en amarillo) están enlazadas con los sitios activos. Las pequeñas esferas verdes son cofactores metálicos.



**A** La glucosa y el oxígeno reaccionan (se queman) cuando se exponen a una chispa. Se libera energía repentinamente a manera de luz y calor y se forma  $\text{CO}_2$  y agua.



**B** La misma reacción general tiene lugar en pequeños pasos en la cadena de transporte de electrones. Se libera energía en una cantidad que las células pueden utilizar para realizar trabajo celular.

- 1 Gracias al suministro de energía, la glucosa se divide en dióxido de carbono, electrones e iones de hidrógeno ( $\text{H}^+$ ).
- 2 Los electrones pierden energía al desplazarse por la cadena de transporte de electrones.
- 3 La energía liberada por los electrones es utilizada para el trabajo celular.
- 4 Los electrones, iones hidrógeno y el oxígeno se combinan para formar agua.

**Figura 5.16 Animada** Comparación de liberación controlada o no controlada de energía.

*Alo-* significa “otro”, y *estérico* significa “estructura”. El enlace con un regulador alostérico modifica la forma de la enzima de manera que mejora o inhibe su funcionamiento (figura 5.15).

## Reacciones redox

Los enlaces de las moléculas orgánicas contienen mucha energía que puede liberarse mediante una reacción con el oxígeno. Un tipo de reacción con el oxígeno (la combustión) libera la energía de las moléculas orgánicas repentinamente, de manera explosiva (figura 5.16A).

Las células emplean el oxígeno para romper los enlaces de las moléculas orgánicas. Sin embargo, no tienen un método para aprovechar la energía de un estallido explosivo. En vez de ello, rompen las moléculas en varios pasos donde se libera energía por incrementos pequeños y manejables. La mayoría de estos pasos son reacciones de óxido-reducción o reacciones redox, para abreviar. En una **reacción redox**, una molécula acepta electrones (se reduce) de otra molécula (que se oxida). Las reacciones redox también se llaman transferencia de electrones. Para recordar qué sig-

nifica reducido, piensa que la carga negativa del electrón “reduce” la carga de la molécula que lo recibe.

En los dos capítulos siguientes, aprenderás acerca de la importancia de las reacciones redox en las cadenas de transferencia de electrones. Una **cadena de transferencia de electrones** es una serie organizada de pasos de reacción, en los cuales los arreglos enzimáticos enlazados con la membrana y otras moléculas ceden y aceptan electrones de manera concertada. Los electrones se encuentran en un nivel alto de energía al entrar a la cadena y, cuando salen de ella, tienen menos energía. Las cadenas de transporte de electrones permiten cosechar la energía que se desprende de un electrón cuando éste desciende a un nivel de energía más bajo (figura 5.16B).

Muchas coenzimas aportan electrones a las cadenas de transporte de éstos en la fotosíntesis y la respiración aerobia. La energía liberada en determinados pasos de esas cadenas ayuda a que se realice la síntesis de ATP. Estas rutas se describirán en los próximos capítulos.

**alostérico** Describe una región de una enzima distinta del sitio activo donde pueden enlazarse moléculas regulatorias.

**cadena de transporte de electrones** Conjunto de enzimas y otras moléculas que aceptan y ceden electrones de manera secuencial, liberando así la energía de los electrones por incrementos útiles.

**inhibición por retroalimentación** Mecanismo por el cual un cambio que resulta de cierta actividad reduce o detiene dicha actividad.

**reacción redox** Reacción de óxido-reducción, en la cual una molécula acepta electrones (se reduce) de otra molécula (que se oxida). También se llama transferencia de electrones.

**ruta metabólica** Serie de reacciones mediadas por enzimas que permiten que las células sintetizen, remodelen o descompongan una molécula orgánica.

## Para repasar en casa ¿Qué es una ruta metabólica?

- ▶ Una ruta metabólica es una secuencia de reacciones mediadas por enzimas, en la cual una molécula orgánica es sintetizada, se reordena o se descompone.
- ▶ Los mecanismos de control mejoran o inhiben la actividad de muchas enzimas. Los ajustes ayudan a que las células sólo produzcan lo que requieren en determinado momento.
- ▶ Muchas rutas metabólicas incluyen reacciones de óxido-reducción (redox), las cuales se llaman también transferencia de electrones.
- ▶ Las reacciones redox tienen lugar en las cadenas de transporte de electrones, que son procesos importantes del intercambio de energía, como la fotosíntesis y la respiración aerobia.



## 5.6 Desplazamiento de iones y moléculas

- › Los iones y moléculas tienden a desplazarse de una a otra región en respuesta a gradientes de concentración.
- › El agua se difunde a través de las membranas celulares por ósmosis.
- ◀ Vínculos a Homeostasis 1.3, Iones y moléculas 2.3, Solutos 2.5, Estructura de la membrana celular 4.2, Paredes de células vegetales 4.11

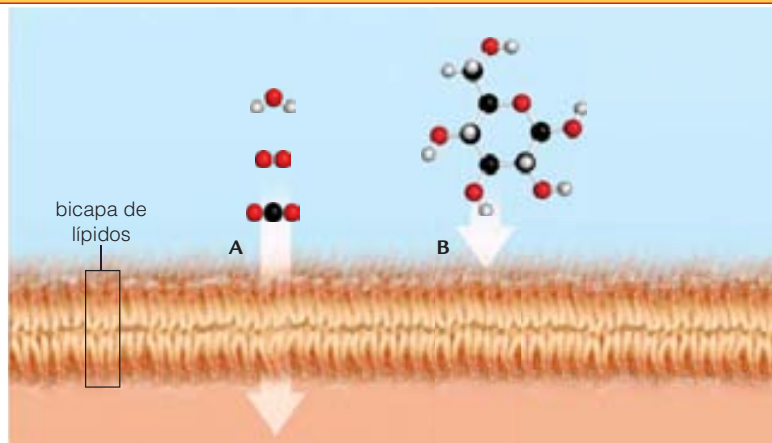
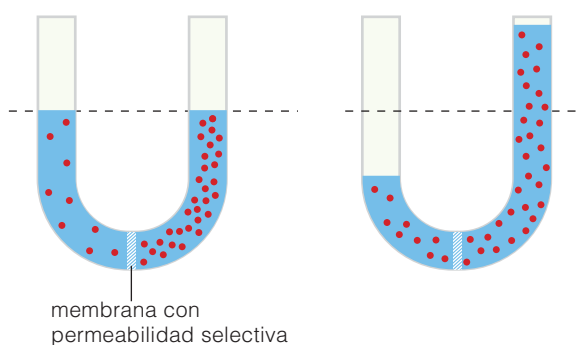
Para entender cómo se realiza el metabolismo en las células, hay que entender cómo se comportan las soluciones. La cantidad de soluto disuelta en una cantidad dada de líquido es la **concentración** del soluto. Una diferencia de concentración de soluto entre regiones adyacentes de solución se denomina **gradiente de concentración**.

Las moléculas o iones de soluto tienden a desplazarse “descendiendo” por su gradiente de concentración; es decir, de la región de concentración más alta a la de concentración más baja. ¿A qué se debe esto? Las moléculas y los iones siempre están en movimiento; chocan de manera aleatoria y rebotan unos con otros millones de veces por segundo. A medida que están más cercanos, chocan con mayor frecuencia. Los rebotes de estos choques impulsan a las moléculas a alejarse una de otra. Así, durante cualquier intervalo dado, un número mayor de moléculas es expulsado de la región de mayor concentración a la de menor concentración.



La **difusión** (izquierda) es el desplazamiento neto de moléculas o iones en respuesta a un gradiente de concentración. Es un método esencial por el cual las sustancias se desplazan para entrar o salir o atravesar las células. La tasa de difusión depende de cinco factores:

1. **Tamaño.** Se requiere más energía para desplazar una molécula grande que una pequeña. Por lo tanto, las moléculas de menor tamaño se difunden más rápidamente que las de mayor tamaño.
2. **Temperatura.** Las moléculas se desplazan más rápido a temperatura más alta y chocan con mayor frecuencia. De este modo, a medida que la temperatura es mayor, la difusión es más rápida.
3. **Lo elevado del gradiente de concentración.** La tasa de difusión es más alta en gradientes más elevados, porque las moléculas chocan con mayor frecuencia en una región de mayor concentración.
4. **La carga** puede afectar la tasa y el sentido de difusión entre dos regiones. Cada ion o molécula con carga en un líquido



**Figura 5.18 Animada** Permeabilidad selectiva de la bicapa de lípidos.

**A** Las moléculas hidrofóbicas, gases y moléculas de agua pueden atravesar la bicapa de lípidos por sí solas. **B** Los iones, en particular, y las moléculas más polares como la glucosa, no pueden atravesarla; sólo logran hacerlo con la ayuda de proteínas de transporte que se encuentran en la bicapa.

contribuye a la carga eléctrica total del mismo. La diferencia de carga entre dos regiones afecta la tasa y el sentido de difusión entre ellas. Por ejemplo, las sustancias con carga positiva, como los iones sodio, se difunden hacia una región con carga negativa total.

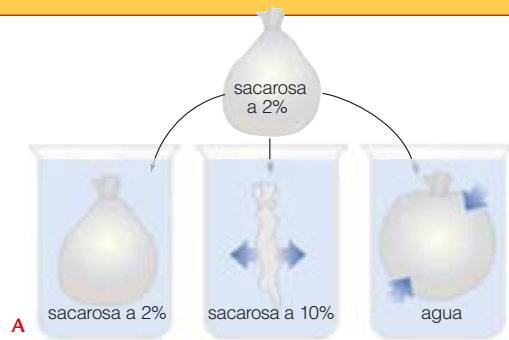
5. **Presión.** La difusión puede verse afectada por una diferencia de presión entre dos regiones adyacentes. La presión obliga a las moléculas a compactarse y, entonces, éstas chocan más y rebotan con mayor frecuencia. Por lo tanto, la difusión ocurre más rápido a presiones más altas.

### Difusión a través de membranas

La tonicidad se refiere a la concentración total de solutos en los líquidos separados por una membrana con permeabilidad selectiva (este tipo de membranas permiten que algunas sustancias las atraviesen, pero no otras). Cuando la concentración total de soluto es diferente en ambos lados de la membrana, el líquido con concentración total inferior de solutos se denomina **hipotónico** (*hipo*, “por debajo”). El otro, que tiene mayor concentración total de solutos, se denomina **hipertónico** (*hiper*, “por encima”). Los fluidos **isotónicos** tienen la misma concentración total de soluto.

Una membrana típica con permeabilidad selectiva permite que el agua la atraviese. Cuando este tipo de membranas separa a dos líquidos no isotónicos, el agua se difunde a través de la membrana y se desplaza del líquido hipotónico hacia el hipertónico (**figura 5.17**). La difusión continuará hasta que ambos líquidos queden isotónicos o alguna presión en contra del líquido hipertónico lo contrarreste. La difusión de agua a través de una membrana es tan importante en biología que recibe el nombre especial de **ósmosis**.

**Figura 5.17 Animada** Ósmosis. El agua se desplaza a través de una membrana con permeabilidad selectiva que separa a dos líquidos de diferente concentración. El volumen de líquido cambia en los dos compartimientos, a medida que el agua sigue su gradiente y se difunde a través de la membrana.



**Figura 5.19 Animada** Tonicidad.

**A** Experimento que demuestra lo que ocurre cuando una bolsa de membrana con permeabilidad selectiva se sumerge en soluciones de diferente concentración.

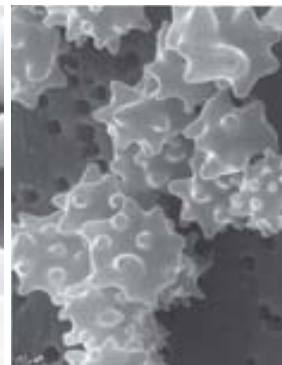
**B-D** Las microfotografías muestran eritrocitos humanos sumergidos en líquidos de diferente concentración.

**>> Adivina:** ¿Cuál de las tres soluciones en la figura A es hipertónica con respecto al líquido en la bolsa?

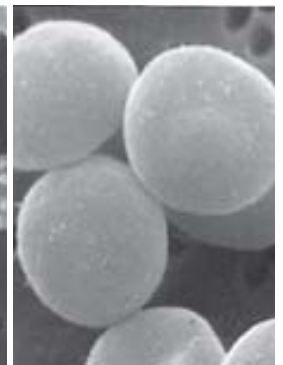
Respuesta: La solución de sacarosa a 10%



**B** Los eritrocitos sumergidos en una solución isotónica no cambian de volumen. La porción líquida de la sangre típicamente es isotónica con el citoplasma.



**C** Los eritrocitos sumergidos en una solución hipertónica se encogen porque se difunde más agua hacia su exterior que hacia su interior.



**D** Los eritrocitos sumergidos en la solución hipotónica se hinchan porque se difunde más agua hacia su interior que hacia su exterior. La bicapa de lípidos es un tipo de membrana con permeabilidad.

La bicapa de lípidos es un tipo de membrana con permeabilidad selectiva que los iones y la mayoría de las moléculas polares no pueden atravesar (figura 5.18). Si el citoplasma de la célula es hipertónico respecto al líquido fuera de la membrana, se difunde agua hacia el interior de ella. Cuando el citoplasma es hipotónico respecto al líquido que se encuentra en el exterior, se difunde agua saliendo de la célula. En cualquier caso, la concentración de soluto del citoplasma puede variar. Si varía lo suficiente, las enzimas de la célula dejan de funcionar, con resultados mortales. La mayoría de las células que viven de manera aislada, y algunas que forman parte de organismos pluricelulares, tienen mecanismos internos que compensan las diferencias en tonicidad entre el citoplasma y el líquido externo. En células que carecen de este mecanismo, el volumen (y la concentración de solutos) del citoplasma varía a medida que el agua se difunde y entra a la célula o sale de ella (figura 5.19).

## Turgencia

Las paredes celulares de los vegetales y muchos protistas, hongos y bacterias pueden resistir un aumento de volumen del citoplasma

aun en ambientes hipotónicos. En el caso de las células vegetales, el citoplasma suele contener más solutos que el agua del suelo. De este modo, el agua generalmente se difunde del suelo hacia la planta, pero sólo hasta determinado punto. Las paredes rígidas impiden que las células vegetales se expandan demasiado. Por lo tanto, la ósmosis provoca un aumento de presión en el interior de estas células. La presión que ejerce un líquido contra una estructura que lo contiene se denomina **turgencia**. Cuando hay suficiente presión en el interior de la célula vegetal, se detiene la difusión del agua hacia su citoplasma. La cantidad de turgencia que detiene la ósmosis se denomina **presión osmótica**.

La presión osmótica mantiene hinchadas a las células con pared, del mismo modo que la alta presión de aire dentro de un neumático mantiene inflada la llanta. Una planta terrestre joven puede resistir la gravedad y permanecer erguida porque sus células están hinchadas con citoplasma. Cuando la tierra se seca, pierde agua; pero no solutos, de modo que la concentración de solutos aumenta en el agua restante. Cuando el agua del suelo se hace hipertónica respecto al citoplasma, ésta se difunde saliendo de las células de la planta, de modo que su citoplasma se encoge. A medida que la turgencia dentro de la célula disminuye, la planta se marchita.

**concentración** Número de moléculas o iones por unidad de volumen.

**difusión** Movimiento neto de moléculas o iones de una región de mayor concentración a otra de menor concentración.

**gradiente de concentración** Diferencia de concentración entre regiones adyacentes de líquido.

**hipertónico** Describe un líquido que tiene mayor concentración total de soluto en relación con otro líquido.

**hipotónico** Describe un líquido que tiene una menor concentración total de soluto en relación con otro líquido.

**isotónico** Describe dos líquidos con concentraciones idénticas de soluto.

**ósmosis** Difusión de agua a través de una membrana con permeabilidad selectiva en respuesta a una diferencia de concentraciones totales de soluto.

**presión osmótica** Cantidad de turgencia que impide la ósmosis hacia el citoplasma u otro líquido hipertónico.

**turgencia** Presión que ejerce un líquido contra una pared, membrana u otra estructura que lo contiene.

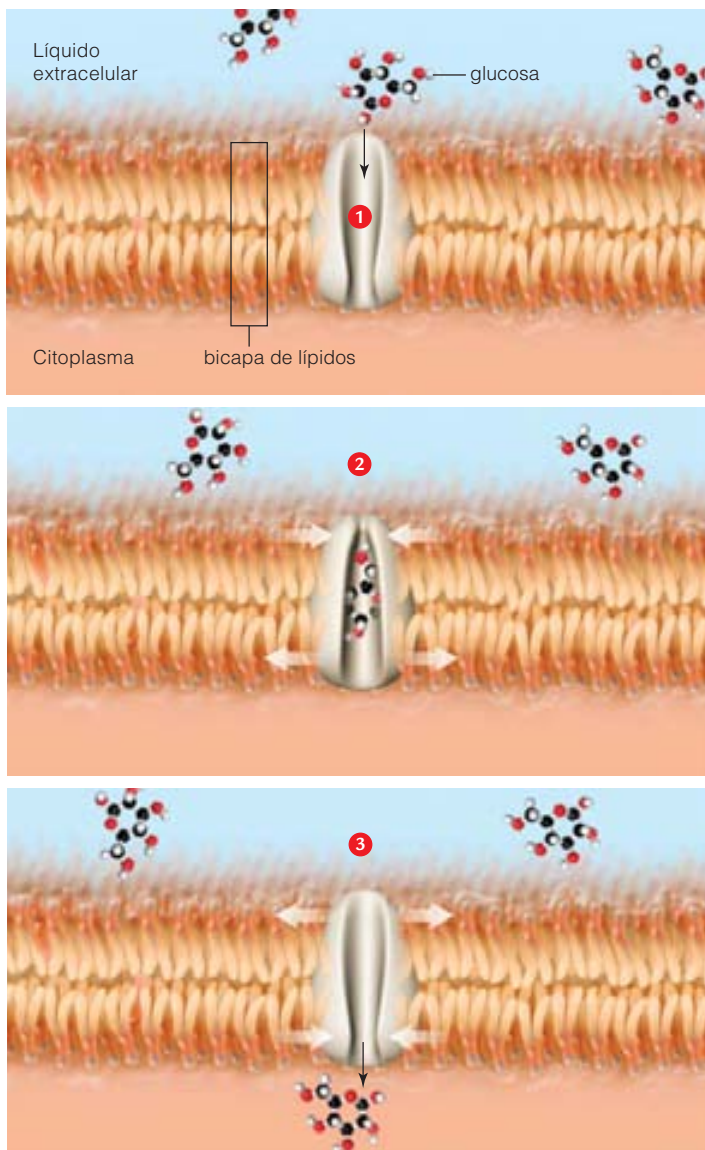
### Para repasar en casa ¿Qué influye en el desplazamiento de iones y moléculas?

- ▶ Las moléculas o iones tienden a difundirse hacia una región de líquido adyacente, en la cual están menos concentradas.
- ▶ Lo elevado de un gradiente de concentración y también la temperatura, el tamaño molecular, la carga y la presión afectan la tasa de difusión.
- ▶ La ósmosis es una difusión neta de agua entre dos líquidos que difieren en su concentración y están separados por una membrana con permeabilidad selectiva.
- ▶ La presión líquida que una solución ejerce contra una membrana o pared influye en el desplazamiento osmótico del agua.

## 5.7 Mecanismos para atravesar la membrana

- Muchos tipos de moléculas e iones se difunden a través de la bicapa de lípidos sólo con ayuda de proteínas de transporte.
- ◀ Vínculos a Proteínas de transporte 4.4

En la sección anterior, vimos que los gases, el agua y las pequeñas moléculas no polares pueden difundirse directamente a través de una bicapa de lípidos. La mayoría de las moléculas, e iones restantes en particular, sólo pueden atravesar con ayuda de proteínas de transporte de membrana. Cada tipo de proteína de transporte desplaza un ion o molécula específicos. Los transportadores de glucosa sólo transportan glucosa; la bomba de calcio sólo bombea calcio, y así sucesivamente. La especificidad de las proteínas de transporte implica que la cantidad y tipo de sustancias que atraviesan la membrana depende de las proteínas de transporte integradas en ella. También permite que las células controlen el volumen y composición de su líquido interior desplazando determinados solutos en uno u otro sentido para que entren o salgan a través de su membrana.



Por ejemplo, un transportador de glucosa en la membrana puede enlazarse con una molécula de glucosa, pero no con una molécula de glucosa fosforilada. Las enzimas del citoplasma fosforilan la glucosa tan pronto penetra a la célula. La fosforilación impide que la molécula pueda retroceder por el transportador de glucosa y salir de la célula.

### Transporte pasivo

En el **transporte pasivo**, el desplazamiento de un soluto (y su dirección) a través de una proteína de transporte, depende totalmente del gradiente de concentración de soluto. Por este motivo, el transporte pasivo se llama también difusión facilitada. El soluto simplemente se enlaza con la proteína de transporte pasivo y ésta lo libera del otro lado de la membrana (figura 5.20).

Un transportador de glucosa es un ejemplo de proteína de transporte pasivo ①. Esta proteína cambia de forma al enlazarse con una molécula de glucosa ②. El cambio de forma desplaza el soluto al lado opuesto de la membrana, donde se desprende. Entonces, el transportador recupera su forma original ③. Algunos transportadores pasivos no cambian de forma; constituyen canales permanentemente abiertos a través de la membrana. Otros tienen compuerta, lo que significa que se abren y se cierran en respuesta a estímulos como un cambio de carga eléctrica o el enlace con alguna molécula señalizadora.

### Transporte activo

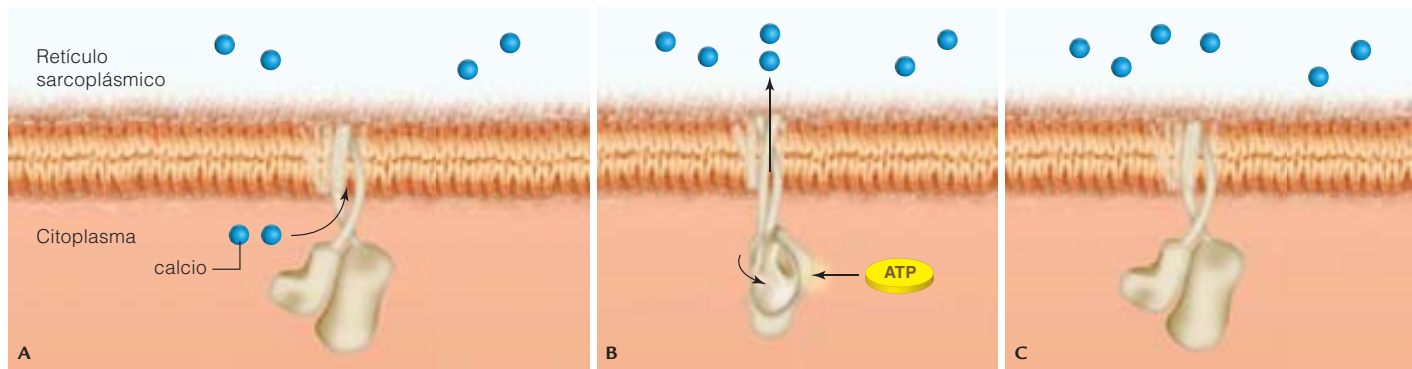
Las concentraciones de soluto pueden cambiar en el líquido extracelular o en el citoplasma. Para mantener una concentración determinada de soluto a cierto nivel, es necesario transportar dicho soluto en contra de su gradiente, al lado de la membrana donde se encuentra más concentrado. El bombeo de un soluto en contra de su gradiente

**Figura 5.20 Animada** Transporte pasivo. Este modelo muestra un transportador de glucosa.

- ① Una molécula de glucosa (aquí se encuentra en el líquido extracelular) se enlaza con un transportador de glucosa en la membrana.
- ② Este enlace provoca que la proteína de transporte cambie de forma.
- ③ La molécula de glucosa se desprende de la proteína de transporte del otro lado de la membrana (aquí, en el citoplasma) y entonces la proteína recupera su forma original.

➤ **Adivina:** En este ejemplo, ¿qué líquido es hipotónico: el líquido extracelular o el citoplasma?

Respuesta: El citoplasma



**Figura 5.21 Animada** Transporte activo. Este modelo muestra una bomba de calcio integrada en una membrana de célula muscular. **A** Dos iones calcio se enlazan con la proteína de transporte. **B** La energía en forma de un grupo fosfato se transfiere del ATP a la proteína. La transferencia provoca que la proteína cambie de forma, de modo que expulse a los iones calcio del lado opuesto de la membrana. **C** Después de perder los iones calcio, la proteína de transporte recupera su forma original.

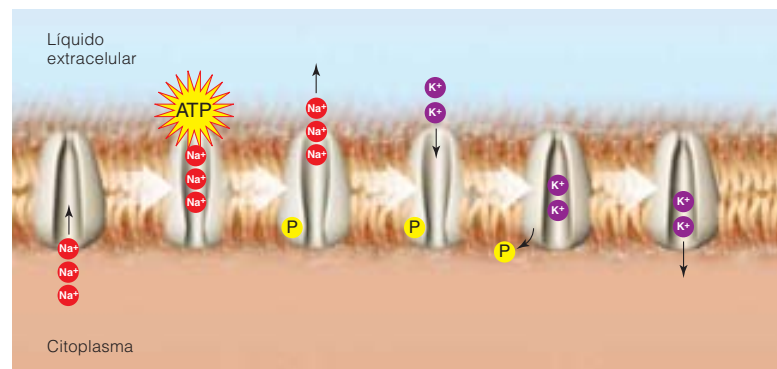
requiere energía. En el **transporte activo**, la proteína de transporte emplea energía para bombear un soluto en contra de su gradiente atravesando la membrana celular. Después de que el soluto se enlaza con un transportador activo, mediante suministro de energía (a menudo en forma de transferencia de un grupo fosfato del ATP) modifica la forma de la proteína. Este cambio ocasiona que el transportador libere el soluto en el otro lado de la membrana.

Una bomba de calcio es un ejemplo de transportador activo. Esta proteína desplaza iones calcio a través de las membranas celulares (figura 5.21). Los iones de calcio actúan como mensajeros potentes dentro de las células, y muchas enzimas tienen sitios alostéricos que se enlazan con ellos. Por lo tanto, su presencia en el citoplasma está muy regulada. La bomba de calcio de la membrana de todas las células eucariontes mantiene una concentración de calcio en el citoplasma que es 10 000 veces más alta que en el líquido extracelular.

Los cotransportadores son proteínas de transporte activo que desplazan dos sustancias de manera simultánea: ya sea en el mismo sentido o en sentido opuesto a través de una membrana. Casi todas las células de tu cuerpo tienen cotransportadores llamados bombas de sodio-potasio (figura 5.22). Los iones de sodio ( $\text{Na}^+$ ) del citoplasma se difunden hacia el canal abierto de la bomba y se enlazan en su interior. Una transferencia de grupo fosfato del ATP provoca que la bomba cambie de forma. El canal se abre al líquido extracelular, donde libera  $\text{Na}^+$ . Entonces, los iones de potasio ( $\text{K}^+$ ) del líquido extracelular se difunden hacia el canal y se enlazan en su interior. El transportador libera el grupo fosfato

y recupera su forma original. El canal se abre hacia el citoplasma, donde libera  $\text{K}^+$ .

Ten presente que las membranas de todas las células, no sólo de las células animales, cuentan con transportadores activos. Por ejemplo, los transportadores activos de las células de las hojas de las plantas bombean azúcares hacia los tubos donde son distribuidos a todo el cuerpo de la planta.



**Figura 5.22** Cotransporte. Este modelo muestra de qué modo la bomba de sodio-potasio transporta iones de sodio ( $\text{Na}^+$ , rojo) del citoplasma al líquido extracelular e iones de potasio ( $\text{K}^+$ , púrpura) en el otro sentido a través de la membrana. Una transferencia de grupo fosfato del ATP suministra energía para el transporte.

**Para repasar en casa** ¿De qué manera las moléculas o iones que no pueden difundirse a través de la bicapa de lípidos logran atravesar la membrana celular?

- Las proteínas de transporte ayudan a moléculas o iones específicos a atravesar las membranas celulares.
- En el transporte pasivo, el soluto se enlaza con una proteína que lo libera del lado opuesto de la membrana. El desplazamiento es impulsado por un gradiente de concentración.
- En el transporte activo, la proteína bombea un soluto a través de una membrana en contra de su gradiente de concentración. El transportador requiere suministro de energía, por ejemplo del ATP.

**transporte activo** Mecanismo que requiere energía y por el cual una proteína de transporte bombea un soluto a través de una membrana celular en contra de su gradiente de concentración.

**transporte pasivo** Mecanismo por el cual un gradiente de concentración impulsa el desplazamiento de un soluto a través de una membrana celular mediante una proteína de transporte. No requiere suministro de energía.



## 5.8 Tráfico de membrana

- ▶ Mediante procesos de endocitosis y exocitosis, las células captan y expulsan partículas demasiado grandes para las proteínas de transporte y también sustancias a granel.
- ◀ Vínculos a Lipoproteínas 3.5, Vesículas 4.8, Proteínas motoras 4.10

Pensemos de nuevo en la estructura de la bicapa de lípidos. Cuando se altera la bicapa (por ejemplo, cuando parte de la membrana forma una vesícula), ésta se sella. ¿A qué se debe esto? La alteración deja expuesta al ambiente acuoso circundante las colas no polares de ácidos grasos de los fosfolípidos. Recuerda que en el agua los fosfolípidos espontáneamente se reordenan, de modo que sus colas permanecen juntas. Cuando se forma un brote en la membrana, las colas de fosfolípidos del mismo son repelidas por el agua que las rodea. Esta agua “obliga” a las colas de los fosfolípidos a unirse, de modo que la vesícula o brote se redondea y también sella la ruptura en la membrana.

Como parte de las vesículas, los parches de membrana constantemente se desplazan desde la superficie de la célula o regresan

de ella (figura 5.23). La formación y desplazamiento de vesículas, que se llama tráfico de membrana, incluye proteínas motoras y requiere ATP.

Mediante la **exocitosis**, una vesícula se desplaza a la superficie de la célula y la bicapa de lípidos llena de proteínas de su membrana se fusiona con la membrana. A medida que la vesícula exocítica pierde su identidad, su contenido es liberado en los alrededores.

En la **endocitosis**, se captan sustancias cerca de la superficie de la célula. Un pequeño parche de la membrana forma una bolsa hacia el interior y después se desprende y se hunde más en el citoplasma (figura 5.24). El parche de membrana se transforma en el límite exterior de una vesícula endocítica y aporta su contenido a un organelo o lo almacena en el citoplasma.

Mientras la célula continúe viva, la endocitosis y la exocitosis reemplazan y retiran de manera continua parches de la membrana.

La **fagocitosis** (“célula que come”) es una vía endocítica en la cual las células fagocitarias, como las amibas, circundan microorganismos, desechos celulares u otras partículas. En los animales, los macrófagos y otros leucocitos circundan y digieren virus y bacterias patógenas, células cancerosas del organismo y otras amenazas. Durante la fagocitosis, los microfilamentos forman una malla por debajo de la membrana. Al contraerse, obligan a que parte del citoplasma y de la membrana por encima de él forme un abultamiento hacia fuera a manera de un lóbulo llamado pseudópodo (figura 5.25). Los pseudópodos rodean su blanco y se funden como vesícula uniéndose en el citoplasma y se fusionan con un lisosoma. Las enzimas del lisosoma descomponen el contenido de la vesícula. Los desechos moleculares resultantes son reciclados por la célula o bien expulsados por exocitosis.

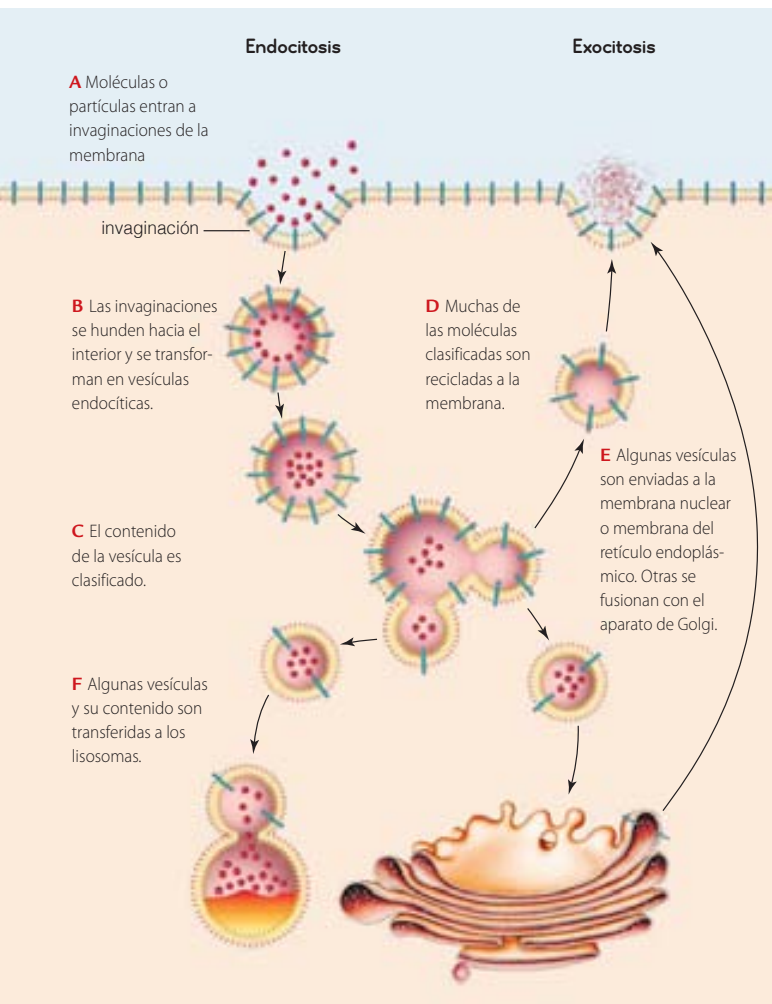


Figura 5.23 Animada Endocitosis y exocitosis.

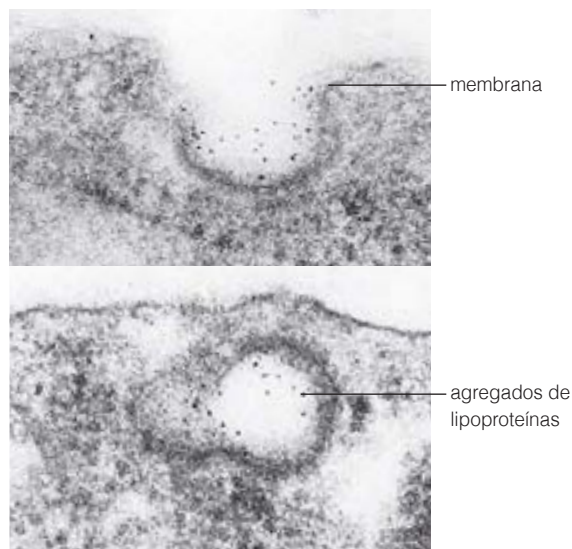
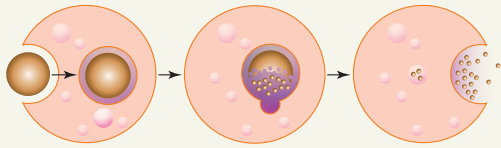


Figura 5.24 Endocitosis de lipoproteínas.

**A** Los pseudópodos rodean a un patógeno (*marrón*).



**B** Se forma una vesícula endocítica.

**C** El lisosoma se fusiona con la vesícula y las enzimas digieren al patógeno.

**D** La célula emplea el material digerido o lo expulsa.

**Figura 5.25 Animada** Fagocitosis. Los pseudópodos fagocitarios de la célula (lóbulos extendidos del citoplasma) rodean a un patógeno. La membrana se fusiona por encima de los lóbulos abultados y forma una vesícula endocítica. Una vez dentro del citoplasma, la vesícula se fusiona con un lisosoma que digiere su contenido.

La composición de la membrana comienza en el retículo endoplásmico. En este sitio, se sintetizan las proteínas y lípidos de la membrana y se modifican y entran a formar parte de las vesículas que los transportan al cuerpo de Golgi para su modificación final. Las proteínas y lípidos terminados son empacados nuevamente como nuevas vesículas que viajan a la membrana y se fusionan con ella. Las proteínas y lípidos de la membrana de la vesícula entran a formar parte de la membrana. Por ese proceso se forma una nueva membrana.

En una célula que ya no crece, el área total de la membrana permanece más o menos constante. Se pierde membrana como resultado de la endocitosis, pero es reemplazada por la membrana que llega a manera de vesículas exocíticas.

**endocitosis** Proceso por el cual la célula capta una pequeña cantidad de líquido extracelular haciendo un saco hacia adentro con su membrana.

**exocitosis** Proceso por el cual la célula expulsa el contenido de una vesícula al líquido extracelular.

**fagocitosis** Manera en que las “células se alimentan”; vía endocítica por la cual la célula engloba partículas como microbios o desechos celulares.

### Para repasar en casa ¿Cómo captan las células las partículas y sustancias a granel?

- › La exocitosis y la endocitosis permiten el desplazamiento de material voluminoso a través de la membrana.
- › En la exocitosis, una vesícula del citoplasma se fusiona con la membrana y libera su contenido al exterior de la célula.
- › En la endocitosis, una parte de la membrana se hunde hacia el interior y forma una vesícula en el citoplasma.
- › La fagocitosis es una vía endocítica por la cual las células engloban partículas como microorganismos.

## Brindemos por la deshidrogenasa alcohólica (una vez más)

En el cuerpo humano, la deshidrogenasa alcohólica (ADH) transforma el etanol en acetaldehído, molécula orgánica que es aun más tóxica que el etanol y es probablemente la fuente de diversos síntomas de la resaca. Una enzima distinta, ALDH, transforma rápidamente el acetaldehído en acetato no tóxico. De este modo, la ruta general del metabolismo del etanol en humanos es:



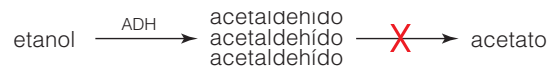
En el cuerpo humano adulto promedio, esta ruta metabólica elimina de 7 a 14 gramos de etanol por hora. Una bebida alcohólica promedio contiene de 10 a 20 gramos de etanol y, por este motivo, tomar más de una bebida en un intervalo de dos horas puede dar lugar a la resaca.

La deshidrogenasa alcohólica desintoxica el cuerpo de las diminutas cantidades de alcoholes que se forman en algunas rutas metabólicas. En los animales, esta enzima también elimina la toxicidad de los alcoholes que sintetizan las bacterias que habitan en el intestino y en los alimentos como la fruta madura.

Los defectos en ADH o ALDH afectan el metabolismo del alcohol. Por ejemplo, si ADH tiene actividad excesiva, el acetaldehído se acumula más rápido de lo que ALDH puede eliminar la toxina:



Las personas que tienen una forma hiperactiva de ADH quedan ruborizadas y se sienten mal tras beber incluso pequeñas cantidades de alcohol. Esta desagradable experiencia puede ser el motivo por el cual estas personas tienen menos probabilidades que otras de transformarse en alcohólicas. La ALDH subactiva provoca también que el acetaldehído se acumule:



La ALDH subactiva se asocia con el mismo efecto (y confiere la misma protección contra el alcoholismo) que la ADH hiperactiva. Ambos tipos de enzimas variantes son comunes en las personas de ascendencia asiática. Por este motivo, la reacción de ruborización al ingerir alcohol se llama informalmente “rubor asiático”.

Tener una enzima ADH subactiva ejerce el efecto opuesto: hace que el metabolismo del alcohol sea más lento, de modo que las personas con ADH subactiva quizá no sientan los efectos nocivos de las bebidas alcohólicas tanto como otros. Cuando estas personas beben alcohol, muestran la tendencia a transformarse en alcohólicos. Una cuarta parte de los estudiantes no graduados que beben en exceso en un corto periodo de tiempo también presentan signos de alcoholismo.

El abuso del alcohol es la principal causa de la cirrosis hepática en Estados Unidos. El hígado queda lleno de tejido cicatricial, se endurece y se llena de grasa, por lo que pierde sus funciones. Deja de fabricar la proteína albúmina, de modo que esto altera el equilibrio de líquidos en el cuerpo, y las piernas y el abdomen se hinchan con fluido acuoso. No puede eliminar fármacos y otras toxinas de la sangre, de modo que se acumula en el cerebro, lo que altera el funcionamiento mental y la personalidad. La restricción de flujo sanguíneo por el hígado provoca que las venas aumenten de tamaño y se rompan, de modo que uno de los riesgos es la hemorragia interna. El daño corporal da lugar a mayor riesgo de diabetes y cáncer hepático. Una vez que se diagnostica la cirrosis, la persona tiene probabilidades de 50 por ciento de morir en los diez años siguientes.

**¿Cómo votarías?** El hígado se daña por beber demasiado alcohol y por algunas infecciones. Como no hay suficientes donadores de hígado, ¿consideras que el estilo de vida debe ser un factor de decisión sobre a quién le corresponde un trasplante hepático? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Sección 5.1** Los procesos metabólicos sintetizan y descomponen moléculas orgánicas como el etanol y otras toxinas. Actualmente, el problema más grave de consumo de drogas en los campus universitarios se deriva de la ingesta rápida de bebidas alcohólicas.

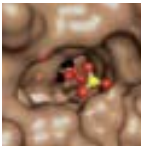


**Sección 5.2** La **energía cinética**, la **energía potencial** y otras formas de **energía** no se crean ni se destruyen (**primera ley de la termodinámica**). La energía se transforma de una a otra forma y se transfiere entre objetos o sistemas. La energía tiende a dispersarse espontáneamente (**segunda ley de la termodinámica**). Parte de la energía se dispersa como calor en cada transferencia. La **entropía** mide qué cantidad de energía del sistema se dispersa.

Los seres vivos mantienen su organización siempre y cuando puedan cosechar energía de otros sitios. La energía fluye en un sentido por la biosfera, derivándose principalmente del sol y penetrando y saliendo de los ecosistemas. Los productores y, después los consumidores, emplean la energía para sintetizar, reordenar y descomponer moléculas orgánicas que efectúan ciclos entre los organismos de los ecosistemas.

### ATP

**Sección 5.3** Las células almacenan y recuperan energía libre formando y rompiendo enlaces químicos a través de **reacciones** metabólicas en las cuales los **reactivos** se transforman en **productos**. La **energía de activación** es la energía mínima que se requiere para que una reacción se inicie. Las transferencias del grupo fosfato (**fosforilaciones**) hacia y desde el **ATP** acoplan las reacciones **exergónicas** con las **endergónicas**. Las células regeneran el ATP mediante el **ciclo de ATP/ADP**.



**Sección 5.4** Las enzimas aumentan la velocidad de las reacciones sin sufrir cambios, un proceso llamado **catálisis**. Las enzimas reducen la energía de activación aumentando las concentraciones locales de **sustratos**, orientándolos en posiciones que favorecen la reacción, induciendo el ajuste entre el sustrato y el sitio **activo de la enzima (modelo de ajuste inducido)**, o excluyendo agua.

Cada tipo de enzima trabaja mejor dentro de un rango característico de temperatura, concentración de sal y pH. La mayoría de las enzimas requieren **cofactores**, los cuales son iones metálicos o **coenzimas** orgánicas. Los cofactores de algunos **antioxidantes** los ayudan a detener las reacciones con oxígeno que producen radicales libres.



**Sección 5.5** Las células sintetizan, transforman y desechan la mayoría de las sustancias a través de secuencias de reacciones mediadas por enzimas y que se denominan **rutas metabólicas**. Los controles de las enzimas permiten que las células conserven la energía y los recursos, produciendo sólo lo que necesitan. Los sitios **alostéricos** son puntos de control mediante los cuales la célula ajusta el tipo y la cantidad de sustancias que sintetiza. La **inhibición por retroalimentación** es un ejemplo de control enzimático. Las **reacciones redox** (de óxido-reducción) en las **cadena de transferencia de electrones** permiten que las células cosechen energía en incrementos manejables.



**Sección 5.6** Un **gradiente de concentración** es una diferencia de **concentración** de una sustancia entre regiones adyacentes de líquido. Las moléculas o iones tienden a seguir su propio gradiente y desplazarse hacia la región donde están menos concentradas, comportamiento llamado **difusión**. Lo elevado del gradiente, la temperatura, el tamaño del soluto, la carga y la presión influyen en la tasa de difusión.

La **ósmosis** es la difusión de agua a través de una membrana con permeabilidad selectiva: de la región de menor concentración de soluto (**hipotónica**) hacia la región con mayor concentración de soluto (**hipertónica**). No hay desplazamiento neto de agua entre soluciones **isotónicas**. La **presión osmótica** es la cantidad de **turgencia** (presión de líquido contra una membrana o pared celular) que detiene la ósmosis.



**Sección 5.7** Los gases, el agua y las moléculas pequeñas no polares pueden difundirse a través de la bicapa de lípidos. La mayoría de las demás moléculas e iones sólo la atraviesan con ayuda de proteínas de transporte que permiten que la célula o un organelo recubierto de membrana controle las sustancias que penetran y salen. Los tipos de proteínas de transporte en la membrana determinan las sustancias que la atraviesan. Las proteínas de **transporte activo**, como la bomba de calcio, emplean energía generalmente del ATP para bombear un soluto en contra de su gradiente de concentración. Las proteínas del **transporte pasivo** trabajan sin suministro de energía; el desplazamiento de soluto es impulsado por un gradiente de concentración.



**Sección 5.8** Las sustancias a granel y partículas de gran tamaño se desplazan a través de las membranas por endocitosis y exocitosis. En la **exocitosis**, una vesícula se fusiona con la membrana y su contenido es liberado hacia el exterior de la célula. Los lípidos y proteínas de la membrana de la vesícula pasan a formar parte de la membrana. En la **fagocitosis** y otros procesos de **endocitosis**, un parche de la membrana forma un saco hacia el interior de la célula y da lugar a una vesícula, que se hunde en el citoplasma.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- \_\_\_\_\_ son la fuente primaria de energía para la vida.  
a. Los alimentos    b. El agua    c. La luz solar    d. El ATP
- Si comparamos una reacción química con una colina de energía, entonces una reacción que equivale a correr cuesta arriba es \_\_\_\_\_ .  
a. endergónica    c. catalítica  
b. exergónica    d. tanto a como c
- Indica cuál de las siguientes afirmaciones no es correcta.  
a. La energía no puede crearse o destruirse.  
b. La energía no puede cambiar de una forma a otra.  
c. La energía tiende a dispersarse espontáneamente.
- Las enzimas \_\_\_\_\_ .  
a. son proteínas, a excepción de algunos ARN  
b. reducen la energía de activación de una reacción  
c. sufren cambios en las reacciones que catalizan  
d. a y b

## Actividades de análisis de datos

**Efectos del extracto de alcachofa sobre la resaca** El etanol es una toxina, de modo que parece lógico que al beberlo provoque diversos síntomas de intoxicación, como dolor de cabeza, dolor de estómago, náusea, fatiga, alteración de la memoria, mareo, temblores y diarrea, entre otros. Todos éstos son los síntomas de la resaca, palabra que se emplea de manera común para describir lo que ocurre al organismo tras un periodo de ingestión en exceso de alcohol.

El tratamiento más eficaz para la resaca es, en primer lugar, evitar las bebidas alcohólicas. Los remedios populares (como aspirina, café, plátanos, más alcohol, miel, la hierba de cebada, la pizza, las malteadas, la glutamina, los huevos crudos, las tabletas carbonatadas, el espárrago o la col) son diversos y algunos han sido estudiados científicamente. En el 2003, Max Pittler y colaboradores probaron uno de ellos. Los investigadores administraron a 15 participantes una píldora no marcada que contenía ya sea extracto de alcachofa o un placebo (una sustancia inactiva) justo antes o después de que bebieron una cantidad suficiente de alcohol como para provocar resaca. Los resultados se muestran en la **figura 5.26**.

Participante (edad, género)	Gravedad de la resaca	
	Extracto de alcachofa	Placebo
1 (34, F)	1.9	3.8
2 (48, F)	5.0	0.6
3 (25, F)	7.7	3.2
4 (57, F)	2.4	4.4
5 (34, F)	5.4	1.6
6 (30, F)	1.5	3.9
7 (33, F)	1.4	0.1
8 (37, F)	0.7	3.6
9 (62, M)	4.5	0.9
10 (36, M)	3.7	5.9
11 (54, M)	1.6	0.2
12 (37, M)	2.6	5.6
13 (53, M)	4.1	6.3
14 (48, F)	0.5	0.4
15 (32, F)	1.3	2.5

**Figura 5.26** Resultados de un estudio donde se probó el extracto de alcachofa como preventivo contra la resaca. Todos los participantes fueron sometidos a la prueba una vez con placebo y otra con el extracto con un intervalo de una semana. Cada uno de ellos calificó la severidad de 20 síntomas de la resaca en una escala desde cero (ninguno) hasta 10 ("el grado peor imaginable"). Se sacó un promedio de las 20 calificaciones como calificación total, la cual está listada en la tabla.

- ¿Cuántos participantes experimentaron una resaca peor con el placebo que con el extracto de alcachofa?
- Cuántos participantes experimentaron una resaca peor con el extracto de alcachofa?
- \_\_\_\_\_ siempre sufren cambios al participar en una reacción. (Elige todas las respuestas correctas.)
  - Las enzimas
  - Los cofactores
  - Los reactivos
  - Las coenzimas
- Di el nombre de un factor ambiental que influye típicamente en el funcionamiento de las enzimas.
- Una ruta metabólica \_\_\_\_\_.
  - se emplea para sintetizar o descomponer moléculas
  - genera calor
  - incluye una cadena de transferencia de electrones
  - a y c
  - todas las anteriores
- La difusión es el desplazamiento de iones o moléculas de una región de \_\_\_\_\_ (mayor/menor) concentración a otra de \_\_\_\_\_ (mayor/menor) concentración.
- Menciona el nombre de una molécula que pueda difundirse fácilmente a través de la bicapa de lípidos.
- Los transportadores que requieren energía ayudan a los iones de sodio a atravesar la membrana de la célula. Éste es un caso de \_\_\_\_\_.
  - transporte pasivo
  - transporte activo
  - difusión facilitada
  - a y c
- Al sumergir una célula humana viva en una solución hipotónica, el agua \_\_\_\_\_.
  - tendrá a difundirse hacia el interior de la célula
  - se difundirá saliendo de la célula
  - no presentará movimiento neto
  - se desplazará al interior por endocitosis
- Las vesículas se forman durante \_\_\_\_\_.
  - la endocitosis
  - la exocitosis
  - la fagocitosis
  - la halitosis
  - de a a c
  - todos los anteriores
- Expresa las cifras que citaste en las preguntas 1 y 2 como porcentaje del número total de participantes. ¿Qué diferencia existe entre los porcentajes?
- ¿Apoyan estos resultados la hipótesis de que el extracto de alcachofa es un tratamiento eficaz contra la resaca? Explica tu respuesta.
- Relaciona los términos de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

___ reactivo	a. ayuda a las enzimas
___ enzima	b. se forma al finalizar una reacción
___ primera ley de la termodinámica	c. participa en una reacción
___ producto	d. no sufre cambios al participar en una reacción
___ cofactor	e. la energía no se crea ni se destruye
___ gradiente	f. es la base de la difusión
___ transporte pasivo	g. no requiere suministro de energía
___ transporte activo	h. una célula circunda a otra
___ fagocitosis	i. requiere suministro de energía

Preguntas adicionales disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

- A menudo, los estudiantes novatos de física aprenden los conceptos fundamentales de termodinámica por dos frases: primera, es imposible ganar. Segundo, es imposible salir tablas. Explica estas frases.
- Las moléculas de agua tienden a difundirse en respuesta a su propio gradiente de concentración. ¿Cómo es posible que el agua se encuentre a mayor o a menor concentración?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Flujo de energía y reciclado de materiales; Contabilidad química; Energía de activación; Cómo funcionan las enzimas; Enzimas y temperatura; Inhibición por retroalimentación; Efectos alostéricos; Control de la liberación de energía; Difusión; Ósmosis; Permeabilidad selectiva; Tonicidad; Transportes pasivo y activo; Endocitosis y exocitosis; Fagocitosis.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

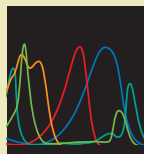




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Antes de comenzar, te será útil repasar los siguientes temas: flujo de energía a través de la biosfera (secciones 5.2 y 5.3), niveles de energía de los electrones (2.3), enlaces químicos (2.4), carbohidratos (3.3), proteínas de membrana (4.4) y antioxidantes (5.4). Estudiar los cloroplastos (4.9) y las especializaciones de la superficie de las células vegetales (4.11) te permitirá comprender la fotosíntesis. En este capítulo presentaremos un ejemplo de cómo las células colectan la energía mediante cadenas de transporte de electrones (5.5).



### Receptores de arcoíris

El flujo de energía a través de la biosfera comienza cuando la clorofila y otros pigmentos fotosintéticos absorben la energía de la luz visible. En las plantas, algunas

bacterias y muchos protistas esa energía dirige la síntesis de glucosa y de otros carbohidratos.



### ¿Qué es la fotosíntesis?

En los cloroplastos de las plantas y de muchos tipos de protistas, la fotosíntesis se lleva a cabo en dos etapas.

En la primera etapa, la energía solar se convierte en energía química. Las moléculas que se forman en la primera etapa potencian la formación de azúcares en la segunda etapa.

# 6 Fotosíntesis: el comienzo

## 6.1 Energía verde

En nuestros días, decir que la comida es el combustible del ser humano está tomando un nuevo sentido. Con el aumento de los precios de los combustibles fósiles, existe cada vez mayor demanda de biocombustibles (aceites, gases y alcoholes elaborados a partir de materia orgánica no fosilizada). Mucho del material que hoy se utiliza para la producción de biocombustible proviene de cultivos alimenticios como maíz, soya y azúcar de caña. Mantener este tipo de cultivos suele ser muy caro y dañino para el ambiente, y utilizarlos para elaborar combustibles compromete el abasto de alimento. Además, esto último contribuye a aumentar los precios de los alimentos a nivel mundial.

¿Cómo fue que terminamos compitiendo con nuestros autos por el alimento? Sucede que ambos necesitamos del mismo combustible: la energía que las plantas almacenan en los enlaces químicos. Los combustibles fósiles como el petróleo, el carbón vegetal y el gas natural se formaron a partir de los residuos de antiguos pantanos boscosos que se descompusieron y compactaron durante millones de años; están conformados por moléculas que fueron sintetizadas por plantas muy antiguas. En cambio, los biocombustibles y los alimentos están hechos de moléculas sintetizadas por las plantas actuales.

Los organismos **autótrofos** obtienen la energía directamente del ambiente y el carbono a partir de las moléculas inorgánicas (*auto-* significa por sí mismo; *-trofo* se refiere a la nutrición). Las plantas y la mayoría de los otros autótrofos elaboran su propio alimento por medio de la **fotosíntesis**, un proceso en el cual aprovechan la energía de la luz solar para formar carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua. Por esta razón, la fotosíntesis alimenta en forma directa o indirecta a la mayor parte de los seres vivos en la Tierra. Los animales y otros organismos **heterótrofos** consiguen energía y carbono al degradar moléculas orgánicas elaboradas por otros organismos (*hetero-* significa otros). Nosotros los humanos, al igual

**autótrofo** Organismo que elabora su propio alimento usando el carbono de moléculas inorgánicas, como  $\text{CO}_2$ , y la energía del ambiente.

**fotosíntesis** Ruta metabólica por la cual la mayoría de los autótrofos capturan la energía lumínica y la usan para elaborar azúcares a partir de  $\text{CO}_2$  y agua.

**heterótrofo** Organismo que obtiene energía y carbono a partir de compuestos orgánicos sintetizados por otros organismos.

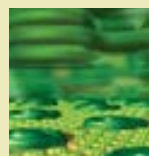
que muchos organismos, nos mantenemos vivos extrayendo la energía de moléculas que fueron formadas por fotosintetizadores.

Gran parte de la energía es almacenada en los enlaces químicos de las moléculas sintetizadas por las plantas. Esa energía puede alimentar a los heterótrofos, como cuando una célula animal logra la síntesis de ATP al romper los enlaces de los azúcares. También puede mover nuestros autos, los cuales dependen de la energía que es liberada al quemar combustibles fósiles y biocombustibles. Los dos procesos se basan en el mismo principio: liberar energía rompiendo los enlaces de las moléculas orgánicas. Ambos usan oxígeno para romper dichos enlaces, y ambos producen dióxido de carbono.

El maíz y otros cultivos son ricos en aceites, almidones y azúcares que pueden ser procesados para elaborar biocombustibles. El almidón que contienen los granos de maíz, por ejemplo, puede ser enzimáticamente degradado a glucosa, la cual es convertida en etanol por bacterias heterótrofas o por levaduras. La elaboración de los biocombustibles a partir de otros tipos de materia vegetal requiere pasos adicionales porque estos materiales contienen una mayor proporción de celulosa. Degradar este carbohidrato duro e insoluble a sus monómeros de glucosa agrega un costo sustancial al biocombustible producido. Los investigadores están tratando de encontrar formas menos costosas para degradar cantidades abundantes de celulosa en hierbas de rápido crecimiento como el pasto varilla (figura 6.1) y en desperdicios agrícolas como astillas de madera, paja de trigo, tallos de algodón y cascarilla de arroz.



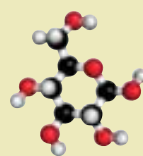
**Figura 6.1** Biocombustibles. *Página opuesta*, pasto varilla (*Panicum virgatum*), una maleza silvestre que crece en las praderas de Norteamérica. *Arriba*, los investigadores Ratna Sharma y Mari Chinn, de la Universidad Estatal de Carolina del Norte, trabajan para reducir los costos de producción de los biocombustibles a partir de biomasa como la del pasto varilla y los desechos agrícolas.



### Síntesis de ATP y NADPH

El ATP se forma en la primera etapa de la fotosíntesis, la cual es dependiente de la luz debido a que las reacciones toman

la energía de ella. La coenzima NADPH se forma en una vía no cíclica que libera oxígeno. El ATP se forma en una vía cíclica que no libera oxígeno.



### Elaboración de azúcares

La segunda etapa es la parte de "síntesis" de la fotosíntesis. Los azúcares se ensamblan a partir de átomos de carbono y de oxígeno presentes en el  $\text{CO}_2$ . Las

reacciones utilizan la energía de los enlaces químicos del ATP, y de los electrones donados por moléculas de NADPH que se formaron en la primera etapa de la fotosíntesis.



### Vías alternativas

Algunos detalles de las reacciones independientes de la luz varían entre los organismos en respuesta a adaptaciones evolutivas en diferentes

condiciones ambientales.



## 6.2 Luz solar como fuente de energía

- › Los organismos fotosintéticos usan pigmentos para capturar la energía de la luz solar.
- ◀ Vínculos a Electrones 2.3, Enlaces químicos 2.4, Carbohidratos 3.3, Plástidos 4.9, Energía 5.2, Antioxidantes 5.4

### Propiedades de la luz

El flujo de energía a través de casi todos los ecosistemas de la Tierra inicia cuando los organismos fotosintéticos interceptan la energía del sol. Aprovechar la energía limpia de la luz solar para hacer trabajo es una tarea complicada; de lo contrario, ya habríamos encontrado una manera económica y viable de hacerlo. Las plantas lo hacen convirtiendo la energía de la luz en energía química, la cual es utilizada por la mayor parte de los organismos para realizar trabajo celular. El primer paso incluye la captura de la luz. Para entender cómo sucede, es necesario tener nociones básicas acerca de la naturaleza de la luz.

La mayor parte de la energía que alcanza la superficie de la Tierra llega en forma de luz visible, así que no debe sorprendernos que ésta sea la energía que dirige la fotosíntesis. La luz visible es una pequeña parte de un gran espectro de la energía electromagnética que irradia el sol. Al igual que las demás formas de energía electromagnética, la luz viaja en ondas a través del espacio de manera parecida a como viajan las olas en el mar. La distancia entre las crestas de dos ondas sucesivas es la **longitud de onda** de la luz, que se mide en nanómetros (nm). Veinticinco millones de nanómetros equivalen a una pulgada (2.54 centímetros).

La luz visible se encuentra entre las longitudes de 380 y 750 nanómetros. Los seres humanos percibimos la luz de algunas longitudes de onda en este rango como los diferentes colores, y la combinación de

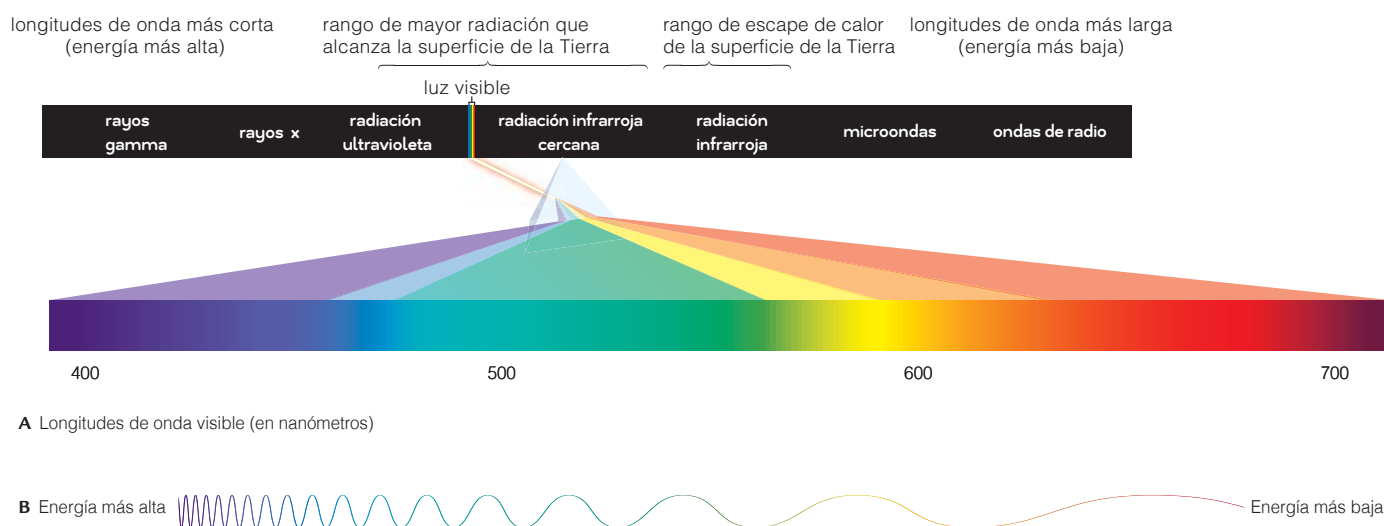
todas las longitudes de onda la percibimos como el color blanco. La luz blanca se separa en sus colores componentes cuando pasa a través de un prisma. El prisma desvía más las longitudes de onda largas que las cortas, formando un arcoíris de colores (figura 6.2A).

La luz viaja en ondas, pero también se organiza en paquetes de energía llamados fotones o cuantos. La energía de un fotón y su longitud de onda están relacionadas, de modo que todos los fotones que viajan a la misma longitud de onda contienen la misma cantidad de energía. Los fotones con la mínima cantidad de energía viajan en las longitudes de onda más largas; aquellos que llevan la mayor energía viajan en longitudes de onda más cortas (figura 6.2B). Los fotones de longitudes de onda menores a 380 nanómetros transportan energía suficiente para alterar o romper los enlaces químicos del ADN y de otras moléculas biológicas. Por eso la luz UV (ultravioleta), los rayos x y los rayos gamma son una amenaza para la vida.

### Pigmentos: en busca del arcoíris

Los fotosintetizadores utilizan pigmentos para capturar la luz. Un **pigmento** es una molécula orgánica que absorbe la luz de longitudes de onda específicas de manera selectiva. Las longitudes de onda de la luz que no se absorben se reflejan, y la luz reflejada confiere a cada pigmento su color característico. Por ejemplo, un pigmento que absorbe luz violeta, azul y verde refleja el resto del espectro de la luz visible, es decir, luz amarilla, naranja y roja. Este pigmento aparece de color naranja para nosotros.

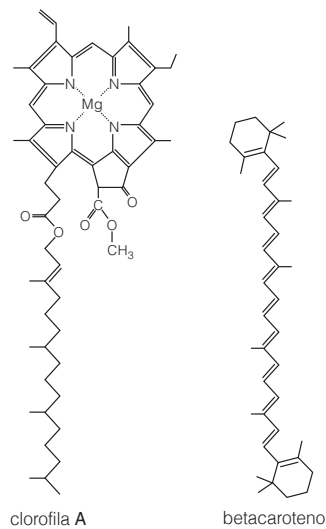
La **clorofila A** es por mucho el pigmento fotosintético más común en las plantas, y también en los protistas y bacterias fotosintéticos. La clorofila A absorbe luz violeta y roja, de tal forma que la vemos de color verde. Los pigmentos accesorios, incluyendo otras



**Figura 6.2 Animada** Propiedades de la luz. **A** Espectro electromagnético de energía radiante, la cual ondula a través del espacio como ondas que medimos en nanómetros. La luz visible constituye una pequeñísima parte del espectro. Las gotas de la lluvia, o bien un prisma, pueden separar las longitudes de onda que la componen, las cuales percibimos como diferentes colores. **B** La luz está organizada en paquetes de energía llamados fotones. Entre más corta es la longitud de onda de un fotón, mayor es su energía.

Pigmento	Color	Presencia			
		Plantas	Protistas	Bacterias	Arqueas
Clorofila A	verde	●	●	●	
Otras clorofilas	verde	●	●	●	
<b>Ficobilinas</b>					
ficocianobilina	azul		●	●	
ficoeritrobilina	rojo		●	●	
ficoviolobilina	violeta		●	●	
<b>Carotenoides</b>					
betacaroteno	naranja	●	●	●	
licopeno	rojo	●	●		
luteína	amarillo	●	●	●	
zeaxantina	amarillo	●	●	●	
fücoxantina	café	●	●		
Antocianina	rojo a azul		●		
Retinal	violeta				●

A



B

**Figura 6.3** Ejemplos de pigmentos fotosintéticos.

**A** Los pigmentos fotosintéticos son capaces de absorber casi todas las longitudes de onda de la luz visible de forma colaborativa.

**B** Estructuras de dos pigmentos fotosintéticos. La estructura en forma de anillo que atrapa la luz de la clorofila es casi idéntica al grupo hemo. Los grupos hemo son parte de la hemoglobina, la cual es un pigmento rojo.

clorofilas, trabajan en compañía de la clorofila A para coleccionar un amplio rango de longitudes de onda de la luz y llevar a cabo la fotosíntesis. Los colores de algunos de los más de 600 pigmentos accesorios que se conocen se muestran en la **figura 6.3A**.

Los pigmentos accesorios suelen ser moléculas de múltiple propósito. Sus propiedades antioxidantes protegen a las plantas y a otros organismos de los efectos dañinos de la luz UV de los rayos solares; sus colores vistosos atraen animales a los frutos maduros o polinizadores hacia las flores. Tú ya conoces algunas de estas moléculas, pues le dan el color a las raíces, frutos y flores. Por ejemplo, las zanahorias son de color naranja debido a que tienen demasiado betacaroteno (también llamado  $\beta$ -caroteno). El color amarillo del maíz se debe a la zeaxantina. El color de un tomate cambia de verde a rojo conforme madura porque sus cloroplastos, que contienen clorofila, se desarrollan en cromoplastos, que contienen licopeno (sección 4.9). Las rosas son rojas y las violetas son azules por su contenido de antocianina.

La mayoría de los organismos fotosintéticos usan una combinación de pigmentos para efectuar la fotosíntesis. En las plantas, las clorofilas suelen ser tan abundantes que enmascaran los colores de los otros pigmentos, y es por ello que las hojas suelen ser de color verde. Las hojas verdes de muchas plantas cambian de color durante el otoño porque dejan de producir pigmentos para prepararse a entrar en un periodo de latencia. La clorofila se degrada más rápido que los demás pigmentos, tornándose las hojas de

color rojo, naranja, amarillo o violeta conforme decae su contenido de clorofila y sus pigmentos accesorios se vuelven visibles.

La parte de un pigmento que atrapa la luz es una agrupación de átomos en la que los enlaces sencillos se alternan con enlaces dobles (**figura 6.3B**). Los electrones de esas agrupaciones absorben fotones con facilidad, de modo que las moléculas de pigmento funcionan un poco como antenas especializadas en recibir la energía de la luz de sólo algunas longitudes de onda.

La absorción de un fotón excita los electrones. Recuerda que la entrada de energía puede lanzar un electrón a un nivel de energía superior (sección 2.3). El electrón excitado regresa con rapidez a un nivel de energía inferior al emitir la energía extra. Las células fotosintéticas pueden capturar la energía emitida por un electrón que está retornando a un nivel de energía más bajo. Conjuntos de clorofilas y de otros pigmentos en estas células retienen la energía pasándosela entre ellas en forma sucesiva. Cuando la energía llega a un par especial de clorofilas, entonces inician las reacciones de la fotosíntesis.

### Para repasar en casa ¿Cómo absorben la luz los organismos fotosintéticos?

- La energía radiante del sol viaja en forma de ondas a través del espacio y está organizada en paquetes llamados fotones.
- El espectro de la energía radiante del Sol incluye la luz visible. Los humanos percibimos las diferentes longitudes de onda de la luz visible como diferentes colores. Entre más corta es la longitud de onda, mayor es la cantidad de energía.
- Los pigmentos absorben la luz de longitudes de onda específicas. Las especies fotosintéticas usan pigmentos como la clorofila A para extraer la energía de la luz para la fotosíntesis.

**clorofila A** Principal pigmento fotosintético de las plantas.

**longitud de onda** Distancia entre las crestas de dos ondas de luz sucesivas.

**pigmento** Molécula orgánica que puede absorber la luz de ciertas longitudes de onda.



## 6.3 Exploración del arcoíris

- Los pigmentos fotosintéticos trabajan en forma conjunta para extraer la energía de diferentes longitudes de onda.

En 1882, el botánico Teodoro Engelmann diseñó un experimento para probar su hipótesis de que el color de la luz afectaba la fotosíntesis. Ya se sabía que la fotosíntesis liberaba oxígeno, de modo que Engelmann usó la cantidad de oxígeno liberada por células fotosintéticas como una medida de cuánta fotosíntesis estaba ocurriendo en ellas. Utilizó un prisma para dividir un rayo de luz en sus colores componentes, luego dirigió el espectro resultante a través de una cadena de *Chladophora*, un alga fotosintética (figura 6.4A), suspendida en una gota de agua.

El equipo para detectar el oxígeno aún no se había inventado, por lo que Engelmann usó una bacteria aerobia para saber dónde era más alta la concentración de oxígeno en el agua. Las células de bacteria que se movían por toda el agua se concentraban donde la luz violeta o roja pasaba a través de la cadena de algas (figura 6.4B). Engelmann concluyó que las células del alga iluminadas por la luz de estos colores liberaban la mayor cantidad de oxígeno, un signo de que la luz violeta y la luz roja son las mejores para dirigir la fotosíntesis.

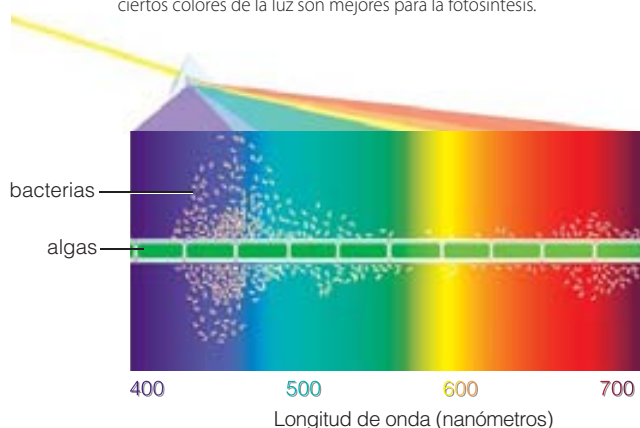
El experimento de Engelmann le permitió identificar de manera correcta los colores de la luz que son más eficientes para llevar a cabo la fotosíntesis en *Chladophora*: el rojo y el violeta. Sus resultados constituyeron un espectro de absorción, que es representado por una gráfica que muestra la eficiencia con que las diferentes longitudes de onda de la luz son absorbidas por una sustancia. Los picos de la gráfica indican las longitudes de onda de la luz mejor absorbidas por la sustancia (figura 6.4C). Los resultados de Engelmann representan el espectro combinado de todos los pigmentos fotosintéticos en *Chladophora*.

La mayoría de los organismos fotosintéticos usan una combinación de pigmentos para dirigir la fotosíntesis, y esta combinación es diferente en cada especie. ¿Por qué? Las diferentes longitudes de onda de la luz solar llegan en distintas proporciones en diferentes regiones de la Tierra. El conjunto particular de pigmentos de cada especie es una adaptación que le permite a un organismo absorber las longitudes de onda de la luz particulares disponibles en su hábitat.

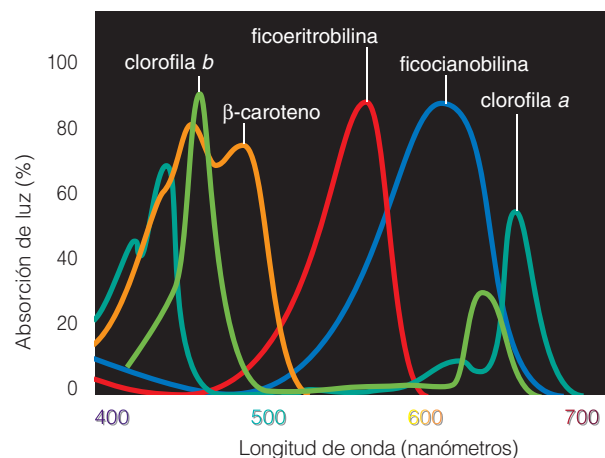
Por ejemplo, el agua absorbe la luz entre las longitudes de onda de 500 a 600 nm con menor eficiencia que la de otras longitudes de onda. Las algas que viven en aguas profundas tienen pigmentos que absorben la luz en el rango de 500–600 nm, el cual es el rango que el agua no absorbe muy bien. Las ficobilinas son los pigmentos más comunes en las algas de aguas profundas.



A Micrografía de campo claro de células fotosintéticas en una cadena de *Chladophora*. Engelmann usó esta alga verde para demostrar que ciertos colores de la luz son mejores para la fotosíntesis.



B Engelmann dirigió la luz que pasaba a través de un prisma para que las franjas de colores atravesaran la gota de agua sobre un portaobjetos. El agua contenía una cadena de *Chladophora* y la bacteria que requería oxígeno. La bacteria se concentró alrededor de las células del alga que liberaban la mayor cantidad de oxígeno y, por lo tanto, estaban realizando la fotosíntesis en forma más activa. Esas células eran las que se encontraban expuestas a la luz roja y la luz violeta.



C Espectro de absorción de algunos pigmentos fotosintéticos. El color de las líneas es el color característico de cada pigmento.

**Figura 6.4 Animada** Descubrimiento de que la fotosíntesis es dirigida por longitudes de onda de luz particulares. Teodoro Engelmann usó el alga verde *Chladophora* A en un primer experimento B. Sus resultados constituyeron uno de los primeros espectros de absorción.

C Los espectros de absorción de las clorofilas A y B, del betacaroteno y de dos ficobilinas, revelan la eficiencia con la cual estos pigmentos absorben diferentes longitudes de onda de la luz visible.

» **Adivina:** De los cinco pigmentos representados en C, ¿cuáles son los tres pigmentos fotosintéticos principales en *Chladophora*?

Respuestas: Clorofila A, clorofila B y beta-caroteno.

### Para repasar en casa ¿Por qué las células usan más de un pigmento fotosintético?

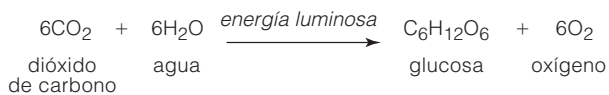
- La combinación de pigmentos permite a los organismos fotosintéticos capturar de modo más eficiente el rango particular de longitudes de onda de la luz que llega al hábitat en el que se desarrollan.

## 6.4 Generalidades acerca de la fotosíntesis

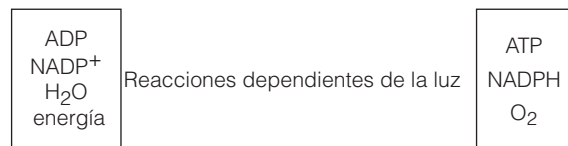
- ▶ La fotosíntesis se lleva a cabo en dos etapas en los cloroplastos de las plantas y de otros eucariontes fotosintéticos.

El **cloroplasto** es un organelo que se especializa en la fotosíntesis en las plantas y en muchos protistas (figura 6.5). Los cloroplastos vegetales tienen dos membranas externas y están llenos de una matriz semilíquida llamada **estroma**. El estroma contiene el ADN del cloroplasto, algunos ribosomas y tilacoides. Los pliegues de la **membrana del tilacoide** forman apilamientos de discos (tilacoides) que están interconectados por canales. El espacio interno de todos los discos y canales forma un compartimento continuo.

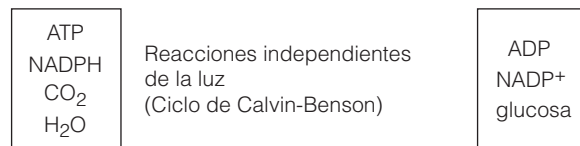
De manera general, la fotosíntesis puede resumirse en la siguiente ecuación:



Sin embargo, la fotosíntesis no es una sola reacción. Es una serie de reacciones que se realizan en dos etapas. La primera etapa se lleva a cabo en la membrana del tilacoide. Es dirigida por la luz, de tal forma que las reacciones colectivas de esta etapa se denominan **reacciones dependientes de la luz**. Dos conjuntos diferentes de reacciones dependientes de la luz conforman una ruta no cíclica y una cíclica. Ambas rutas convierten la energía de la luz en la energía química de los enlaces del ATP. La ruta no cíclica, que es la vía principal de los cloroplastos, produce NADPH y O<sub>2</sub> además del ATP:



Las reacciones de la segunda etapa de la fotosíntesis que se desarrollan en el estroma elaboran glucosa y otros carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua. La energía luminosa no las activa, de ahí que se les llame **reacciones independientes de la luz**. Estas reacciones captan la energía liberada por el ATP y las coenzimas producidas en la primera etapa:



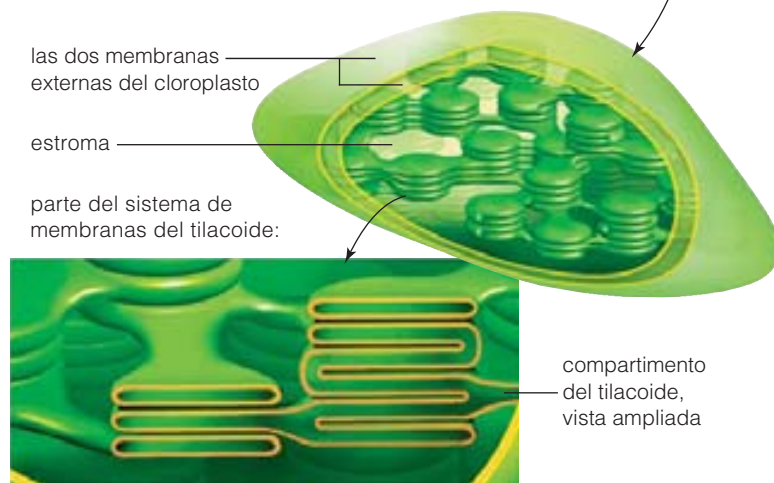
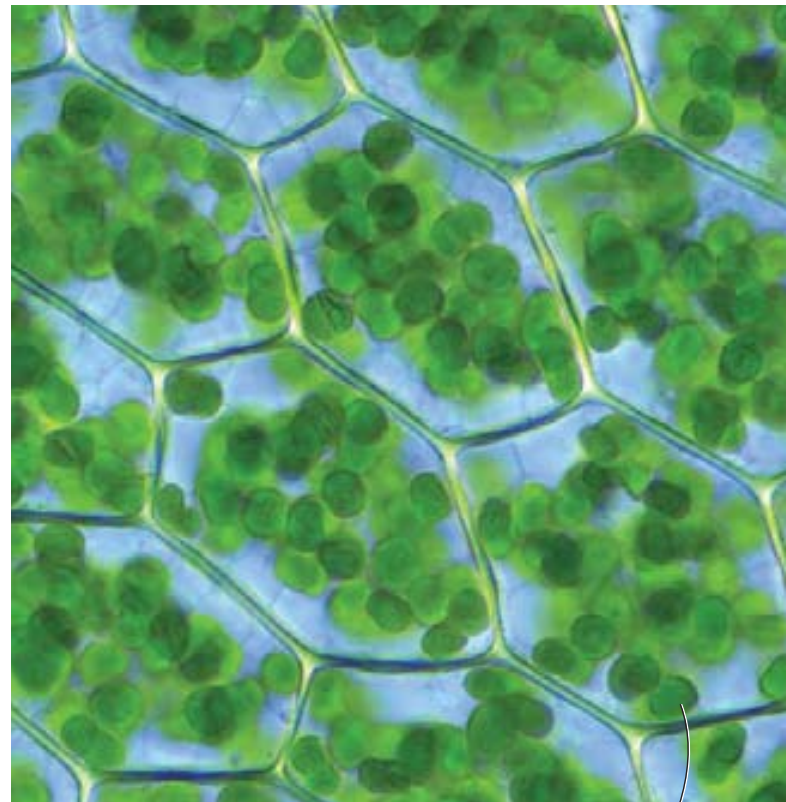
**cloroplasto** Organelo de plantas y algunos protistas especializado para la fotosíntesis.

**estroma** Matriz semilíquida entre la membrana del tilacoide y las dos membranas externas de un cloroplasto.

**membrana del tilacoide** Sistema de membranas internas altamente plegadas de un cloroplasto; forman un compartimento continuo en el estroma.

**reacciones dependientes de la luz** Primera etapa de la fotosíntesis; convierten la energía luminosa en la energía química del ATP y el NADPH.

**reacciones independientes de la luz** Segunda etapa de la fotosíntesis; usa ATP y NADPH para elaborar los azúcares a partir de agua y CO<sub>2</sub>.



**Figura 6.5 Animada** El cloroplasto: sitio de la fotosíntesis en una hoja típica. La micrografía muestra células repletas de cloroplastos del musgo *Plagiomnium affine*.

### Para repasar en casa ¿Qué es la fotosíntesis y dónde se lleva a cabo en las células eucariontes?

- ▶ En la primera etapa de la fotosíntesis, la energía luminosa dirige la formación de ATP y NADPH, y se libera oxígeno. En las células eucariontes, estas reacciones dependientes de la luz se realizan en la membrana del tilacoide de los cloroplastos.
- ▶ En la segunda etapa de la fotosíntesis, las reacciones independientes de la luz se realizan en el estroma. El ATP y el NADPH dirigen la síntesis de carbohidratos a partir de agua y dióxido de carbono.

## 6.5 Reacciones dependientes de la luz

- › Las reacciones de la primera etapa de la fotosíntesis convierten la energía de la luz en la energía de enlaces químicos.
- ◀ Vínculos a Electrones y niveles de energía 2.3, Proteínas de membrana 4.4, Cloroplastos 4.9, Energía 5.2, Cadena de transporte de electrones 5.5, Gradientes 5.6

### Captura de luz para la fotosíntesis

Cuando un pigmento en la membrana del tilacoide absorbe un fotón, la energía del fotón expulsa uno de los electrones del pigmento a un nivel de energía superior. El electrón emite la energía extra y cae de nuevo a su estado no excitado. Esa energía se perdería en el ambiente si no fuera a suceder nada más, pero en el tilacoide la energía de los electrones excitados no se pierde. Los complejos colectores de la luz la mantienen en acción. Millones de estos conjuntos circulares de clorofilas, pigmentos accesorios y proteínas están incrustados en cada membrana del tilacoide (figura 6.6). Los pigmentos que son parte de un complejo colector de luz pueden retener la energía pasándola entre ellos, como si fueran jugadores de voleibol pasando la pelota entre los miembros del equipo. La energía es enviada de una agrupación a otra hasta que un fotosistema la absorbe. Los **fotosistemas** son grupos de cientos de clorofilas, pigmentos accesorios y otras moléculas que trabajan como una unidad para comenzar las reacciones de la fotosíntesis.

### Ruta no cíclica

Las membranas de los tilacoides contienen dos tipos de fotosistemas, tipo I y tipo II, llamados así de acuerdo con el orden de su descubrimiento, y trabajan en un conjunto de reacciones conocido como la ruta no cíclica de la fotosíntesis. Estas reacciones comienzan cuando la energía que está siendo pasada entre los complejos colectores de luz llega al fotosistema II (figura 6.7). En el centro de cada fotosistema hay un par especial de moléculas de clorofila A. Cuando

un fotosistema absorbe energía, los electrones son expulsados de su par especial 1. Estos electrones entran de manera inmediata a una cadena de transporte de electrones en la membrana del tilacoide.

### Reemplazo de electrones perdidos

Un fotosistema sólo puede donar algunos electrones a las cadenas de transporte de electrones antes de ser reabastecido. Pero ¿de dónde vienen los reemplazos? El fotosistema II obtiene más electrones extrayéndolos de las moléculas de agua del compartimento del tilacoide. Esta reacción provoca que las moléculas de agua se disocian en iones hidrógeno y oxígeno 2. El oxígeno liberado se difunde fuera de la célula como gas  $O_2$ . Este y cualquier otro proceso por el cual una molécula es degradada por la energía luminosa recibe el nombre de **fotoólisis**.

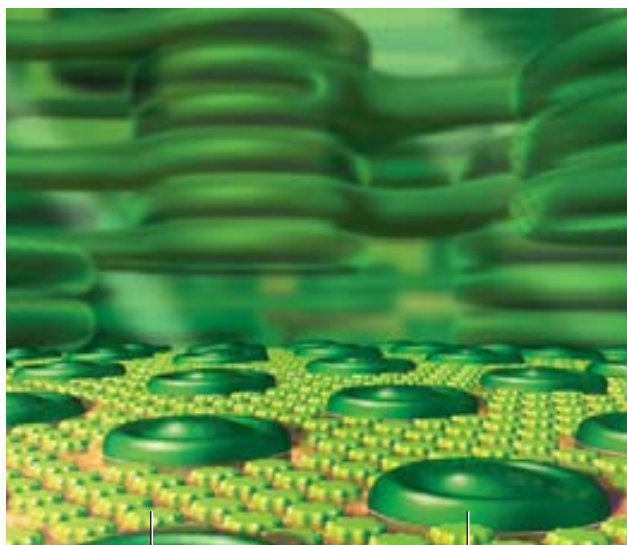
### Captación de la energía de los electrones

La conversión real de la energía luminosa en energía química sucede cuando un fotosistema dona electrones a una cadena de transporte de electrones 3. La luz no toma parte en las reacciones químicas, pero los electrones sí. Los electrones pasan de una molécula de la cadena a la siguiente en una serie de reacciones redox. Por cada reacción, los electrones liberan una cantidad pequeña de su energía extra.

Las moléculas de la cadena de transporte de electrones usan la energía liberada para impulsar el paso de los iones hidrógeno ( $H^+$ ) a través de la membrana, del estroma al compartimento del tilacoide 4. De este modo, se establece el flujo de electrones a través de la cadena de transporte de electrones y se mantiene un gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana del tilacoide. Este gradiente causa que los iones hidrógeno en el compartimento del tilacoide se muevan de regreso al estroma. Sin embargo, los iones no pueden difundirse a través de la bicapa lipídica (sección 4.4). Los  $H^+$  sólo abandonan el compartimento del tilacoide fluyendo a través de proteínas transportadoras de membrana llamadas ATP sintetasas.

El flujo de iones hidrógeno a través de una ATP sintetasa permite que esta proteína pueda unir un grupo fosfato al ADP 7, y así formar ATP en el estroma. El proceso por el cual el flujo de electrones a través de la cadena de transporte de electrones dirige la formación de ATP se conoce como **fosforilación acoplada al transporte de electrones**.

Después de que los electrones se han movido a través de la primera cadena de transporte de electrones, son aceptados por un fotosistema I. Cuando este fotosistema absorbe la energía de la luz, los electrones son expulsados de su par especial de clorofilas 5.

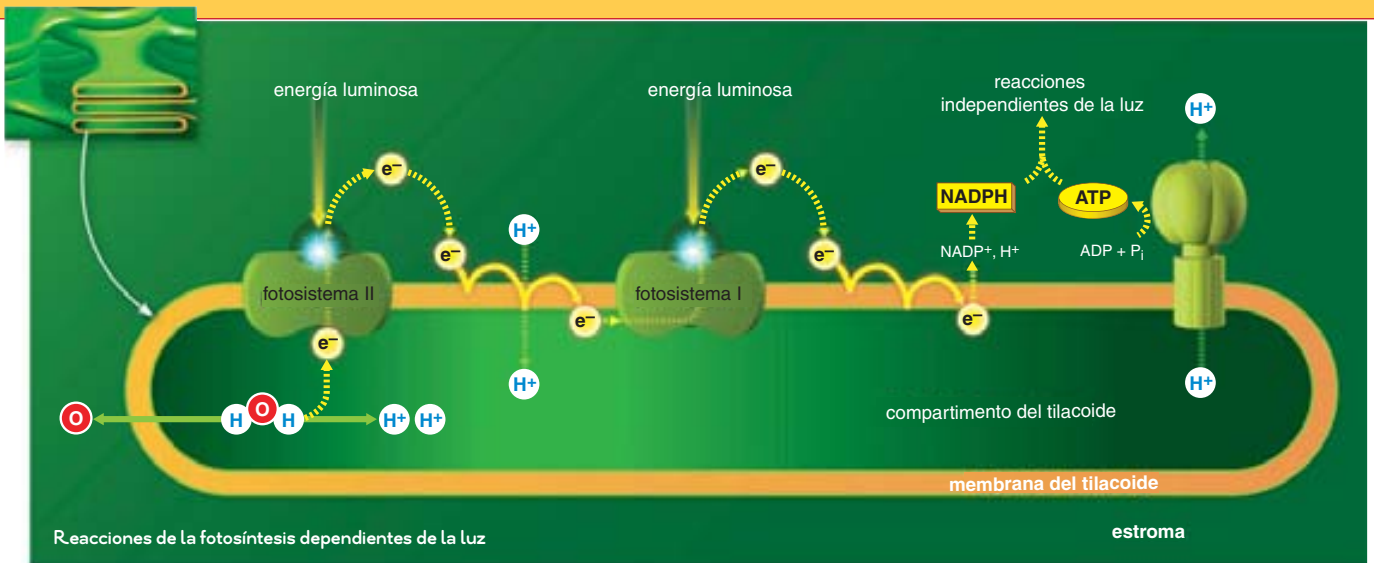


complejo colector de luz

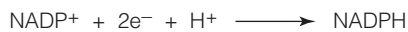
fotosistema

**Figura 6.6** Representación de algunos de los componentes de la membrana del tilacoide vistos desde el estroma. Las moléculas de las cadenas de transporte de electrones y ATP sintetasa también están presentes, pero no se muestran aquí por razones de claridad.





Estos electrones entran a una segunda cadena de transporte de electrones diferente. Al final de esta cadena, la coenzima  $\text{NADP}^+$  acepta los electrones junto con  $\text{H}^+$ , para que se forme  $\text{NADPH}$  (6):



El ATP y el NADPH seguirán formándose mientras los electrones continúen fluyendo a lo largo de las cadenas de transporte de electrones en la membrana del tilacoide, y los electrones continuarán fluyendo a través de las cadenas mientras el agua, el  $\text{NADP}^+$  y la luz sean abundantes. El flujo de electrones y la producción de ATP y NADPH disminuyen durante la noche, o cuando el agua o el  $\text{NADP}^+$  son escasos.

### Ruta cíclica

Cuando los niveles de oxígeno son altos, o cuando el NADPH se acumula en el estroma, la ruta no cíclica retrocede y se detiene. Incluso si la vía no cíclica está inactiva, una célula puede continuar produciendo ATP por fotosíntesis a través de la ruta cíclica. Esta ruta cíclica incluye al fotosistema I y a una cadena de transporte de electrones que hace circular los electrones de regreso a ella. La cadena que actúa en la ruta cíclica usa la energía de los electrones para mover los iones hidrógeno al interior del compartimento tilacoide. El gradiente de iones hidrógeno resultante dirige la formación de ATP de modo muy parecido a como lo hace en la ruta no cíclica. Sin embargo, no se forma NADPH debido a que los electrones al final de esta cadena son aceptados por un fotosistema I, y no por el  $\text{NADP}^+$ . Tampoco se forma el oxígeno ( $\text{O}_2$ ) debido que el fotosistema I no depende de la fotólisis para reabastecerse con electrones.

**fosforilación acoplada al transporte de electrones** Proceso en el cual el flujo de electrones a través de las cadenas de transporte de electrones establece un gradiente de iones hidrógeno que conduce a la formación de ATP.

**fotoólisis** Proceso por el cual la energía luminosa degrada una molécula.

**fotosistema** Agrupación de pigmentos y de proteínas que convierte la energía luminosa en energía química durante la fotosíntesis.

**Figura 6.7 Animada** Reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz. Este ejemplo muestra las reacciones no cíclicas en una membrana del tilacoide.

- 1 La energía luminosa expulsa los electrones de un fotosistema II.
- 2 El fotosistema impulsa el reemplazo de electrones a partir de las moléculas de agua, lo cual separa los iones oxígeno e hidrógeno. El oxígeno deja la célula como  $\text{O}_2$ .
- 3 Los electrones entran a una cadena de transporte de electrones en las membranas del tilacoide.
- 4 La energía perdida por los electrones a medida que se mueven en la cadena de transporte causa que los iones hidrógeno sean bombeados desde el estroma hacia el compartimento del tilacoide. En consecuencia, se forma un gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana del tilacoide.
- 5 La energía de la luz expulsa los electrones de un fotosistema I. El reemplazo de los electrones proviene de una cadena de transporte de electrones.
- 6 Los electrones se mueven a través de una segunda cadena de transporte de electrones, luego se combinan con  $\text{NADP}^+$  y  $\text{H}^+$ , formando NADPH.
- 7 Los iones hidrógeno en el compartimento del tilacoide son bombeados al interior de las ATP sintetasas por el gradiente establecido a través de la membrana del tilacoide. El flujo de los iones hidrógeno causa que las ATP sintetasas unan un grupo fosfato al ADP, por lo que el ATP se forma en el estroma.

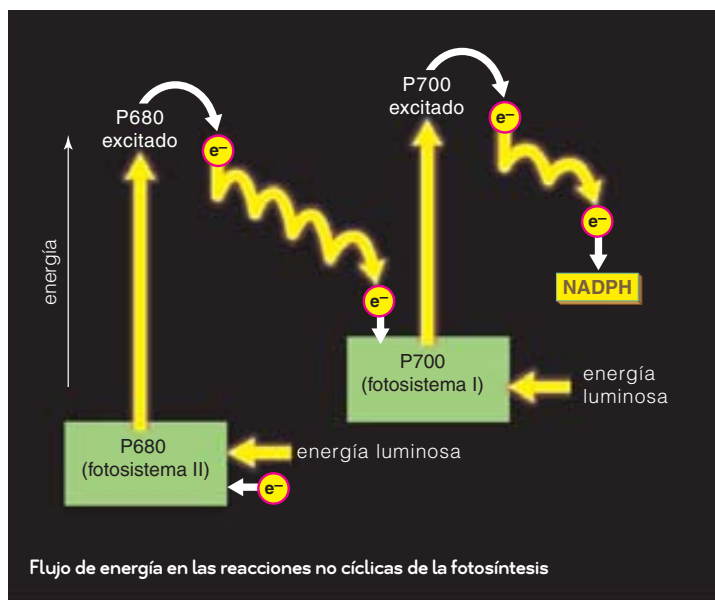
### Para repasar en casa ¿Qué sucede durante las reacciones de la fotosíntesis dependientes de luz?

- » En las reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz, las clorofilas y otros pigmentos en la membrana del tilacoide transfieren la energía de la luz a los fotosistemas.
- » La absorción de la energía causa que los electrones abandonen los fotosistemas y entren a las cadenas de transporte de electrones en la membrana. El flujo de electrones a través de las cadenas establece gradientes de iones hidrógeno que dirigen la síntesis ATP.
- » En la ruta no cíclica, el oxígeno es liberado y los electrones terminan en el NADPH.
- » Una vía cíclica que sólo involucra al fotosistema I permite que la célula continúe sintetizando ATP aunque la ruta no cíclica no esté llevándose a cabo. El NADPH no se forma y tampoco se libera oxígeno.

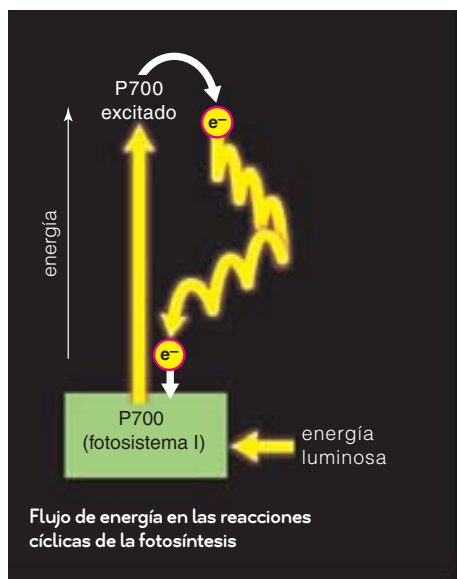


## 6.6 Flujo de energía en la fotosíntesis

- › El flujo de energía en las reacciones dependientes de la luz es un ejemplo de cómo los organismos capturan la energía del ambiente.
- ◀ Vínculos a Energía en el metabolismo 5.3, Reacciones redox 5.5



**A** La ruta no cíclica es un flujo de electrones unidireccional del agua al fotosistema II, al fotosistema I, y de éste al NADPH. Mientras el flujo de electrones continúe fluyendo a través de las dos cadenas de transporte de electrones, los  $H^+$  continuarán siendo llevados a través de la membrana del tilacoide, y el ATP y el NADPH seguirán formándose. La luz proporciona el empuje energético para que la ruta proceda de manera continua.



**B** En la ruta cíclica, los electrones expulsados del fotosistema I son regresados a éste. Mientras los electrones continúan fluyendo a través de su cadena de electrones, los  $H^+$  continuarán atravesando la membrana del tilacoide, y el ATP seguirá formándose. La luz proporciona el empuje energético para que el ciclo continúe procediendo.

**Figura 6.8** Flujo de energía en las reacciones de la fotosíntesis dependiente de la luz. La entrada de energía de una longitud de onda apropiada expulsa los electrones de un par especial de clorofilas de un fotosistema. El par especial en el fotosistema I absorbe fotones de una longitud de onda de 680 nm, por lo que se ha nombrado P680. El par especial en el fotosistema II absorbe fotones de una longitud de 700 nanómetros, y es llamado P700.

Uno de los temas recurrentes en biología es que los organismos usan la energía que capturan del ambiente para realizar procesos celulares. El flujo de energía en las reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz es un ejemplo clásico de cómo sucede esto. La **figura 6.8** compara el flujo de energía en las dos vías de reacciones dependientes de la luz.

La ruta cíclica más simple evolucionó primero y sigue operando en casi todos los organismos fotosintéticos. Más tarde, la maquinaria fotosintética en algunos organismos llegó a modificarse de tal modo que el fotosistema II se integró como parte de ella. Esa modificación fue el inicio de una secuencia combinada de reacciones que remueven los electrones de las moléculas de agua y liberan iones hidrógeno y oxígeno.

En las reacciones no cíclicas, los electrones que salen del fotosistema II no regresan a éste. En vez de ello, se incorporan en el NADPH, un potente agente reductor (donador de electrones). En las reacciones cíclicas, los electrones perdidos por el fotosistema I se reciclan. No se forma NADPH y no se libera oxígeno.

En ambas reacciones cíclicas y no cíclicas, las moléculas de las cadenas del transporte de electrones usan la energía del electrón para lanzar  $H^+$  a través de la membrana del tilacoide. Los iones hidrógeno se acumulan en el compartimento del tilacoide para formar un gradiente que potencia la síntesis de ATP.

La membrana celular de diferentes especies de bacterias fotosintéticas incorpora uno de los dos fotosistemas, sea el tipo I o el tipo II. Las cianobacterias, plantas y todos los protistas fotosintéticos usan ambos tipos de fotosistemas. Cuál de las dos vías predomina en un momento dado depende de la demanda de ATP y NADPH de los organismos.

Poseer vías alternativas es una ventaja porque las células pueden aprovechar la energía para producir NADPH y ATP, o sólo para la producción de ATP. El NADPH se acumula cuando no está siendo usado, como sucede cuando la producción de azúcar declina durante las olas de frío. El exceso de NADPH regresa a la ruta no cíclica, de modo que predomina la ruta cíclica. En esta condición la célula continúa sintetizando ATP, pero no NADPH. Cuando la producción de azúcar es alta, se acelera el requerimiento de NADPH, no se acumula, y la ruta no cíclica es la que predomina.

La luz solar y el agua son recursos ilimitados en la Tierra. Si pudiéramos usar la energía solar para dividir moléculas de agua, aunque incluso una fracción tan eficiente como el fotosistema II lo hace, tendríamos una fuente barata para obtener hidrógeno a fin de usarlo como combustible limpio y renovable.

### Para repasar en casa ¿Cómo fluye la energía durante las reacciones de la fotosíntesis?

- › La luz proporciona la energía de entrada que mantiene un flujo continuo de electrones a través de cadenas de transporte de electrones.
- › La energía perdida por los electrones durante su transporte a través de las cadenas establece un gradiente de hidrógeno que dirige la síntesis de ATP, o de ATP y NADPH.

## 6.7 Reacciones independientes de la luz: la fábrica de azúcar

› El cloroplasto es una fábrica de azúcar a cargo de las enzimas del ciclo de Calvin-Benson. Las reacciones cíclicas independientes de la luz son la parte de “síntesis” de la fotosíntesis.

◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3, Transferencia de energía al ATP y fosforilación 5.3

Las reacciones del **ciclo de Calvin-Benson** mediadas por enzimas elaboran azúcares en el estroma de los cloroplastos (figura 6.9). Estas reacciones son independientes de la luz porque su energía no las activa. En lugar de ello, usan la energía del ATP y del NADPH que se forman en las reacciones dependientes de la luz.

Las reacciones independientes de la luz usan átomos de carbono del  $\text{CO}_2$  para sintetizar los azúcares. La extracción de los átomos de carbono de una fuente inorgánica y su incorporación en una molécula orgánica es un proceso llamado **fijación de carbono**. En la mayoría de las plantas, en los protistas fotosintéticos y en algunas bacterias, la enzima **rubisco** fija el carbono adicionando  $\text{CO}_2$  a la ribulosa bisfosfato de cinco carbonos (RuBP) 1.

El intermediario de seis carbonos que se forma en esta reacción es inestable y se divide en dos moléculas de PGA de tres carbonos (fosfoglicerato). Cada uno de los PGA recibe un grupo fosfato del ATP, un hidrógeno y electrones del NADPH. Así, la energía del ATP y el poder reductor del NADPH convierte cada molécula de PGA en una molécula de PGAL (fosfoglicerato), un azúcar fosforilado 2.

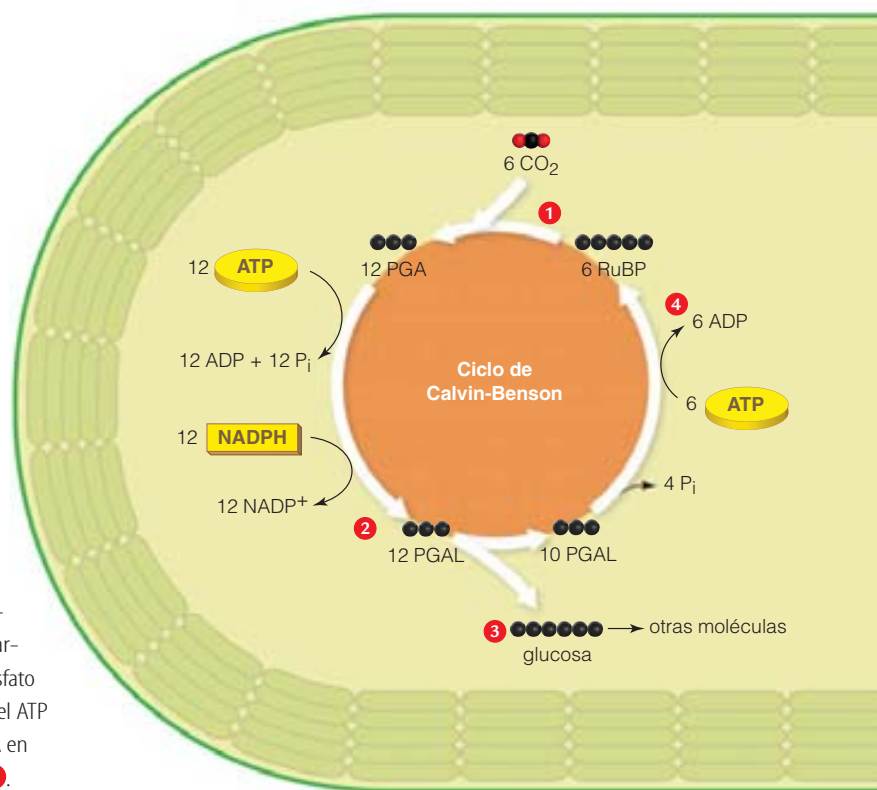
En las reacciones posteriores, dos o más moléculas de PGAL pueden combinarse y volverse a arreglar para formar carbohidratos más grandes. Recuerda que la glucosa posee seis átomos de carbono. Para elaborar una molécula de glucosa, seis  $\text{CO}_2$  deben ser unidos a seis moléculas de RuBP, y de este modo formar 12 PGAL. Dos PGAL se combinan para formar una molécula de glucosa 3. Los 10 PGAL restantes regeneran la RuBP, el compuesto inicial del ciclo 4.



glucosa

Las plantas pueden usar la glucosa que sintetizan en las reacciones independientes de la luz como subunidades para formar otras moléculas orgánicas, o pueden degradarla para obtener la energía retenida en sus enlaces. Sin embargo, la mayor cantidad de glucosa es convertida a la vez en sacarosa o almidón por otras vías que concluyen las reacciones independientes de la luz. El exceso de glucosa es almacenado en forma de gránulos de almidón dentro del estroma de los cloroplastos. Cuando los azúcares se necesitan en otras partes de la planta, el almidón es desdoblado en monómeros de azúcar, los cuales son exportados desde la célula.

**ciclo de Calvin-Benson** Reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz; ruta cíclica fijadora de carbono que forma azúcares a partir del  $\text{CO}_2$ .  
**fijación de carbono** Proceso por el cual el carbono de una fuente inorgánica como el dióxido de carbono es incorporado en una molécula orgánica.  
**rubisco** Ribulosa bisfosfato carboxilasa. Enzima fijadora de carbono en el ciclo de Calvin-Benson.



**Figura 6.7 Animada** Reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz. El esquema muestra una sección transversal de un cloroplasto con las reacciones independientes de la luz formando un ciclo en el estroma.

Los pasos mostrados son un resumen de seis ciclos de las reacciones Calvin-Benson. Las esferas de color negro representan átomos de carbono. En el apéndice VI puedes consultar los detalles de los pasos de reacción.

- 1 Seis  $\text{CO}_2$  se difunden en una célula fotosintética y luego en el cloroplasto. La rubisco une cada molécula de  $\text{CO}_2$  a una molécula de RuBP. El intermediario de la reacción se divide y se forman 12 moléculas de PGA.
- 2 Cada molécula de PGA obtiene un grupo fosfato del ATP, más un ion hidrógeno y electrones del NADPH. Se forman 12 moléculas de PGAL.
- 3 Dos moléculas de PGAL se combinan para formar una molécula de glucosa.
- 4 Los 10 restantes PGAL reciben grupos fosfatos del ATP. La transferencia los prepara para las reacciones endergónicas que regeneran las seis RuBP.

### Para repasar en casa ¿Qué sucede durante las reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz?

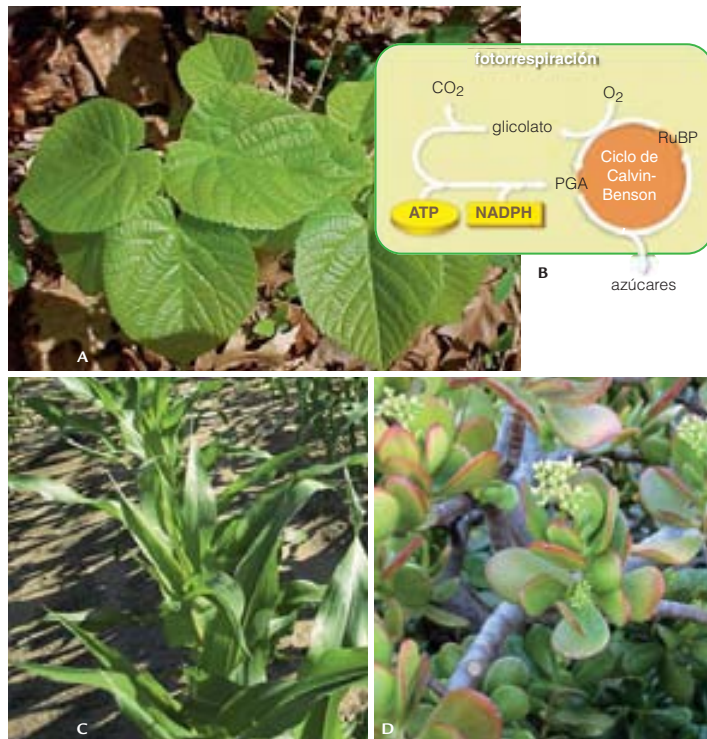
- › Las reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz se realizan gracias a la energía suministrada por el ATP y a la energía de los electrones donados por el NADPH. Ambas moléculas son formadas por las reacciones dependientes de la luz.
- › Estas reacciones fijadoras de carbono, conocidas como el ciclo de Calvin-Benson, usan hidrógeno (del NADPH), carbono y oxígeno (del  $\text{CO}_2$ ) para sintetizar azúcares.

## 6.8 Adaptaciones: diferentes rutas para la fijación del carbono

- Los ambientes son distintos. Por lo tanto, los detalles de la fotosíntesis varían.
- Vínculos a Especializaciones de la superficie celular 4.11, Controles sobre las reacciones metabólicas 5.5

Diversas adaptaciones permiten a las plantas vivir donde el agua es escasa o se encuentra disponible de manera esporádica. Por ejemplo, una cubierta delgada e impermeable llamada cutícula evita la pérdida de agua por evaporación en las partes aéreas de la planta. Sin embargo, una cutícula también evita que los gases entren y salgan de una planta a través de las células en las superficies de tallos y hojas. Los gases participan de manera importante en la fotosíntesis, por lo que las regiones de la planta que realizan la fotosíntesis con frecuencia están tapizadas de aberturas llamadas **estomas**. Cuando los estomas están abiertos, el dióxido de carbono que se utiliza en las reacciones independientes de la luz puede difundirse desde el aire hacia el interior de los tejidos fotosintéticos, mientras que el oxígeno liberado por las reacciones dependientes de la luz puede difundirse desde las células fotosintéticas hacia el aire.

Las plantas que sólo usan el ciclo de Calvin-Benson son llamadas **plantas C3**, porque el PGA de tres carbonos es el primer intermediario estable que se forma en las reacciones independientes de la luz.



**Figura 6.10 Animada** Adaptaciones para la fijación de carbono. La mayoría de las plantas, incluyendo al tilo americano (*Tilia americana* **A**), son plantas C3. **B** La fotorrespiración en las plantas C3 hace ineficiente la producción de azúcar en los días secos. Reacciones adicionales minimizan la fotorrespiración en las plantas C4 como la del maíz (*Zea mays* **C**), y las plantas CAM como las plantas de jade (*Crassula argentea* **D**).

Las plantas C3 suelen conservar agua en los días secos cerrando sus estomas. Sin embargo, cuando los estomas están cerrados, el oxígeno producido en las reacciones dependientes de la luz no puede escapar de la planta. El oxígeno que se acumula en los tejidos fotosintéticos limita la producción de azúcar. ¿Por qué? En altas concentraciones de oxígeno, la rubisco une oxígeno (en vez de carbono) a la RuBP. Esta ruta, conocida como **fotorrespiración**, produce dióxido de carbono, de tal forma que la planta pierde carbono, en vez de fijarlo (figura 6.10A,B). Además, el ATP y el NADPH son usados para convertir intermediarios de la ruta a una molécula que puede entrar al ciclo de Calvin-Benson, de modo que se requiere energía extra para sintetizar azúcares en los días secos. Las plantas C3 compensan la ineficiencia de la rubisco sintetizando muchas unidades de ésta: la rubisco es la proteína más abundante de la Tierra.

Algunas plantas poseen adaptaciones que las ayudan a minimizar la fotorrespiración. Una molécula de cuatro carbonos es el primer intermediario estable que se forma en las reacciones independientes de la luz en las plantas de maíz, de bambú y otras **plantas C4** (figura 6.10C). Estas especies de plantas fijan carbono dos veces, en dos tipos de células. En el primer tipo celular, el carbono es fijado por una enzima que no usa oxígeno aun en altos niveles de oxígeno. El intermediario producido es transportado a otro tipo celular, donde es convertido a dióxido de carbono que entra al ciclo de Calvin-Benson. Las reacciones extra mantienen altos niveles de dióxido de carbono cerca de la rubisco para minimizar la fotorrespiración.

En las cactáceas y otras **plantas CAM**, las reacciones extra se llevan a cabo en diferentes tiempos más que en diferentes células: las reacciones C4 se realizan durante el día y las del ciclo de Calvin-Benson durante la noche. En español, CAM significa metabolismo ácido de las crasuláceas y el nombre se debe a que los primeros estudios de este metabolismo se realizaron en plantas de la familia Crassulaceae (figura 6.10D).

**estomas** Aberturas en las superficies vegetales; permiten el paso de vapor de agua y gases a través de la epidermis.

**planta C3** Tipo de planta que usa sólo el ciclo de Calvin-Benson para fijar carbono.

**planta C4** Tipo de planta que minimiza la fotorrespiración fijando el carbono dos veces, en dos tipos celulares.

**planta CAM** Tipo de planta C4 que conserva agua fijando carbono dos veces, en distintas horas del día.

### Para repasar en casa ¿Cómo varían las reacciones de fijación de carbono?

- Cuando los estomas están cerrados, el oxígeno aumenta en el interior de las hojas de las plantas C3. En esta condición, la rubisco une oxígeno (en vez de dióxido de carbono) a la RuBP. Esta reacción, llamada fotorrespiración, reduce la eficiencia de la producción de azúcar, por lo que puede limitar el crecimiento de la planta.
- Las plantas adaptadas a climas o condiciones secas minimizan la fotorrespiración fijando el carbono dos veces. Las plantas C4 separan en espacio los dos conjuntos de reacciones; las plantas CAM las separan en tiempo.

## Energía verde (una vez más)



Tu cuerpo contiene cerca de 9.5 por ciento de carbono, lo cual significa que puedes contener un gran número de átomos de carbono. Pero ¿de dónde provinieron? Todos los días te alimentas de otros

organismos para obtener los átomos de carbono que tu cuerpo utiliza para obtener energía y materias primas. Esos átomos podrían haber pasado a través de otros heterótrofos antes que los comieras, pero en algún momento también fueron parte de organismos fotosintéticos. Los fotosintetizadores “le quitan” el carbono al dióxido de carbono, luego usan los átomos de carbono para sintetizar compuestos orgánicos. Tus átomos de carbono, y los de la mayoría de los otros organismos, eran parte de la atmósfera de la Tierra, donde hasta hace poco se encontraban formando moléculas de  $\text{CO}_2$ .

La fotosíntesis remueve el dióxido de carbono de la atmósfera y fija sus átomos de carbono en compuestos orgánicos. Cuando los fotosintetizadores y otros organismos aerobios degradan los compuestos orgánicos para obtener energía, los átomos de carbono son liberados en forma de  $\text{CO}_2$ , los cuales luego regresan a la atmósfera. Desde que surgió la fotosíntesis, estos dos procesos han constituido un ciclo en equilibrio con la biosfera. Aprenderás más acerca del ciclo del carbono en la sección 42.8. Por ahora, ten en cuenta que la cantidad de dióxido de carbono que la fotosíntesis absorbe de la atmósfera es aproximadamente la misma cantidad que la que los organismos liberan de regreso a ella. Al menos así lo fue hasta que aparecieron los humanos.

Hace 8 000 años los humanos empezaron a quemar los bosques para abrir terrenos a la agricultura. Cuando los árboles y otras plantas se queman, la mayor parte del carbono fijado en sus tejidos es liberado a la atmósfera como dióxido de carbono. Los incendios que suceden en forma natural también liberan dióxido de carbono.

En la actualidad estamos quemando materiales en mayor cantidad que nuestros ancestros. Además de la madera, quemamos combustibles fósiles como el carbono vegetal, el petróleo y el gas natural para satisfacer el aumento en nuestras demandas de energía (figura 6.11). Los combustibles fósiles son los residuos orgánicos de organismos antiguos. Cuando quemamos estos combustibles, el carbono que ha sido fijado en ellos por cientos de millones de años es liberado de nuevo a la atmósfera, sobre todo en forma de dióxido de carbono.

Nuestras actividades han desequilibrado el ciclo atmosférico del dióxido de carbono de la Tierra. Estamos emitiendo cada vez más  $\text{CO}_2$  a la atmósfera de la que los organismos fotosintéticos pueden fijar. Cada año liberamos cerca de 28 000 millones de toneladas de dióxido de carbono a la atmósfera, es decir, más de diez veces la cantidad que liberábamos en el año 1900. La mayor cantidad proviene de la quema de combustibles fósiles. ¿Cómo lo sabemos? Al medir la proporción de los diferentes isótopos de carbono contenidos en una muestra de  $\text{CO}_2$ , los investigadores pueden determinar hace cuánto tiempo que sus átomos de carbono pertenecieron a un organismo vivo (aprenderás más acerca de las técnicas para fechar la edad de los radioisótopos en la sección 16.5). Estos resultados



**Figure 6.10** Evidencia de las emisiones de combustible fósil a la atmósfera: el cielo sobre la ciudad de Nueva York en un día soleado.

están relacionados con el desarrollo de la extracción, refinamiento e intercambio del combustible fósil.

Los investigadores encuentran bolsones de lo que fue nuestra antigua atmósfera en la Antártida. Allí, la nieve y el hielo se han estado acumulando en capas durante los últimos 15 millones de años. El aire y el polvo atrapado en cada capa revelan la composición de la atmósfera que prevalecía cuando la capa se formó. De esta manera, ahora sabemos que el nivel de  $\text{CO}_2$  atmosférico había sido relativamente estable por cerca de 10 000 años antes de la Revolución Industrial. A partir de 1850, el nivel de  $\text{CO}_2$  ha aumentado de manera constante. Para el 2008, su nivel era mayor que el que había tenido en *24 millones de años*.

El incremento en el dióxido de carbono atmosférico está teniendo graves efectos en el clima. El  $\text{CO}_2$  contribuye al cambio climático global. Se ha detectado una tendencia al calentamiento, paralela al aumento en los niveles de  $\text{CO}_2$ . En este momento la temperatura de la Tierra está en su punto máximo en los últimos 12 000 años. Esta tendencia está afectando los sistemas biológicos en todas partes. Los ciclos vitales están cambiando. Las aves ponen huevos en etapas más tempranas de su ciclo de vida, las plantas florecen más rápido y los mamíferos están hibernando por periodos más cortos. También están cambiando los patrones de migración y los hábitats. Estos cambios podrían ser demasiado rápidos para muchas especies, y la tasa de extinción está incrementándose.

En circunstancias normales, el dióxido de carbono excedente estimula la fotosíntesis, lo cual significa una captación extra de dióxido de carbono. Sin embargo, los cambios en la temperatura y en los patrones de humedad como resultado del calentamiento global están perturbando este proceso natural, ya que están siendo dañinos para las plantas y otros fotosintetizadores.

Conseguir que la producción de biocombustibles sea económicamente viable es una de las prioridades de los investigadores de la energía. Los biocombustibles son una fuente renovable de energía. Además, a diferencia de los combustibles fósiles, utilizar materia vegetal como combustible recicla el carbono que ya está presente en la atmósfera, pues las plantas lo remueven del dióxido de carbono de la atmósfera para su crecimiento.

**¿Cómo votarías?** Hoy en día el etanol y otros biocombustibles son más costosos que la gasolina, pero provienen de fuentes de energía renovables y producen menor cantidad de emisiones. ¿Estarías dispuesto a pagar más por conducir un vehículo que use biocombustibles? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

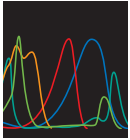
\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



## Resumen



**Sección 6.1** Los **autótrofos** elaboran su propio alimento usando la energía que obtienen directamente del ambiente y aprovechando el carbono que obtienen de fuentes inorgánicas como el  $\text{CO}_2$ . A través de las rutas metabólicas de la **fotosíntesis**, las plantas y otros autótrofos capturan la energía solar y la usan para sintetizar azúcares a partir de agua y dióxido de carbono. Los **heterótrofos** obtienen la energía y el carbono de las moléculas que otros organismos han sintetizado con anterioridad.

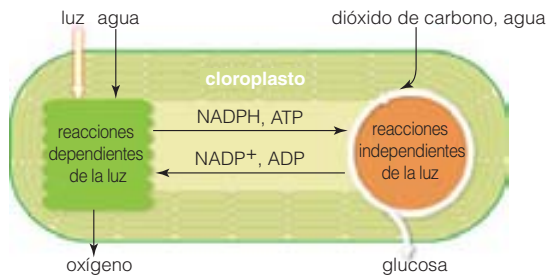


**Secciones 6.2, 6.3** La luz visible es una parte muy pequeña del espectro electromagnético de la energía radiante del sol. Esa energía viaja en ondas y está organizada en fotones o cuantos. La luz visible dirige la fotosíntesis, la cual comienza cuando los fotones son absorbidos por moléculas de pigmentos fotosintéticos. Las moléculas de **pigmento** sólo absorben la luz de algunas **longitudes de onda**; los fotones que no son capturados por un pigmento se reflejan como su color característico. El principal pigmento fotosintético es la **clorofila A**, que absorbe la luz violeta y la luz roja, por lo que tiene una apariencia de color verde. Los pigmentos accesorios absorben longitudes de onda adicionales.



**Sección 6.4** En los **cloroplastos**, las **reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz** se llevan a cabo en una **membrana del tilacoide** altamente plegada. La membrana forma un compartimiento contiguo en el interior del cloroplasto (**estroma**)

donde tienen lugar las **reacciones independientes de la luz**. El siguiente diagrama resume el proceso completo de la fotosíntesis (con las reacciones no cíclicas):

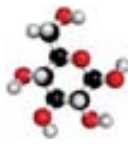


**Secciones 6.5, 6.6** En las reacciones luminosas de la fotosíntesis, los complejos que capturan la luz en la membrana del tilacoide absorben fotones y pasan la energía a los **fotosistemas**, los cuales después liberan electrones. En la ruta no cíclica, los electrones liberados del fotosistema II fluyen a través de una cadena de transporte de electrones, y luego al fotosistema I. La energía de los fotones induce al fotosistema I a liberar electrones, los cuales finalizan en el NADPH. El fotosistema II reemplaza los electrones perdidos quitándoselos al agua, la cual se disocia en  $\text{H}^+$  y  $\text{O}_2$  (un ejemplo de **fotoólisis**).

En la ruta cíclica, los electrones liberados del fotosistema I entran a una cadena de transporte de electrones, luego son reciclados en el fotosistema I. No se forma NADPH.

El ATP se forma durante la **fosforilación acoplada al transporte de electrones** en ambas rutas. Los electrones que fluyen a través de las cadenas de transporte causan que los  $\text{H}^+$  se acumulen en el compartimiento

del tilacoide. Los  $\text{H}^+$  siguen su gradiente de regreso cruzando la membrana a través de ATP sintetasas, dirigiendo la síntesis de ATP.



**Sección 6.7** La **fijación de carbono** se realiza en las reacciones independientes de la luz. En el interior del estroma, la enzima **rubisco** une un carbón del  $\text{CO}_2$  a la RuBP para iniciar el **ciclo de Calvin-Benson**.

Esta ruta cíclica usa energía suministrada por el ATP, el carbono y el oxígeno del  $\text{CO}_2$ , e hidrógeno y electrones del NADPH para sintetizar azúcares.



**Sección 6.8** Los ambientes son diferentes y, por lo tanto, también lo son los detalles de las reacciones independientes de la luz. En los días secos, las plantas conservan agua cerrando sus **estomas**. Sin embargo, cuando los estomas permanecen cerrados, el  $\text{O}_2$  producido por la fotosíntesis no puede difundirse a través de ellos. En las **plantas C3**, el alto contenido de  $\text{O}_2$  en los tejidos vegetales provoca que el oxígeno interfiera en el ciclo uniéndose a la rubisco, en vez de  $\text{CO}_2$  a la RuBP. Esta ruta, llamada **fotorrespiración**, reduce la eficiencia de la producción de azúcar. En las **plantas C4**, la fijación de carbono se produce dos veces. Las primeras reacciones liberan  $\text{CO}_2$  cerca de la rubisco, y de este modo disminuyen la fotorrespiración que ocurre cuando los estomas están cerrados. Las **plantas CAM** reducen al mínimo la fotorrespiración abriendo los estomas y fijando el carbono durante la noche.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

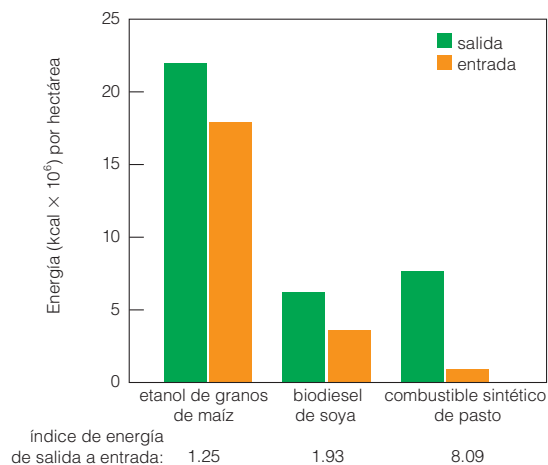
- Un gato se come un ave, la cual a su vez comió una oruga que se había alimentado de maleza. ¿Cuáles de estos organismos son autótrofos?
- ¿Qué usan los autótrofos fotosintéticos el aire como fuente de carbono y como fuente de energía? Usan \_\_\_\_\_ del aire como fuente de carbono y \_\_\_\_\_ como su fuente de energía.
- La clorofila A tiene un color verde porque absorbe sobre todo la luz  
a. violeta y roja  
b. verde  
c. amarilla  
d. azul
- En las plantas, las reacciones dependientes de la luz tienen lugar en \_\_\_\_\_.  
a. la membrana del tilacoide  
b. la membrana celular  
c. el estroma  
d. el citoplasma
- Cuando un fotosistema absorbe luz, \_\_\_\_\_.  
a. se producen azúcares fosfato  
b. los electrones son transferidos al ATP  
c. el RuBP acepta electrones  
d. los electrones son expulsados de su par especial
- En las reacciones dependientes de la luz \_\_\_\_\_.  
a. se fija el dióxido de carbono  
b. se forma ATP  
c. se forman azúcares  
d. el  $\text{CO}_2$  acepta electrones  
e. b y c  
f. a y c
- ¿Qué se acumula en el interior del compartimiento del tilacoide durante las reacciones dependientes de la luz?  
a. glucosa  
b. iones hidrógeno  
c.  $\text{O}_2$   
d.  $\text{CO}_2$

## Eficiencia energética de la producción de biocombustibles a partir del maíz, la soja y los pastos de praderas

Gran parte de la producción del maíz se cultiva de manera intensiva en vastas franjas, lo cual implica que los campesinos utilizan fertilizantes y pesticidas elaborados a partir de combustibles fósiles. El maíz es una planta anual, y cada año las cosechas tienden a causar escurrimientos que agotan el suelo y contaminan los ríos.

En el 2006, David Tilman y sus colaboradores publicaron los resultados de un estudio de 10 años en el cual compararon la energía de salida neta de varios combustibles. Los investigadores sembraron una mezcla de pastos perennes sin irrigación, fertilizantes, pesticidas ni herbicidas en un suelo arenoso tan agotado por la agricultura intensiva que ya había sido abandonado. Midieron la energía utilizable de los biocombustibles elaborados a partir de pastos, de maíz y de soja. También midieron la energía que les tomó cultivar y producir cada tipo de biocombustible. Algunos de sus resultados se muestran en la **figura 6.12**.

1. ¿Aproximadamente cuánta energía produjo el etanol de una hectárea de rendimiento de maíz? ¿Cuánta energía necesitó el cultivo de maíz para hacer el etanol?
2. ¿Cuál de los combustibles probados tuvo el más alto índice de energía de salida a energía de entrada?
3. ¿Cuál de los tres cultivos necesitó de mayor cantidad de suelo para producir una cantidad dada de biocombustible?



**Figura 6.12** La energía de entrada y de salida de biocombustibles de maíz y de soja cultivados en un campo fértil, y la de pastos cultivados en suelo infértil. Una hectárea es equivalente a 2.5 acres aproximadamente.

8. En las plantas, las reacciones dependientes de la luz tienen lugar en \_\_\_\_\_.

- a. la membrana tilacoide
- b. la membrana celular
- c. el estroma
- d. el citoplasma

9. El ciclo de Calvin-Benson comienza cuando \_\_\_\_\_.

- a. la luz está disponible
- b. el dióxido de carbono se une a la RuBP
- c. los electrones salen del fotosistema II

10. ¿Cuál de las siguientes sustancias no participa en las reacciones del ciclo de Calvin-Benson?

- a. ATP
- b. NADPH
- c. RuBP
- d. PGAL
- e.  $O_2$
- f.  $CO_2$

11. En las reacciones independientes de la luz, \_\_\_\_\_.

- a. se fija dióxido de carbono
- b. se forma ATP
- c. se forman azúcares
- d. el  $CO_2$  acepta electrones
- e. b y c
- f. a y c

12. Relaciona cada término con su descripción más apropiada.

- |                                     |  |
|-------------------------------------|--|
| ___ formación de PGAL               | a. absorbe luz                               |
| ___ fijación de $CO_2$              | b. convierte luz en energía química          |
| ___ fotólisis                       | c. se alimenta por sí mismo                  |
| ___ se forma ATP; no se forma NADPH | d. los electrones se reciclan al fotosistema |
| ___ fotorrespiración                | e. problema en plantas C3                    |
| ___ fotosíntesis                    | f. ATP, NADPH requeridos                     |
| ___ pigmento                        | g. divide moléculas de agua                  |
| ___ autótrofo                       | h. función de rubisco                        |

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. Hace casi 200 años, Juan Bautista van Helmont quiso saber de dónde obtenían las plantas en crecimiento los materiales necesarios para aumentar su tamaño. Sembró la plántula de un árbol que pesaba 2.27 kg en un barril con 90.8 kg de suelo y regó el árbol con regularidad. Después de cinco años, el árbol pesaba 77.566 kg, y el suelo 90.378 kg. Debido a que el árbol había ganado mucho peso y el suelo había perdido tan poco, concluyó que el árbol había adquirido su peso adicional absorbiendo el agua con que lo regaba. Por supuesto, estaba equivocado. ¿Qué sucedió realmente?



2. Mientras observas con atención un acuario, te das cuenta que salen burbujas de una planta acuática (izquierda). ¿Qué son las burbujas y de dónde provienen?
3. Una planta C3 absorbe un radioisótopo de carbono (como parte del  $^{14}CO_2$ ). ¿En qué compuesto orgánico estable aparecerá primero el carbono marcado? ¿Qué compuesto se formaría primero si una planta C4 absorbiera el mismo radioisótopo?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

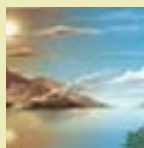
➤ Longitudes de onda de la luz; Experimento de Engelman; Sitios de la fotosíntesis en una planta; Estructura del cloroplasto; La ruta no cíclica; Ciclo de Calvin-Benson; Fotosíntesis comparada de plantas C3 y C4.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo expande el concepto del flujo de energía a través del mundo viviente (sección 5.2). Se enfoca en las reacciones y rutas metabólicas (3.2, 5.3, 5.5) que forman ATP mediante la descomposición de los carbohidratos (3.3). Estas reacciones ocurren en el citoplasma o en la mitocondria (4.9). Es importante revisar los lípidos (3.4) y las proteínas (3.5), transporte a través de membranas (4.4, 5.7), radicales libres (5.4), la cadena de transporte de electrones (5.5, 6.5) y las rutas fotosintéticas (6.4, 6.7).



### Energía de los carbohidratos

Diferentes rutas metabólicas convierten la energía química de la glucosa y de otros compuestos orgánicos en la energía química del ATP. Mediante la respiración aerobia se produce la mayor cantidad de ATP posible, de cada molécula de glucosa. En los eucariontes, esta ruta metabólica termina en la mitocondria.



### Glucólisis

La glucólisis, la primera etapa de la respiración aerobia y de la fermentación anaerobia, tiene lugar en el citoplasma. Las enzimas de la glucólisis convierten una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato con un rendimiento neto de dos ATP.



# 7 Cómo liberan energía química las células

## 7.1 Cuando las mitocondrias funcionan mal

A principio de la década de 1960, el médico sueco Rolf Luft meditaba sobre los síntomas tan extraños de una de sus pacientes. Se trataba de una mujer joven que se sentía fatigada y acalorada todo el tiempo. Aun durante los días más fríos de invierno, ella no dejaba de sudar, y su piel siempre estaba enrojecida. Era una mujer delgada, pero siempre tenía hambre. Luft dedujo que los síntomas de su paciente indicaban una alteración metabólica: sus células eran muy activas metabólicamente, pero la mayor parte de esta actividad se perdía como calor. Luft midió la actividad del metabolismo de su paciente, es decir, la cantidad de energía que su cuerpo estaba consumiendo. Aun cuando se encontraba en reposo, su consumo de oxígeno era el más alto que él había encontrado.

Al examinar una muestra de tejido encontró que el músculo esquelético de la paciente tenía muchas mitocondrias, que son las encargadas de producir ATP; pero había muchas de ellas y tenían una forma anormal. Las mitocondrias estaban produciendo muy poco ATP, a pesar de trabajar más de lo normal.

Este padecimiento, que ahora se llama síndrome de Luft, fue el primero en ser relacionado con defectos mitocondriales. Las células de una persona con síndrome de Luft son como ciudades que queman toneladas de carbón en muchas plantas de energía, pero sin obtener energía utilizable. Los músculos esquelético y cardíaco, el cerebro y otras partes del cuerpo con gran demanda de energía son los más afectados.

Actualmente se conocen más de 40 trastornos ligados a alteraciones mitocondriales. Una de ellas, llamada ataxia de Friedreich, produce la pérdida de la coordinación (ataxia), debilidad muscular y problemas cardíacos (figura 7.1). La mayoría de quienes la padecen mueren siendo adultos jóvenes.

Como los cloroplastos, descritos en el capítulo anterior, la mitocondria tiene un sistema interno de membranas plegadas que les permite producir ATP. Mediante el proceso de respiración aerobia, la cadena de transporte de electrones en la membrana mitocondrial produce un gradiente de iones hidrógeno que impulsan la producción de ATP.

En el síndrome de Luft, la cadena de transporte de electrones en la mitocondria trabaja horas extras, pero se produce muy poco ATP. En la ataxia de Friedreich, una proteína llamada frataxina no funciona



**Figura 7.1** La mitocondria, la fábrica donde se produce el ATP. Arriba, la membrana interna plegada de la mitocondria es la fuente de su función.

*Página opuesta,* las enfermedades mitocondriales como la ataxia de Friedreich produce serios problemas en la salud. Leah (izquierda) perdió su sentido del balance y su coordinación a la edad de cinco años. Seis años después ya se encontraba en silla de ruedas; actualmente es diabética y parcialmente sorda. Su hermano Joshua (derecha) no podía caminar a los 11 años, y actualmente es ciego. Ambos tienen problemas cardíacos; ambos han tenido cirugía para fusionar su espina. Mediante equipo especial asisten a la escuela y trabajan medio tiempo. Leah es una modelo profesional.

apropiadamente. Esta proteína ayuda en la síntesis de algunas de las enzimas que contienen hierro de la cadena de transporte de electrones. Cuando no funciona correctamente, los átomos de hierro que se supone deben incorporarse dentro de las enzimas, se acumulan dentro de la mitocondria. El oxígeno se encuentra dentro de la mitocondria y se forman radicales libres cuando el oxígeno reacciona con los átomos de hierro (sección 5.4). Cuando se acumula demasiado hierro en la mitocondria, también se forman muchos radicales libres. Estos radicales libres destruyen las moléculas de la vida mucho más rápido de lo que pueden ser reparadas o reemplazadas. Con el tiempo, la mitocondria deja de funcionar, y la célula muere.

Ya tienes una idea de cómo las células obtienen energía mediante la cadena de transporte de electrones. Algunos detalles de estas reacciones varían de un organismo a otro, pero todas las formas vivientes dependen de esta maquinaria, encargada de formar ATP. En este capítulo, cuando pienses en la mitocondria, recuerda que sin ella, no producirías suficiente ATP ni siquiera para leer acerca de cómo lo hacen.



### Respiración aerobia

Las etapas finales de la respiración aerobia descomponen el piruvato en  $\text{CO}_2$ . Muchas de las coenzimas que

son reducidas transfieren electrones e iones hidrógeno a la cadena de transporte de electrones, donde se forma ATP mediante fosforilación.



### Fermentación

Las rutas de la fermentación comienzan con la glucólisis. Otras sustancias diferentes del oxígeno actúan como los aceptores

finales de estas rutas. En comparación con la respiración aerobia, el rendimiento neto de ATP de la fermentación es muy poco.



### Otras rutas metabólicas

Otras moléculas, además de los carbohidratos, también son fuentes de energía para los organismos

animales. Los lípidos y las proteínas de la dieta pueden ingresar a la glucólisis o al ciclo de Krebs por distintas rutas metabólicas.



## 7.2 Obtención de la energía de los carbohidratos

- › Los fotótrofos utilizan el ATP que producen por fotosíntesis para fabricar azúcares.
- › La mayoría de los organismos, incluyendo a los fotótrofos, producen ATP mediante la descomposición de azúcares y otros compuestos orgánicos.
- ◀ Vínculos a Flujo de energía 5.2, Radicales libres 5.4, Rutas metabólicas 5.5, Fotosíntesis 6.4

### Evolución de la atmósfera de la Tierra

Las primeras células de la Tierra no usaban la luz solar como fuente de energía. Como algunas de las arquea modernas, esos organismos ancestrales extraían la energía y los átomos de carbono de moléculas simples, como el metano y el sulfuro de hidrógeno: gases que eran abundantes en la mezcla que constituía la atmósfera primitiva de la Tierra (figura 7.2).

Los primeros autótrofos fotosintéticos, o **fotótrofos**, evolucionaron hace 3.2 miles de millones de años, muy probablemente en aguas poco profundas de los océanos. La luz solar ofrecía a estos organismos una fuente esencialmente ilimitada de energía, y ellos eran exitosos en emplearla. El oxígeno gaseoso (O<sub>2</sub>) que se liberó de grandes cantidades de moléculas de agua empezó a ser liberada por numerosos organismos fotosintetizadores y se acumuló en los océanos y la atmósfera. A partir de entonces, el mundo viviente no volvería a ser el mismo.

El oxígeno molecular había sido un componente menor de la atmósfera primitiva de la Tierra antes de la evolución de la fotosíntesis. Esta nueva abundancia de oxígeno atmosférico ejerció una presión selectiva enorme en todos los organismos. ¿Por qué? Porque el oxígeno, como gas, reacciona con metales que se encuentran en cofactores enzimáticos y forman radicales libres en esas reacciones. Recuerda que los radicales libres dañan las moléculas biológicas, de tal forma que son peligrosos para la vida (sección 5.4).

Estas células ancestrales no podían eliminar la toxicidad de los radicales del oxígeno, de manera que la mayoría de ellas murieron rápidamente. Solo algunas subsistieron en aguas profundas, en sedimentos lodosos u otros hábitats **anaerobios** (libres de oxígeno). Entonces surgieron nuevas rutas metabólicas que



**Figura 7.2** Entonces y ahora: representación artística de cómo la Tierra era alterada permanentemente por la evolución de la fotosíntesis y la respiración aerobia.

eliminaban las toxinas de los radicales de oxígeno en los sobrevivientes. Los organismos que poseían esas rutas fueron los primeros organismos **aerobios**: que pueden vivir en presencia del oxígeno. Una de estas rutas, la respiración aerobia, le dio a las propiedades reactivas del oxígeno un buen uso. La **respiración aerobia** es una de las rutas por las cuales los organismos obtienen la energía almacenada en los carbohidratos. La siguiente ecuación resume la respiración aerobia:

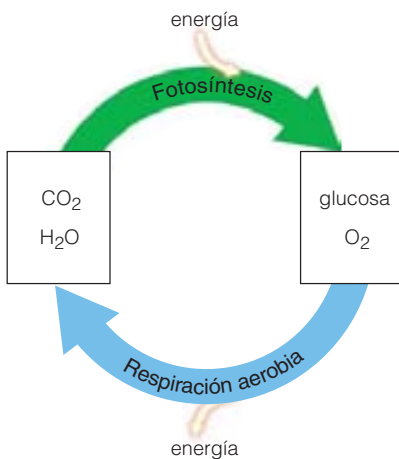


Observa que la respiración aerobia requiere oxígeno (un subproducto de la fotosíntesis) y que se producen dióxido de carbono y agua (los mismos materiales iniciales que los organismos fotosintetizadores usan para formar azúcares). Con esta conexión, se completaron los ciclos del carbono, del hidrógeno y del oxígeno en la biosfera (figura 7.3).

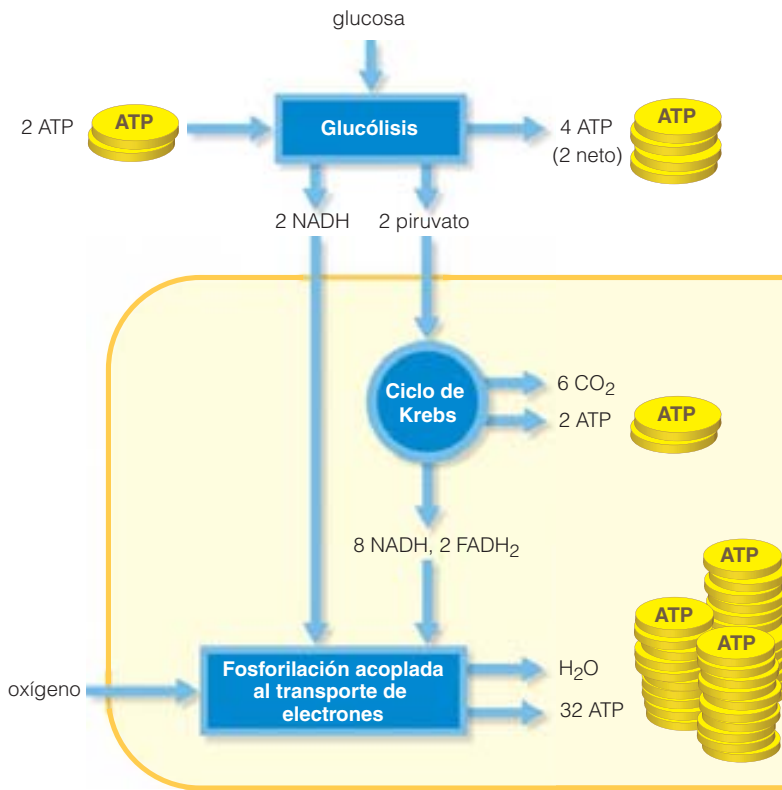
### Rutas metabólicas de descomposición de los carbohidratos

De manera similar a aquellos primeros organismos, los fotosintéticos actuales atrapan la energía del sol y la almacenan en forma de carbohidratos. Aquéllos y otros organismos usan la energía almacenada en los carbohidratos para efectuar las diferentes reacciones que sostienen la vida. Sin embargo, los carbohidratos muy rara vez participan en tales reacciones; entonces, ¿cómo obtiene la célula su energía? A fin de usar la energía almacenada en los carbohidratos, las células primero deben transferirla a transportadores de energía como el ATP, que participa en muchas de las reacciones que requieren energía dentro de las células. Esta transferencia ocurre mediante la ruptura de los enlaces químicos de los carbohidratos, los cuales liberan la energía que impulsa la síntesis de ATP.

Existen diferentes rutas metabólicas para la descomposición de los carbohidratos, pero la respiración aerobia es la que típicamente usan las células eucariontes, al menos, la mayoría de las ocasiones. La respiración aerobia produce mayor cantidad de ATP que otras rutas de descomposición de los carbohidratos. Tú, al igual que otros organismos pluricelulares, no podrías vivir sin su enorme rendimiento.



**Figura 7.3 Animada** Conexión entre la fotosíntesis y la respiración aerobia. Observa el reciclamiento de los materiales y el flujo de energía en un solo sentido (compárala con la figura 5.5).



## Respiración aerobia

### En el citoplasma

**A** La primera etapa, la glucólisis, tiene lugar en el citoplasma de la célula. Las enzimas convierten a la molécula de glucosa en 2 de piruvato con un rendimiento neto de 2 ATP. 2 NAD<sup>+</sup> se combina con electrones e iones hidrógeno en estas reacciones, de manera que también se forman 2 NADH.

### En la mitocondria

**B** La segunda etapa ocurre en la mitocondria. Los 2 piruvatos son convertidos en una molécula que entra el ciclo de Krebs. Se produce CO<sub>2</sub> el cual sale de la célula. Se producen 2 ATP, 8 NADH y 2 FADH<sub>2</sub> en las reacciones.

**C** En la tercera y etapa final, la fosforilación acoplada al transporte de electrones tiene lugar dentro de la mitocondria. 10 NADH y 2 FADH<sub>2</sub> donan sus electrones y los iones hidrógeno a la cadena de transporte de electrones. El flujo de electrones a través de esta cadena produce gradientes de iones hidrógeno que impulsan la formación de ATP. El oxígeno acepta los electrones al final de la cadena.

**Figura 7.4 Animada** Visión general de la respiración aerobia. Las reacciones empiezan en el citoplasma y terminan en la mitocondria.

**>> Adivina:** ¿Cuál es el rendimiento neto típico de ATP en la respiración aerobia?

Respuesta:  $38 - 2 = 36$  ATP por cada glucosa

La mayoría de las células eucariontes usan solamente la respiración aerobia, o en la mayor parte del tiempo. Muchas bacterias, arqueas y protistas utilizan rutas metabólicas alternas. Las bacterias y los protistas unicelulares que habitan en el sedimento marino, en los intestinos animales, en comida enlatada inapropiadamente, en estanques para el tratamiento de aguas residuales, en sedimentos lodosos profundos y en otros hábitats anaerobios utilizan la **fermentación**, una ruta metabólica mediante la cual las células obtienen de manera anaerobia la energía de los carbohidratos. Algunos de estos organismos, como la bacteria que causa el botulismo, no pueden tolerar condiciones aerobias, por lo que mueren si se exponen al oxígeno.

La fermentación y la respiración aerobia empiezan con las mismas reacciones en el citoplasma. Estas reacciones, que de manera

colectiva se llaman **glucólisis**, convierten una molécula de seis átomos de carbono de glucosa en dos moléculas de **piruvato**, un compuesto orgánico de tres átomos de carbono (figura 7.4A). Después de la glucólisis, las rutas de la fermentación y la respiración aerobia se separan. La respiración aerobia continúa en dos etapas más que ocurren dentro de la mitocondria (figura 7.4B,C). Esta termina cuando el oxígeno acepta los electrones al final de la cadena de transporte de electrones. La fermentación termina en el citoplasma, donde otra molécula diferente del oxígeno acepta los electrones. La respiración aerobia es mucho más eficiente que la fermentación. Tú y otros organismos pluricelulares no podrían vivir sin su enorme rendimiento.

**aerobio** Que involucra o sucede en presencia de oxígeno.

**anaerobio** Que ocurre en ausencia de oxígeno.

**fermentación** Ruta metabólica anaerobia mediante la cual las células obtienen la energía de los carbohidratos para producir ATP.

**fotótrofo** Autótrofo fotosintético.

**glucólisis** Serie de reacciones mediante la cual la glucosa u otro azúcar es descompuesto en dos moléculas de piruvato con un rendimiento neto de dos ATP.

**piruvato** Producto de la glucólisis, consta de tres átomos de carbono.

**respiración aerobia** Ruta metabólica que requiere oxígeno para la descomposición de los carbohidratos para producir ATP.

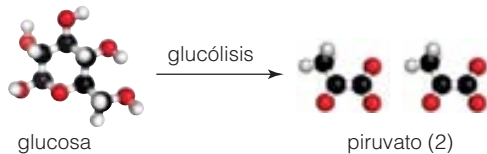
### Para repasar en casa ¿Cómo obtienen las células la energía química de los carbohidratos?

- » La mayoría de las células convierten la energía química de los carbohidratos en la energía química de ATP mediante la respiración aerobia o la fermentación. Ambas rutas empiezan en el citoplasma, con la glucólisis.
- » La fermentación es anaerobia y termina en el citoplasma.
- » En los eucariontes, la respiración aerobia requiere oxígeno y termina en la mitocondria. Esta ruta evolucionó después del aumento drástico del contenido de oxígeno en la atmósfera como consecuencia de la evolución en la fotosíntesis.

## 7.3 Glucólisis: empieza la descomposición de la glucosa

- › Las reacciones de la glucólisis convierten una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato con un rendimiento neto de dos ATP.
- › Se requiere inversión de ATP para iniciar la glucólisis.
- ◀ Vínculos a Hidrólisis 3.2, Glucosa 3.3, Reacciones endergónicas y fosforilación 5.3, Reacciones redox 5.5, Gradientes 5.6, Transportadores de glucosa 5.7, Ciclo de Calvin-Benson 6.7

La glucólisis es una serie de reacciones que empiezan las rutas de descomposición de los carbohidratos. Estas reacciones, que tienen lugar en el citoplasma, convierten una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato:



La palabra glucólisis (de las palabras griegas *glykos-*, dulce; y *-lisis*, descomposición) se refiere a la liberación de la energía química de los azúcares. Diferentes azúcares pueden entrar en la glucólisis, pero para claridad nos enfocaremos en la glucosa.

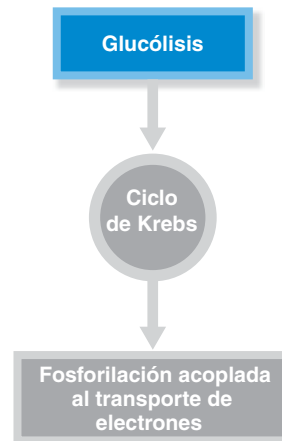
La glucólisis empieza cuando una molécula de glucosa entra en la célula a través de un transportador de glucosa, una proteína de transporte pasivo que se revisó en la sección 5.7. La célula consume dos ATP en las reacciones endergónicas al inicio de la ruta (figura 7.5). En la primera reacción, un grupo fosfato es transferido del ATP a la glucosa, formando así glucosa-6-fosfato 1. Un modelo de la hexocinasa, la enzima que cataliza esta reacción, se muestra en la sección 5.4.

A diferencia de la glucosa, la glucosa-6-fosfato no puede pasar a través de los transportadores de glucosa en la membrana celular, de modo que queda atrapada dentro de la célula. Casi toda la glucosa que entra en la célula es convertida inmediatamente a glucosa-6-fosfato. Esta fosforilación mantiene la concentración de glucosa en el citoplasma menor a la que se encuentra en los fluidos fuera de la célula. Al mantener este gradiente de concentración a través de la membrana celular, se favorece la incorporación de más glucosa hacia la célula.

La glucólisis continúa cuando la glucosa-6-fosfato incorpora otro grupo fosfato de otra molécula de ATP y se divide en dos 2, formando dos moléculas de PGAL (fosfogliceraldehído). Este azúcar fosforilado también se forma en el ciclo de Calvin-Benson (sección 6.7). Un segundo grupo fosfato se une a cada molécula de PGAL, formando dos PGA (fosfoglicerato) 3. Durante esta reacción, dos electrones y un ion hidrógeno se transfieren de cada PGAL a  $\text{NAD}^+$ , formando así dos NADH.

Después, un grupo fosfato se transfiere de cada PGA al ADP, para formar dos ATP 4. Se forman dos ATP más cuando el grupo fosfato se transfiere de otros dos intermediarios a dos moléculas de

**fosforilación a nivel sustrato** Reacción que transfiere un grupo fosfato de un sustrato directamente al ADP, de modo que se forma ATP.



**Figura 7.5 Animada** Glucólisis.

Esta primera etapa de la descomposición de los carbohidratos empieza y termina en el citoplasma de todas las células. *Imagen previa*, por motivos de claridad, sólo se siguen a los seis átomos de carbono (esferas negras) que entran en las reacciones como parte de la glucosa. El apéndice VI contiene más detalles para los estudiantes que estén interesados.

La célula utiliza dos ATP para iniciar la glucólisis, de modo que el rendimiento neto de una molécula de glucosa es de dos ATP. También se forman dos NADH y dos moléculas de piruvato, que son los productos finales.

ADP 5. Ésta y otras reacciones, en las que se transfiere un grupo fosfato directamente de un sustrato al ADP, se conocen como **fosforilación a nivel de sustrato**.

La glucólisis termina con la formación de dos moléculas de piruvato, un compuesto de tres átomos de carbono. Estos productos ahora pueden entrar en las reacciones de la segunda etapa, ya sea la respiración aerobia o la fermentación. Recuerda que se utilizaron dos ATP para iniciar la glucólisis. Se forman cuatro ATP, así que el rendimiento neto es de dos ATP por cada molécula de glucosa que entra en la glucólisis 6. Dos  $\text{NAD}^+$  recogen los iones hidrógeno y los electrones y se reducen a NADH:

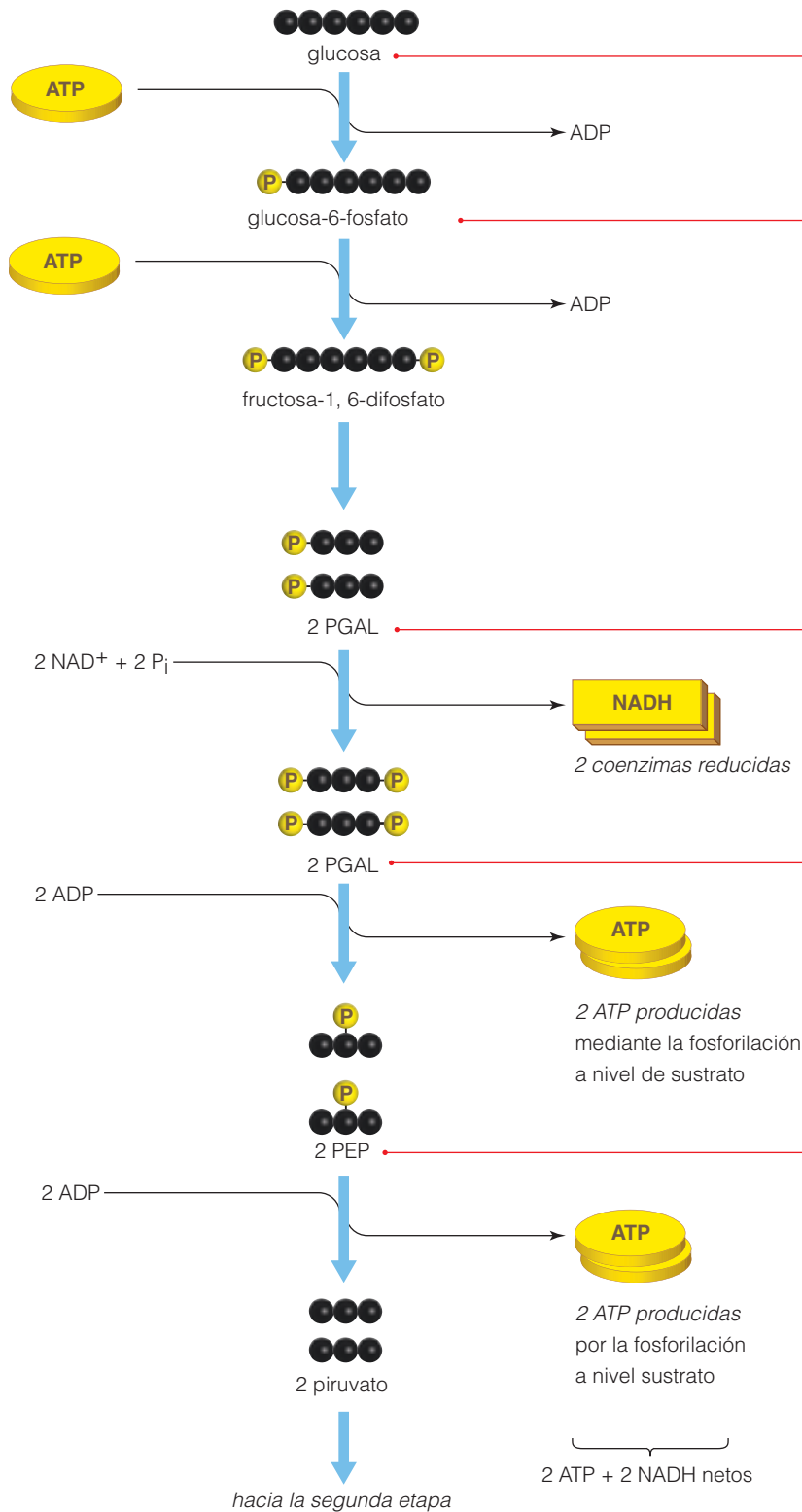
glucosa  
ADP +  $\text{P}_i$   
 $\text{NAD}^+$

piruvato  
ATP  
NADH

### Para repasar en casa ¿Qué es la glucólisis?

- › La glucólisis es la primera etapa en la descomposición de los carbohidratos, tanto en la respiración aerobia como en la fermentación.
- › Las reacciones de la glucólisis ocurren en el citoplasma.
- › La glucólisis convierte una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato, con un rendimiento neto de energía de dos ATP. También se forman dos NADH.

## Glucólisis



### Etapas que requieren ATP

- 1 Una enzima (hexocinasa) transfiere un grupo fosfato del ATP a la glucosa, formando glucosa-6-fosfato.
- 2 Un grupo fosfato de una segunda molécula de ATP se transfiere a la glucosa-6-fosfato. La molécula resultante es inestable, y se parte en dos moléculas de tres átomos de carbono. Estas moléculas son convertibles entre sí, de manera que a ambas se les llamará PGAL (fosfogliceraldehido). Dos ATP se han invertido en estas reacciones.

### Etapas que generan ATP

- 3 Enzimas unen un grupo fosfato a las dos PGAL, y transfieren dos electrones e iones de hidrógeno de cada PGAL al  $\text{NAD}^+$ . El resultado es la formación de dos PGA (fosfoglicerato) y dos NADH.
- 4 Enzimas transfieren un grupo fosfato de cada PGA al ADP. De esta manera, dos ATP se forman mediante la fosforilación a nivel sustrato. La inversión original de dos ATP ahora se ha recuperado.
- 5 Enzimas transfieren un grupo fosfato de cada uno de los intermediarios al ADP. Dos ATP más se han formado mediante la fosforilación a nivel sustrato. Dos moléculas de piruvato se forman en esta última reacción.
- 6 En resumen, la glucólisis produce dos NADH, dos ATP (neto), y dos piruvatos de cada molécula de glucosa. Dependiendo del tipo de célula y de las condiciones ambientales, el piruvato puede entrar a la segunda etapa de la respiración aerobia o puede emplearse en otras rutas, como la fermentación.



## 7.4 Segunda etapa de la respiración aerobia

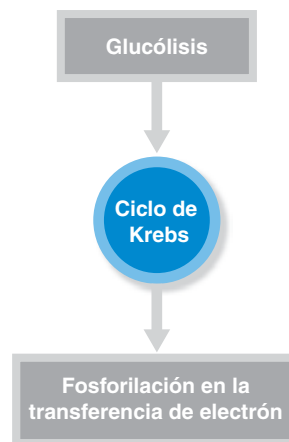
- › La segunda etapa de la respiración aerobia termina con la descomposición de la glucosa que empezó en la glucólisis.
- ◀ Vínculos a Mitocondria 4.9, Rutas cíclicas 5.5

La segunda etapa de la respiración aerobia tiene lugar dentro de la mitocondria (figura 7.6). Ésta incluye dos series de reacciones, la formación de acetil coenzima A (abreviado como acetil-CoA) y el **ciclo de Krebs**, que descomponen el piruvato, el producto de la glucólisis. Todos los átomos de carbono que integraban la molécula de glucosa terminan como  $\text{CO}_2$ , que es eliminado de la célula. Sólo se forman dos ATP. El rendimiento principal es la formación de muchas coenzimas reducidas que impulsan a la tercera y última etapa de la respiración aerobia.

La segunda etapa empieza cuando las dos moléculas de piruvato que se formaron en la glucólisis, entran en la mitocondria. El piruvato es transportado a través de la membrana interna de la mitocondria hacia su compartimento interior, que se conoce como matriz. Utiliza la figura 7.7 para seguir lo que se describe a continuación. En la primera reacción, una enzima rompe cada molécula de piruvato en una molécula de  $\text{CO}_2$  y en un grupo acetilo, el cual posee dos átomos de carbono **1**. El  $\text{CO}_2$  se difunde hacia afuera de la célula y el grupo acetilo se combina con una molécula llamada coenzima A (abreviada como CoA). El producto de esta reacción es acetil-CoA. Los electrones y los iones de hidrógeno que son liberados en esta reacción se combinan con  $\text{NAD}^+$ , de modo que también se forma NADH.

### Ciclo de Krebs

El ciclo de Krebs descompone la acetil-CoA en  $\text{CO}_2$ . Recuerda de la sección 5.5 que una ruta cíclica no es un objeto físico, como una



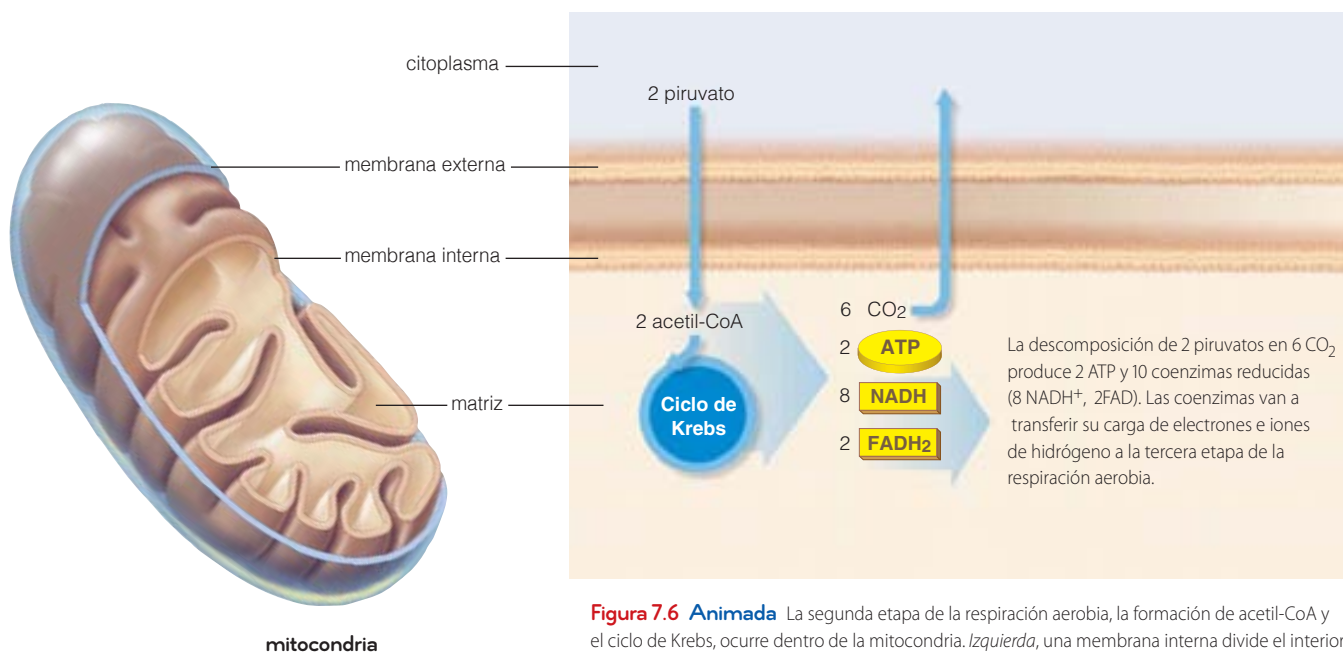
**Figura 7.7 Animada** La segunda etapa de la respiración aerobia: formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs. Las reacciones ocurren en la matriz de la mitocondria.

*Página opuesta*, se requieren dos veces el ciclo de Krebs para descomponer dos moléculas de piruvato. Después de los dos ciclos, los seis átomos de carbono que entraron en la glucólisis en la molécula de glucosa han abandonado la célula como seis  $\text{CO}_2$ .

Dos ATP, ocho NADH y dos  $\text{FADH}_2$  se forman durante los dos ciclos. Véase los detalles de las reacciones en el apéndice VI.

rueda. Se llama ciclo porque la última reacción en la ruta regenera el sustrato de la primera reacción. En el ciclo de Krebs, el sustrato de la primera reacción —y el producto de la última— es el oxaloacetato que tiene cuatro átomos de carbono.

En las reacciones del ciclo de Krebs, los dos átomos de carbono de la acetil-CoA son transferidos a la molécula de oxaloacetato que tiene



**Figura 7.6 Animada** La segunda etapa de la respiración aerobia, la formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs, ocurre dentro de la mitocondria. *Izquierda*, una membrana interna divide el interior de la mitocondria en dos compartimentos con fluidos. *Derecha*, la segunda etapa de la respiración aerobia tiene lugar en el compartimento más interno de la mitocondria, o matriz.

## Formación de acetil coenzima A y ciclo Krebs

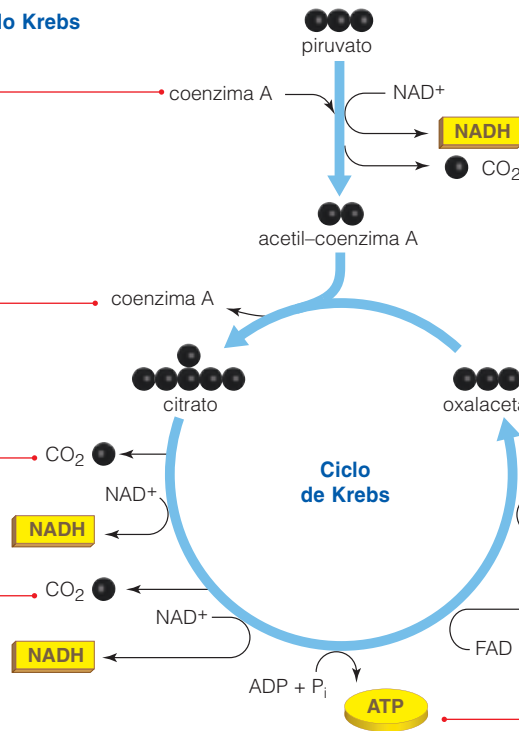
1 Una enzima rompe una molécula de piruvato en un grupo acetilo de dos átomos de carbono y  $\text{CO}_2$ . La coenzima A se une al grupo acetilo (produciendo acetil-CoA). El  $\text{NAD}^+$  se combina con los iones hidrógeno liberados y los electrones, formando  $\text{NADH}$ .

2 El ciclo de Krebs empieza cuando dos átomos de carbono de la acetil-CoA son transferidos al oxaloacetato. Se forma citrato y la coenzima A se regenera.

3 Un átomo de carbono se libera de uno de los intermediarios y se elimina de la célula como  $\text{CO}_2$ .  $\text{NAD}^+$  se combina con los iones de hidrógeno y los electrones liberados, produciendo  $\text{NADH}$ .

4 Un átomo de carbono se elimina de otro intermediario y abandona la célula como  $\text{CO}_2$ , y se produce otra de  $\text{NADH}$ .

Los tres átomos de carbono del piruvato ya han abandonado la célula, como  $\text{CO}_2$ .



Sir Hans Adolf Krebs: descubridor del ciclo de Krebs.

8 Las etapas finales del ciclo de Krebs regeneran oxaloacetato.

7 El  $\text{NAD}^+$  se combina con iones hidrógeno y electrones, produciendo  $\text{NADH}$ .

6 La coenzima  $\text{FAD}$  se combina con iones hidrógeno y electrones, produciendo  $\text{FADH}_2$ .

5 Se forma un  $\text{ATP}$  por fosforilación a nivel sustrato.

cuatro átomos de carbono, formando citrato, la forma ionizada del ácido cítrico 2. El ciclo de Krebs también se conoce como el ciclo del ácido cítrico debido a este primer intermediario. En reacciones subsiguientes, se forman dos  $\text{CO}_2$  que abandonan la célula. Dos  $\text{NAD}^+$  se reducen al aceptar iones hidrógeno y electrones, formando dos  $\text{NADH}$  3 y 4. Se produce un  $\text{ATP}$  por fosforilación a nivel sustrato 5, y se reducen un  $\text{FAD}$  6 y un  $\text{NAD}^+$  7. En los pasos finales se regenera el oxaloacetato 8.

Recuerda que en la glucólisis se convirtió una molécula de glucosa en dos de piruvato, y éstas fueron convertidas a dos de acetil-CoA cuando entraron en la matriz mitocondrial. Allí, las reacciones de la segunda etapa convirtieron las dos moléculas de acetil-CoA a seis moléculas de  $\text{CO}_2$ . En este punto de la respiración aerobia, una molécula de glucosa se ha descompuesto completamente: seis átomos de carbono han abandonado la célula como seis moléculas de  $\text{CO}_2$ . Dos  $\text{ATP}$  se han formado, los cuales se suman al rendimiento neto de la glucólisis. Sin embargo, seis  $\text{NAD}^+$  se han reducido a seis  $\text{NADH}$  y dos  $\text{FAD}$  fueron reducidos a dos  $\text{FADH}_2$ .

¿Qué es tan importante acerca de las coenzimas reducidas? Una molécula se reduce cuando acepta electrones (sección 5.5), y los electrones poseen energía que puede ser empleada para llevar a cabo reacciones endérgicas. En este caso, los electrones recogidos por las coenzimas durante las primeras dos etapas de la respiración aerobia llevan la energía que impulsan las reacciones de la tercera etapa.

**ciclo de Krebs** Ruta metabólica que inicia con la formación del acetil coenzima A, al degradarse el piruvato y formar dióxido de carbono.

En total, se forman dos  $\text{ATP}$  y 10 coenzimas (ocho  $\text{NAD}^+$  y dos  $\text{FAD}$ ) se reducen durante la formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs. Hay que sumar dos  $\text{NAD}^+$  reducidos en la glucólisis, y la descomposición total de cada molécula de glucosa tiene un gran rendimiento potencial. Doce coenzimas reducidas transportarán los electrones (y la energía que ellos llevan) a la tercera etapa de la respiración aerobia:

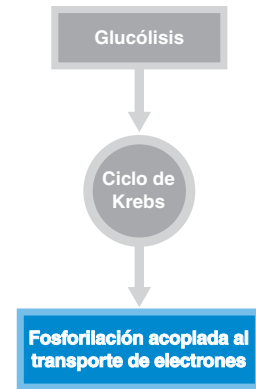
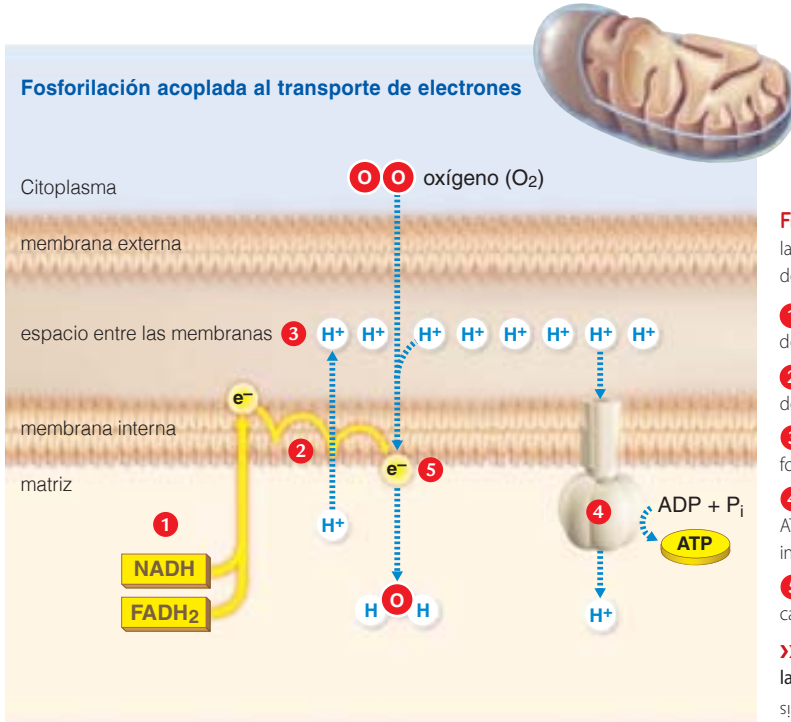


### Para repasar en casa ¿Qué sucede durante la segunda etapa de la respiración aerobia?

- La segunda etapa de la respiración aerobia, la formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs, ocurre en el compartimiento interno (matriz) de la mitocondria.
- El piruvato que se produjo en la glucólisis se convierte en acetil-CoA y dióxido de carbono. El acetil-CoA entra al ciclo de Krebs, donde se descompone en  $\text{CO}_2$ .
- Por cada dos moléculas de piruvato que se descomponen en las reacciones de la segunda etapa, se forman dos  $\text{ATP}$ , y 10 coenzimas son reducidas (ocho  $\text{NAD}^+$  y dos  $\text{FAD}$ ).

## 7.5 El gran rendimiento de energía de la respiración aerobia

- Se produce una gran cantidad de ATP durante la tercera etapa de la respiración aerobia.
- Vínculos a Proteínas de membrana 4.4, Termodinámica 5.2, Cadena de transporte de electrones 5.5, Permeabilidad selectiva de las membranas celulares 5.6, Fosforilación acoplada al transporte de electrones 6.5



**Figura 7.8** La tercera y última etapa de la respiración aerobia, la fosforilación acoplada al transporte de electrones, ocurre en la membrana interna de la mitocondria.

- El NADH y el FADH<sub>2</sub> entregan sus electrones a la cadena de transporte de electrones en la membrana interna de la mitocondria.
- El flujo de electrones a través de la cadena hace que se bombeen iones de hidrógeno (H<sup>+</sup>) de la matriz hacia el espacio entre las membranas.
- La actividad de la cadena de transporte de electrones hace que se forme un gradiente a través de la membrana interna mitocondrial.
- Los iones hidrógeno fluyen de regreso hacia la matriz a través de la ATP sintetasa que impulsa la formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico (P<sub>i</sub>).
- El oxígeno (O<sub>2</sub>) acepta los electrones y los iones hidrógeno al final de la cadena de transporte de electrones en la mitocondria, formando agua.

**>> Adivina:** ¿Qué otra ruta metabólica que hayas estudiado involucra la fosforilación acoplada al transporte de electrones?

Respuesta: Las reacciones que dependen de luz en la fotosíntesis

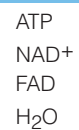
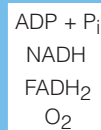
### Fosforilación acoplada al transporte de electrones

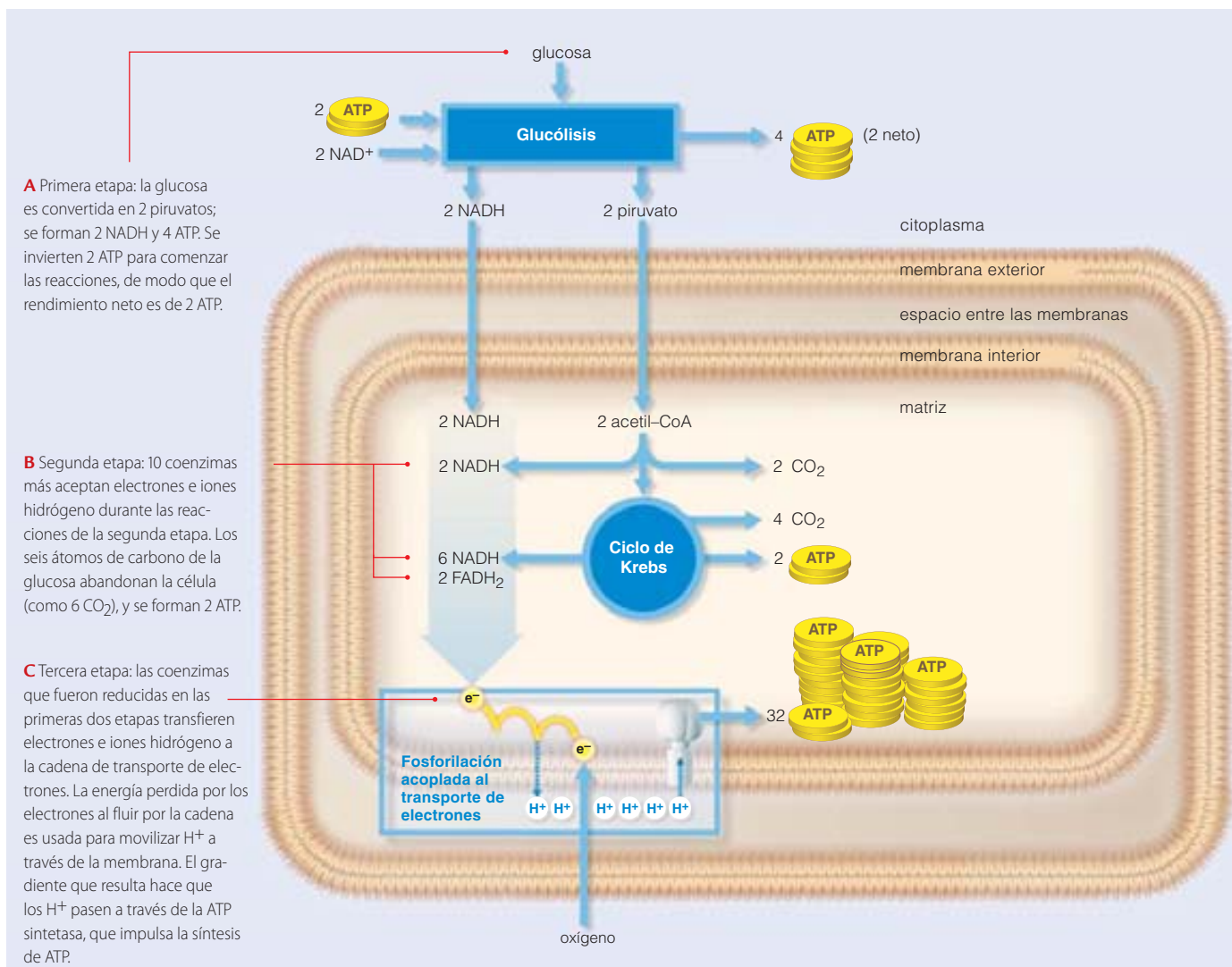
La tercera etapa de la respiración aerobia, la fosforilación acoplada al transporte de electrones, también ocurre dentro de la mitocondria. Recuerda que la fosforilación acoplada al transporte de electrones es un proceso en el cual el flujo de electrones a través de la cadena de transporte de electrones resulta, en última instancia, en la adición de un grupo fosfato al ADP (sección 6.5).

Las reacciones de la tercera etapa ocurren en la membrana interna de la mitocondria (figura 7.8). Empiezan con las coenzimas NADH y FADH<sub>2</sub>, las cuales se redujeron en las primeras dos etapas de la respiración aerobia. Estas coenzimas transfieren su carga de electrones y de iones hidrógeno a la cadena de transporte de electrones, que se encuentra alojada en la membrana interna de la mitocondria 1. Conforme los electrones pasan por la cadena, van donando su energía poco a poco (sección 5.5). Algunas moléculas de la cadena de electrones captan esa energía para transportar de manera activa iones hidrógeno a través de la membrana interna, de la matriz hacia el espacio entre las membranas 2. Los iones que se acumulan en el espacio entre las membranas producen un gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana interna mitocondrial 3.

Este gradiente atrae a los iones hidrógeno de regreso hacia la matriz. Sin embargo, estos iones no pueden difundirse libremente a través de una bicapa de lípidos (sección 5.6). Los H<sup>+</sup> sólo pueden cruzar la membrana interna de la mitocondria al pasar a través del interior de la ATP sintetasa 4. El flujo hace que estas proteínas transportadoras de las membranas unan grupos fosfato al ADP, de modo que se forma ATP. Las 12 coenzimas que se redujeron en las primeras dos etapas pueden impulsar la síntesis de alrededor de 32 ATP en la tercera etapa.

El oxígeno acepta los electrones al final de la cadena de transporte de electrones en la mitocondria 5. La respiración aerobia, que literalmente significa “tomar una bocanada de aire”, se refiere a que el oxígeno es el aceptor final de los electrones en esta ruta. Cuando el oxígeno acepta los electrones, se combina con el H<sup>+</sup> para formar agua, el cual es uno de los productos de la tercera etapa:





**Figura 7.9 Animada** Resumen de las tres etapas de la respiración en una mitocondria.

### En resumen: la cosecha de energía

La descomposición de una molécula de glucosa en la respiración aerobia típicamente produce 36 ATP (figura 7.9). Cuatro ATP se forman en la primera y la segunda etapas, y 32 en la tercera etapa. Sin embargo, el rendimiento global varía. Algunos factores como el tipo de célula lo afectan. Por ejemplo, el rendimiento usual de la respiración aerobia en las células del cerebro y el músculo esquelético es de 38 ATP, no 36.

Recuerda que algo de energía se disipa en cada transferencia (sección 5.2). Aunque la respiración aerobia es una forma muy eficiente para recuperar la energía de los carbohidratos, alrededor de 60 por ciento de la energía que se obtuvo en esta ruta se disipa como calor metabólico.

### Para repasar en casa ¿Qué sucede durante la tercera etapa de la respiración aerobia?

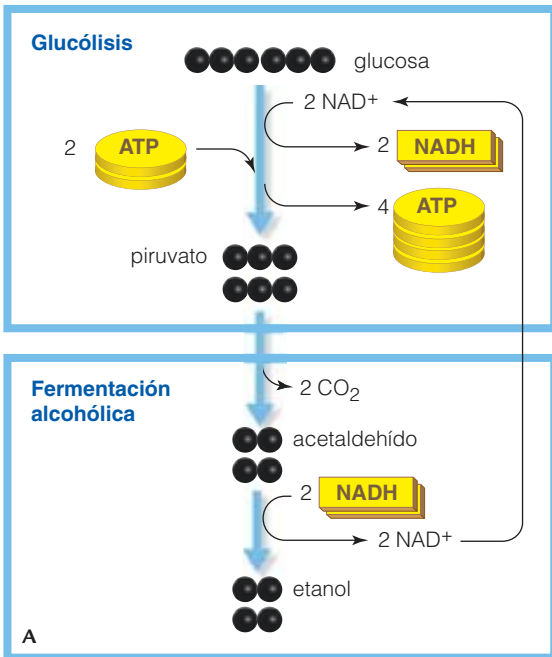
- ▶ En la tercera etapa de la respiración aerobia, la fosforilación acoplada al transporte de electrones, la energía liberada por los electrones al pasar a través de la cadena de transporte de electrones es, al fin, capturada en la unión de un fosfato al ADP. El rendimiento neto típico de la respiración aerobia es de 36 ATP por cada molécula de glucosa.
- ▶ Las reacciones comienzan cuando las coenzimas que se redujeron en la primera y la segunda etapas de reacción entregan los electrones y los iones hidrógeno a la cadena de transporte de electrones en la membrana interna mitocondrial.
- ▶ La energía liberada por los electrones cuando éstos pasan a través de la cadena de transporte de electrones es usada para bombear H<sup>+</sup> de la matriz mitocondrial hacia el espacio entre las membranas.
- ▶ El gradiente de H<sup>+</sup> que se forma a través de la membrana interna mitocondrial impulsa el flujo de iones hidrógeno en la ATP sintetasa, que resulta en la formación de ATP.



## 7.6 Rutas de la fermentación

- Las rutas de la fermentación descomponen los carbohidratos sin emplear oxígeno. Las etapas finales de estas rutas regeneran el  $\text{NAD}^+$ , pero no producen ATP.

La fermentación es un tipo de ruta anaerobia que colecta la energía de los carbohidratos. La respiración anaerobia y la fermentación empiezan con la misma serie de reacciones en el citoplasma: la glucólisis. Nuevamente, se forman dos piruvatos, dos NADH y dos ATP en las reacciones de la glucólisis. Sin embargo, después de



este punto, la fermentación y la respiración aerobia se separan. Las etapas finales de la fermentación ocurren en el citoplasma. En estas reacciones, el piruvato es convertido en otras moléculas, pero no es descompuesto completamente hasta convertirlo en dióxido de carbono y agua como sucede en la respiración aerobia. Los electrones no pasan a la cadena de transporte de electrones, de tal forma que no se produce más ATP. Sin embargo, los electrones se eliminan del NADH para regenerar  $\text{NAD}^+$ . Al regenerar esta coenzima, se permite que la glucólisis pueda continuar, junto con el rendimiento reducido de ATP que ofrece. Así, el rendimiento neto de ATP de la fermentación es de sólo los dos ATP que se produjeron en la glucólisis. Este rendimiento de energía es suficiente para mantener el desarrollo de muchos organismos unicelulares anaerobios. También es importante en organismos aerobios para que puedan producir ATP en condiciones de anaerobiosis.

### Fermentación alcohólica

En la **fermentación alcohólica**, el piruvato que se formó en la glucólisis es convertido en alcohol etílico, o etanol. Primero, la molécula de piruvato —que tiene tres átomos de carbono— se separa en dióxido de carbono y acetaldehído, una molécula con dos átomos de carbono. Los electrones e iones hidrógeno son transferidos del NADH al acetaldehído, formando  $\text{NAD}^+$  y etanol (figura 7.10).

Los panaderos utilizan la capacidad de fermentación alcohólica de una especie de levadura, *Saccharomyces cerevisiae*, para elaborar pan. Estas células descomponen los carbohidratos de la masa y se libera  $\text{CO}_2$  mediante la fermentación alcohólica, lo que hace que la masa se expanda (se infle) por la formación de burbujas de  $\text{CO}_2$  en su interior.

Algunas cepas silvestres y cultivadas de *Saccharomyces* también se usan para producir vino. Las uvas machacadas se colocan en contenedores con una gran cantidad de levadura, la cual convierte los azúcares del jugo en etanol.

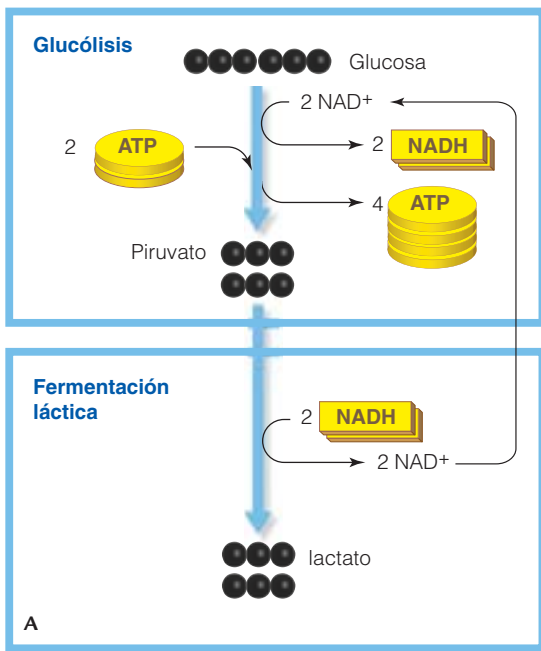
### Fermentación láctica

En la **fermentación láctica**, los electrones y los iones hidrógeno que son transportados por el NADH son transferidos directamente al piruvato. Esta reacción convierte al piruvato en lactato (que también tiene tres átomos de carbono y es la forma ionizada del ácido láctico) y al NADH en  $\text{NAD}^+$  (figura 7.11A).

Algunos organismos que realizan la fermentación láctica descomponen los alimentos, pero hay otros que se emplean para preservarlos. Por ejemplo, la bacteria llamada *Lactobacillus acidophilus* descompone mediante fermentación la lactosa de la leche. Esta bacteria se emplea para elaborar productos lácteos



**Figura 7.10 Animada** Fermentación alcohólica. **A** La fermentación alcohólica empieza con la glucólisis, pero en las etapas finales no se produce ATP. Se regenera el  $\text{NAD}^+$ . El rendimiento neto de estas reacciones es de dos ATP por cada molécula de glucosa (de la glucólisis). **C** Un contenedor comercial de masa de pan que está inflándose con la ayuda de **D** células vivas de *Saccharomyces*.



**Figura 7.11 Animada** Fermentación láctica. **A** Como en la fermentación alcohólica, en las etapas finales de la fermentación láctica se regenera el NAD<sup>+</sup>. El rendimiento neto es de dos ATP por molécula de glucosa.

**B** Dos tipos de fibras musculares, rojas y blancas, son visibles en esta sección transversal del músculo del muslo humano. Las fibras blancas, que producen ATP mediante la fermentación láctica, mantienen carreras cortas y otras actividades musculares repentinas. **C**. Las fibras rojas, más oscuras, producen ATP mediante respiración aerobia y soportan actividades de resistencia. **D**. Las gallinas se pasan la mayor parte del tiempo caminando, de tal forma que sus músculos consisten principalmente en fibras rojas.



como mantequilla, queso y yogur. Otras especies de levaduras se usan para fermentar y conservar pepinillos, carne encurtida y col agria.

El músculo esquelético de los animales, que se emplea para mover los huesos, consiste en células fusionadas que forman fibras largas. Estas fibras producen ATP de maneras diferentes. Las fibras rojas tienen muchas mitocondrias y producen ATP por medio de la respiración aerobia, de modo que son capaces de mantener una actividad física prolongada, como durante un maratón. Su color rojo se debe a que tienen una gran abundancia de mioglobina, una proteína que almacena oxígeno para realizar la respiración aerobia (figura 7.11B).

Las fibras musculares blancas contienen pocas mitocondrias y casi nada de mioglobina, de tal forma que en ellas casi no sucede la respiración aerobia. En cambio, estas células producen casi todo el ATP mediante la fermentación láctica. Esta ruta es capaz de producir ATP rápidamente, pero no por mucho tiempo, por lo que se utiliza para actividades musculares súbitas, como una carrera corta o el levantamiento de pesas.

**fermentación alcohólica** Ruta de descomposición anaerobia de carbohidratos que produce ATP y etanol. Comienza con la glucólisis, y las reacciones finales regeneran NAD<sup>+</sup> de manera que la glucólisis continúe.

**fermentación láctica** Ruta de descomposición anaerobia que produce ATP y lactato.

Ya que la baja producción de ATP no es suficiente para una actividad más prolongada. Ésta es una de las razones por las cuales las gallinas no pueden volar largas distancias: los músculos encargados del vuelo consisten principalmente en fibras blancas (de ahí el término “carne blanca” de la pechuga). Las gallinas sólo vuelan por periodos cortos. A menudo, una gallina camina o corre. Los músculos de sus patas contienen principalmente fibras musculares rojas, es decir, la “carne oscura”. La mayoría de los músculos en los seres humanos contienen una mezcla de fibras blancas y rojas, pero sus proporciones varían entre los tipos de músculo y los individuos. Los grandes velocistas tienden a tener más fibras blancas, mientras que los corredores de maratón tienden a tener más fibras rojas. La sección 32.6 ofrece una visión más detallada de las fibras musculares y de cómo funcionan.

### Para repasar en casa ¿Qué es la fermentación?

- ▶ El ATP puede formarse por la descomposición de los carbohidratos y las rutas de la fermentación, las cuales son anaerobias.
- ▶ El producto final de la fermentación láctica es el lactato. El producto final de la fermentación alcohólica es el etanol.
- ▶ Ambas rutas tienen un rendimiento neto de dos ATP por cada molécula de glucosa. El ATP se forma durante la glucólisis.
- ▶ Las reacciones de fermentación regeneran la coenzima NAD<sup>+</sup>, sin la cual la glucólisis (y la producción de ATP) se detendrían.

## 7.7 Fuentes alternativas de energía en el cuerpo

- La respiración aerobia puede producir ATP a partir de la descomposición de la grasa y las proteínas.
- ◀ Vínculos a Reacciones metabólicas 3.2, Hidratos de carbono 3.3, Lípidos 3.4, Proteínas 3.5

Cuando se consumen alimentos, la glucosa y otros productos de la digestión son absorbidos a través de la mucosa intestinal, y la sangre transporta estas pequeñas moléculas orgánicas a través del cuerpo. La concentración de glucosa en el torrente sanguíneo aumenta y, en respuesta, el páncreas (un órgano) aumenta su tasa de producción de insulina. La insulina es una hormona (un tipo de molécula de señalización) que hace que las células incorporen a la glucosa, de modo que el aumento en la producción de insulina hace que las células incorporen a la glucosa más rápidamente.

En el citoplasma, la glucosa es convertida inmediatamente a glucosa-6-fosfato, un intermediario de la glucólisis. A menos que el ATP se utilice rápidamente, su concentración aumenta en el citoplasma. Una concentración elevada de ATP hace que la glucosa-6-fosfato sea desviada de la glucólisis hacia otra ruta que produce glucógeno. En esta circunstancia, las células del hígado y del

músculo prefieren convertir la glucosa en glucógeno, y estas células representan el principal almacén de glucógeno en el cuerpo.

¿Qué pasa si consumes demasiados carbohidratos? Cuando los niveles sanguíneos de glucosa son muy altos, la acetil-CoA es desviada del ciclo de Krebs hacia una ruta que forma ácidos grasos. Es por esto que el exceso de carbohidratos en la dieta termina en grasa.

Entre una comida y otra, el nivel de glucosa en la sangre disminuye. El páncreas responde secretando glucagón, una hormona que hace que las células hepáticas conviertan el glucógeno almacenado en glucosa. Estas células liberan la glucosa al torrente sanguíneo, y los niveles sanguíneos de glucosa aumentan. En esta forma, las hormonas controlan si las células del cuerpo usan a la glucosa como fuente de energía de manera inmediata o la almacenan para utilizarla más adelante.

El glucógeno comprende cerca de 1 por ciento de las reservas totales de energía de un adulto promedio, el cual, en energía, equivale a alrededor de dos tazas de pasta cocida. A menos que comas regularmente, agotarías completamente tus reservas de glucógeno hepático en menos de 12 horas.

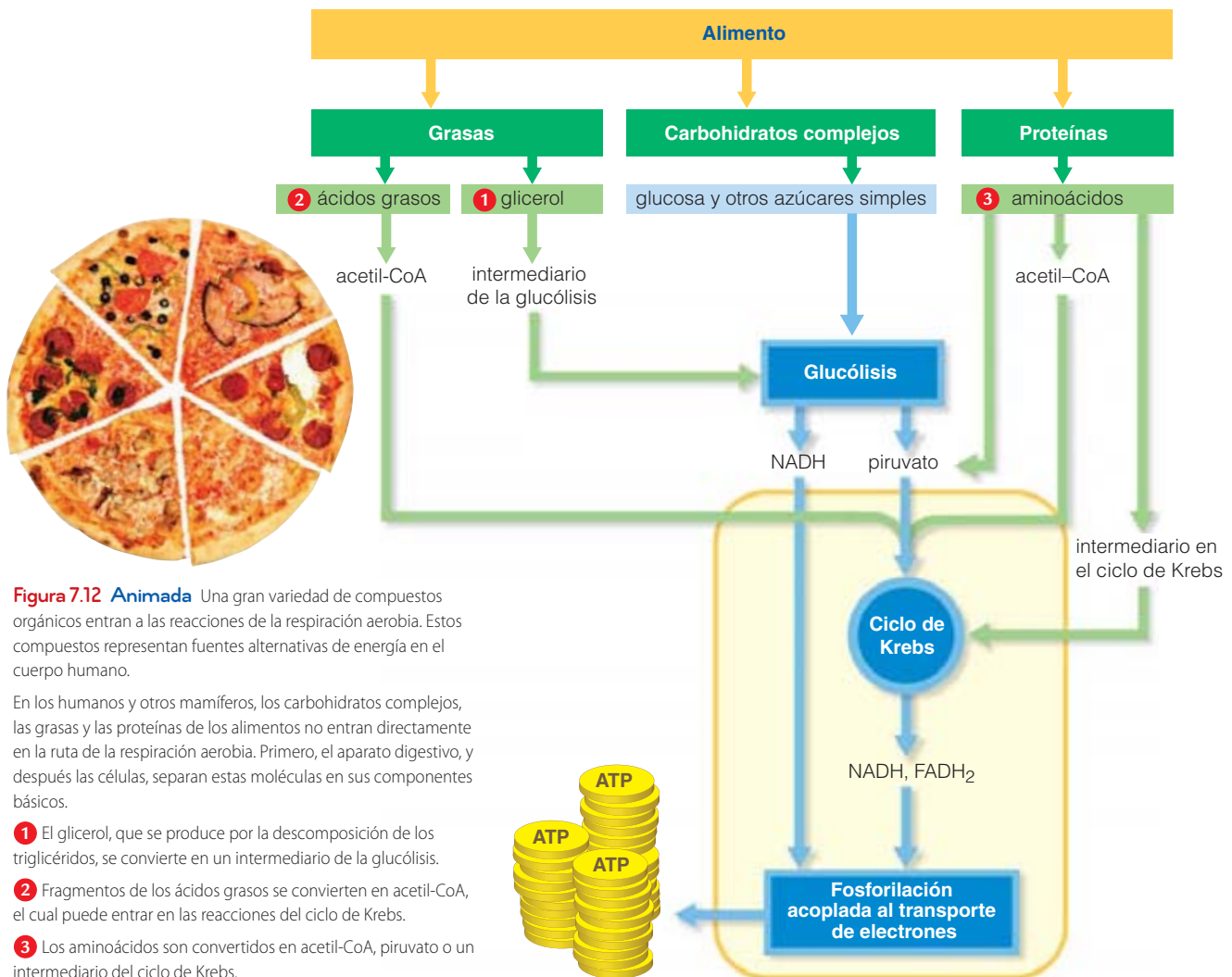


Figura 7.12 Animada Una gran variedad de compuestos orgánicos entran a las reacciones de la respiración aerobia. Estos compuestos representan fuentes alternativas de energía en el cuerpo humano.

En los humanos y otros mamíferos, los carbohidratos complejos, las grasas y las proteínas de los alimentos no entran directamente en la ruta de la respiración aerobia. Primero, el aparato digestivo, y después las células, separan estas moléculas en sus componentes básicos.

- 1 El glicerol, que se produce por la descomposición de los triglicéridos, se convierte en un intermediario de la glucólisis.
- 2 Fragmentos de los ácidos grasos se convierten en acetil-CoA, el cual puede entrar en las reacciones del ciclo de Krebs.
- 3 Los aminoácidos son convertidos en acetil-CoA, piruvato o un intermediario del ciclo de Krebs.



## Energía a partir de las grasas

Del total de las reservas de energía de un adulto promedio que se alimenta correctamente, cerca de 78 por ciento (alrededor de 10 000 kilocalorías) se almacena en la grasa corporal, y 21 por ciento en proteínas. ¿Cómo accede el cuerpo a su reserva de grasa? Una molécula de grasa tiene una “cabeza” de glicerol y una, dos o tres “colas” de ácidos grasos (sección 3.4). El cuerpo almacena la mayoría de la grasa como triglicéridos, los cuales tienen tres ácidos grasos. Los triglicéridos se almacenan en las células adiposas del tejido adiposo. Este tejido funciona como una reserva de energía, y también sirve como aislante y para rellenar las caderas y otras áreas estratégicas del cuerpo.

Cuando los niveles de glucosa en la sangre disminuyen, los triglicéridos son utilizados para proveer de energía (figura 7.12). Las enzimas en las células adiposas rompen los enlaces que conectan el glicerol con los ácidos grasos, y ambos son liberados en el torrente sanguíneo. Las enzimas del hígado convierten el glicerol en otros intermediarios de la glucólisis ❶. Casi todas las células del cuerpo pueden incorporar los ácidos grasos libres. Dentro de las células, las enzimas dividen el esqueleto de los ácidos grasos y convierten sus fragmentos en acetil-CoA, el cual puede entrar al ciclo de Krebs ❷.

En comparación con la descomposición de los carbohidratos, la descomposición de los ácidos grasos produce más ATP por cada átomo de carbono. Entre una comida y otra, o durante una actividad física constante y prolongada, la descomposición de los ácidos grasos abastece cerca de la mitad del ATP que las células del músculo, del hígado y de los riñones requieren.

Las dietas que son extremadamente bajas en carbohidratos fuerzan al organismo a descomponer grasas. La descomposición da como resultado moléculas llamadas cetonas, las cuales pueden ser utilizadas por la mayoría de las células como energía, en lugar de la glucosa. Esta condición metabólica, que normalmente se asocia con la hambruna, puede elevar los niveles de LDL (el colesterol “malo”) y dañar los riñones y el hígado.

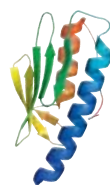
## Energía a partir de las proteínas

Algunas enzimas en el aparato digestivo separan las proteínas de la dieta en los aminoácidos que las componen, los cuales son absorbidos en el torrente sanguíneo. Las células emplean a los aminoácidos para formar proteínas y otras moléculas. Cuando consumes más proteínas que las que tu cuerpo necesita, los aminoácidos son descompuestos aun más. El grupo amino ( $\text{NH}_3^+$ ) es eliminado y se convierte en el grupo amonio ( $\text{NH}_3$ ), un producto de desecho que el cuerpo elimina en la orina. La estructura central carbonada es separada y se forman acetil-CoA, piruvato u otro intermediario del ciclo de Krebs, dependiendo de cada aminoácido. Tus células pueden dirigir a cualquiera de estas moléculas orgánicas hacia el ciclo de Krebs ❸.

### Para repasar en casa ¿Cómo influye la nutrición en el metabolismo de los compuestos orgánicos?

➤ En los seres humanos y otros organismos, la entrada de los compuestos orgánicos a las rutas que liberan energía depende del tipo y la proporción de los carbohidratos, las grasas y las proteínas en la dieta.

## Cuando las mitocondrias funcionan mal (una vez más)



Al menos 83 proteínas están directamente involucradas en la cadena de transporte de electrones de la fosforilación



acoplada al transporte de electrones en la mitocondria. Un defecto en cualquiera de ellas —o en cualquiera de las miles de otras proteínas mitocondriales, como la frataxina (izquierda)— puede producir estragos en el cuerpo. Alrededor de una de cada 5 000 personas sufren de algún trastorno mitocondrial conocido. Investigaciones recientes muestran que los defectos en las mitocondrias pueden estar involucrados en muchas otras enfermedades como la diabetes, la hipertensión, el Alzheimer y el Parkinson, y aun en el envejecimiento.

**¿Cómo votarías?** El desarrollo de nuevos medicamentos es costoso, y es por eso que las compañías farmacéuticas tienden a pasar por alto la ataxia de Friedreich y otros padecimientos que afectan —relativamente— a pocas personas. ¿Deberían los gobiernos financiar empresas privadas que investiguen tratamientos potenciales? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Sección 7.1** Las mitocondrias son plantas de energía que producen ATP en las células eucariontes. Los defectos en la función mitocondrial, como sucede en la ataxia de Friedreich, producen graves problemas de salud.



**Sección 7.2** Casi todos los organismos convierten la energía química de los carbohidratos en energía química del ATP. Las rutas de la respiración **aerobia** y **anaerobia** de la descomposición de los carbohidratos empiezan en el citoplasma y emplean la misma ruta de descomposición, la **glucólisis**, que convierte la glucosa y otros azúcares en **piruvato**. Las **rutas de la fermentación** anaerobias terminan en el citoplasma y producen dos ATP por cada molécula de glucosa. La **respiración aerobia**, que utiliza oxígeno y produce muchas más moléculas de ATP que la fermentación, evolucionó después de que el oxígeno liberado por los primeros **fotótrofos** cambió la atmósfera de la Tierra. En los eucariontes actuales, la respiración aerobia se completa dentro de la mitocondria.



**Sección 7.3** La glucólisis, la primera etapa de la respiración aerobia y la fermentación, ocurre en el citoplasma. En estas reacciones, las enzimas consumen dos ATP para convertir una molécula de glucosa u otra molécula de azúcar con seis átomos de carbono, en dos moléculas de piruvato. Los electrones y los iones de hidrógeno se transfieren a dos  $\text{NAD}^+$ , que se reducen a NADH. También se forman cuatro ATP por **fosforilación a nivel sustrato**, que es la transferencia directa de un grupo fosfato de un intermediario al ADP.

El rendimiento neto de la glucólisis es dos piruvatos, dos ATP y dos NADH por cada molécula de glucosa. El piruvato puede continuar en las rutas de la fermentación en el citoplasma, o bien, puede entrar a la mitocondria y a las siguientes etapas de la respiración aerobia.



## Resumen



**Sección 7.4** La membrana interna de la mitocondria divide su interior en dos espacios: el compartimiento interior o matriz, y el espacio entre las membranas. La segunda etapa de la respiración aerobia, la formación de acetil-CoA y el ciclo de

Krebs, tiene lugar en la matriz. Las primeras etapas convierten dos piruvatos, dos acetil-CoA y dos  $\text{CO}_2$ . La acetil-CoA entra al ciclo de Krebs.

Se necesitan dos veces del ciclo de Krebs para descomponer las dos moléculas de acetil-CoA. En esta etapa, todos los átomos de carbono de la molécula de glucosa que entraron en la glucólisis, abandonan la célula como  $\text{CO}_2$ . Durante estas reacciones, los electrones e iones de hidrógeno son transferidos al  $\text{NAD}^+$  y al  $\text{FAD}$ , que se reducen a  $\text{NADH}$  y  $\text{FADH}_2$ , respectivamente, y se forma ATP por fosforilación a nivel sustrato.

De manera general, la descomposición de dos moléculas de piruvato en la segunda etapa de la respiración aerobia produce 10 coenzimas reducidas y dos ATP.



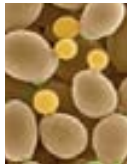
**Sección 7.5** La respiración aerobia termina en la mitocondria. En las reacciones de la tercera etapa, es decir la fosforilación acoplada al transporte de electrones, las coenzimas que fueron reducidas en las primeras dos etapas transfieren su carga de electrones e iones

hidrógeno a la cadena de transporte de electrones en la membrana interna de la mitocondria. Los electrones que se mueven a través de esta cadena liberan su energía poco a poco: las moléculas en la cadena usan esa energía para mover  $\text{H}^+$  de la matriz hacia el espacio entre las membranas.

Los iones de hidrógeno que se acumulan en el espacio entre las membranas forman un gradiente a través de la membrana interna. Los iones siguen el gradiente hacia la matriz a través de la ATP sintetasa. El flujo de  $\text{H}^+$  a través de esta proteína produce la síntesis de ATP.

El oxígeno se combina con los electrones y el  $\text{H}^+$  al final de la cadena de transporte de electrones, para entonces formar agua.

En general, la respiración aerobia típicamente produce 36 ATP por cada molécula de glucosa.



**Sección 7.6** Las rutas de la fermentación anaerobias empiezan con la glucólisis y terminan en el citoplasma. Una molécula, diferente del oxígeno, acepta los electrones al final de estas reacciones. El producto final de la **fermentación alcohólica** es el alcohol etílico, o etanol. El producto final de la **fermentación**

**láctica** es el lactato. Las etapas finales de las rutas de la fermentación sirven para regenerar  $\text{NAD}^+$ , el cual se requiere para que la glucólisis prosiga, pero no producen ATP. En esta forma, la descomposición de una molécula de glucosa en la fermentación alcohólica o láctica sólo produce dos ATP que se forman en las reacciones de la glucólisis.

El músculo esquelético tiene dos tipos de fibras: rojas y blancas. El ATP se produce principalmente por respiración aerobia en las fibras musculares rojas, de modo que éstas mantienen actividades físicas de resistencia. La fermentación láctica en las fibras blancas mantiene actividades que ocurren breve e intensamente.



**Sección 7.7** En los seres humanos y otros mamíferos, los azúcares simples que se producen por la descomposición de los carbohidratos, el glicerol y los ácidos grasos resultantes de la descomposición de las grasas, y los esqueletos carbonados de los aminoácidos que se producen por la descomposición de las proteínas pueden entrar en la respiración aerobia en diferentes etapas de la misma.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- ¿Es verdadero o falso el siguiente enunciado? A diferencia de los animales, que sintetizan casi todo su ATP mediante la respiración aerobia, las plantas hacen todo su ATP mediante la fotosíntesis.
- La glucólisis empieza y termina en el (la) \_\_\_\_\_.
  - núcleo
  - mitocondria
  - membrana celular
  - citoplasma
- ¿Cuál de las siguientes rutas metabólicas requiere(n) oxígeno molecular ( $\text{O}_2$ )?
  - respiración aerobia
  - fermentación láctica
  - fermentación alcohólica
  - todas las anteriores
- ¿Cuál molécula no se forma en la glucólisis?
  - $\text{NADH}$
  - piruvato
  - $\text{FADH}_2$
  - ATP
- En los eucariontes, la respiración aerobia se completa en el (la) \_\_\_\_\_.
  - núcleo
  - mitocondria
  - membrana celular
  - citoplasma
- ¿Cuál de las siguientes rutas metabólicas no es parte de la segunda etapa de la respiración aerobia?
  - fosforilación acoplada al transporte de electrones
  - formación de acetil-CoA
  - ciclo de Krebs
  - glucólisis
  - a y d
- Después de que las reacciones del ciclo de Krebs han ocurrido durante \_\_\_\_\_ ciclo(s), una molécula de glucosa se ha descompuesto completamente en  $\text{CO}_2$ .
  - un
  - dos
  - tres
  - seis
- En la tercera etapa de la respiración aerobia, el \_\_\_\_\_ es el aceptor final de los electrones.
  - agua
  - hidrógeno
  - oxígeno
  - $\text{NADH}$
- En la fermentación alcohólica, el \_\_\_\_\_ es el aceptor final de los electrones.
  - oxígeno
  - piruvato
  - acetaldehído
  - sulfato
- Las rutas de la fermentación no producen más ATP del que se produce en la glucólisis. Las reacciones subsiguientes sirven para regenerar \_\_\_\_\_.
  - $\text{FAD}$
  - $\text{NAD}^+$
  - glucosa
  - oxígeno
- La mayoría de la energía que es liberada por la descomposición total de glucosa en  $\text{CO}_2$  y agua, termina como \_\_\_\_\_.
  - $\text{NADH}$
  - ATP
  - calor
  - electrones

# Actividades de análisis de datos

## Anormalidades mitocondriales en la tetralogía de Fallot

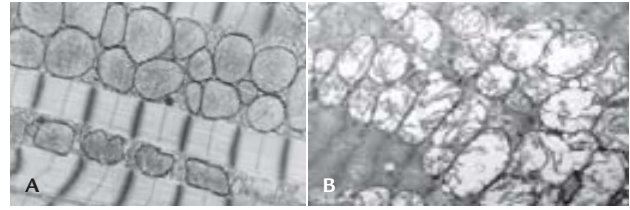
La tetralogía de Fallot (TF) es un trastorno genético caracterizado por cuatro principales malformaciones del corazón. La circulación de la sangre es anormal, de modo que los pacientes con TF tienen poco oxígeno en su sangre. Los niveles inadecuados de oxígeno resultan en daño en las membranas mitocondriales, lo que a su vez causa que las células se destruyan a sí mismas. En el 2004, Sara Kuruvilla y sus colegas investigaron las anomalías en las mitocondrias del músculo cardíaco de pacientes con TF. Algunos de sus resultados se muestran en la **figura 7.13**.

1. ¿Qué anomalía se asoció más fuertemente con la TF?
2. ¿Puedes establecer algunas correlaciones entre el contenido de oxígeno y las anomalías mitocondriales en estos pacientes?

**Figura 7.13** Cambios mitocondriales en la tetralogía de Fallot (TF).

**A** Músculo cardíaco normal. Muchas mitocondrias entre las fibras proveen a las células musculares de ATP para su contracción. **B** Músculo cardíaco de una persona con TF muestra mitocondrias hinchadas que han sido descompuestas.

**C** Anormalidades mitocondriales en pacientes con TF. SPO<sub>2</sub> es la saturación de oxígeno en la sangre. Un valor normal de SPO<sub>2</sub> es de 96 por ciento. Las anomalías se muestran marcadas con "+".



Paciente (edad)	SPO <sub>2</sub> (%)	Anormalidades mitocondriales en TF			
		Número	Forma	Tamaño	Descompuestas
1 (5)	55	+	+	-	-
2 (3)	69	+	+	-	-
3 (22)	72	+	+	-	-
4 (2)	74	+	+	-	-
5 (3)	76	+	+	-	+
6 (2.5)	78	+	+	-	+
7 (1)	79	+	+	-	-
8 (12)	80	+	-	+	-
9 (4)	80	+	+	-	-
10 (8)	83	+	-	+	-
11 (20)	85	+	+	-	-
12 (2.5)	89	+	-	+	-

12. Las células de tu cuerpo pueden utilizar \_\_\_\_\_ como una fuente alternativa de energía cuando el abastecimiento de glucosa es limitado.
  - a. ácidos grasos
  - b. glicerol
  - c. aminoácidos
  - d. todos los anteriores
13. ¿Cuál de los siguientes no se produce en una célula muscular que opera en condiciones de anaerobiosis?
  - a. calor
  - b. piruvato
  - c. NAD<sup>+</sup>
  - d. ATP
  - e. lactato
  - f. todos se producen
14. Correlaciona cada evento con la descripción más adecuada.
 

___ glucólisis	a. se forman ATP, NADH, FADH <sub>2</sub> y CO <sub>2</sub>
___ fermentación	b. glucosa en dos piruvatos
___ ciclo de Krebs	c. se regenera NAD <sup>+</sup> , poco ATP
___ fosforilación acoplada al transporte de electrones	d. flujo de H <sup>+</sup> vía ATP sintetasa
15. Correlaciona el término con la descripción más adecuada.
 

___ matriz	a. necesaria en la glucólisis
___ piruvato	b. espacio interior
___ NAD <sup>+</sup>	c. produce mucho ATP
___ mitocondria	d. fin de la glucólisis
___ espacio entre las membranas	e. coenzima reducida
___ NADH	f. los iones hidrógeno se acumulan aquí

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW**\*.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW**\*:

► Vínculos a Fotosíntesis; Revisión de respiración aerobia; Glucólisis; Segunda etapa de la respiración aerobia; Fosforilación oxidativa; Rutas de la fermentación; Fuentes alternativas de energía.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. A grandes altitudes, el nivel de oxígeno en el aire es bajo. Los alpinistas en montañas muy elevadas corren el riesgo de padecer de la enfermedad de montaña, la cual se caracteriza por dificultad para respirar, debilidad, mareos y confusión.

Los síntomas iniciales de intoxicación por cianuro son los mismos que los de la enfermedad de montaña. El cianuro se une fuertemente a la citocromo *c* oxidasa, un complejo proteico que es el último componente de la cadena de transporte de electrones en la mitocondria. La citocromo *c* oxidasa que tiene cianuro unido no puede transportar electrones. Explica por qué la intoxicación con cianuro empieza con los mismos síntomas que la enfermedad de montaña.

2. Como tú sabes, se requieren membranas impermeables a los iones hidrógeno para que ocurra la fosforilación acoplada al transporte de electrones. Las membranas de las mitocondria en los eucariontes cumplen con esta función. Las bacterias no poseen este organelo, pero pueden producir ATP a través de la fosforilación acoplada al transporte de electrones. ¿Cómo crees que lo hacen, ya que ellas no tienen mitocondrias?
3. La becasina de cola barrada (*Limosa lapponica*) es un tipo de ave costera que realiza su migración anual de Alaska a Nueva Zelanda, de ida y vuelta. Estas aves realizan su viaje de 11 500 km volando sobre el Océano Pacífico en alrededor de nueve días, dependiendo del clima, la velocidad del viento y la dirección de su viaje. Se observó que una de estas aves realizó el viaje entero de manera ininterrumpida, una característica que se compararía con un ser humano corriendo un maratón ininterrumpido por siete días a 70 kilómetros por hora. ¿Crees que los músculos empleados en el vuelo (la pechuga) de la becasina de cola barrada son claros u oscuros? Explica su respuesta.





## UNIDAD 2 GENÉTICA

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

En este capítulo ampliarás tus conocimientos sobre la estructura de los ácidos nucleicos (sección 3.7). Conforme explores los detalles de la estructura de doble hélice del ADN, recordarás los carbohidratos (3.3) y mientras aprendes sobre la replicación del ADN repasarás la fosforilación (5.3). Verás otra aplicación de los marcadores radioisotópicos (2.2) que hicieron posible concluir que el ADN, y no las proteínas (3.5), es el material hereditario de todos los organismos.



#### Cromosomas

El ADN de una célula eucariote está distribuido en un número específico de cromosomas que difieren en longitud y forma. Los cromosomas sexuales determinan el género de un individuo. Las proteínas asociadas al ADN eucariótico ayudan a organizar a los cromosomas para que puedan ser empacados en el núcleo.



#### Descubrimiento y función del ADN

El trabajo desarrollado durante más de un siglo por varios científicos condujo al descubrimiento del ADN como la molécula que almacena la información hereditaria.

# 8 Estructura y función del ADN

## 8.1 Clones dorados de un perro heroico

El 11 de septiembre del 2001, el oficial James Symington, un policía canadiense que se encontraba fuera de servicio, llevó a Trakr, su perro de rescate, desde Nueva Escocia, Canadá, hasta Nueva York. A las pocas horas de haber llegado, el perro condujo a los equipos de rescate al sitio donde se encontraba la quinta y última sobreviviente del ataque a las Torres Gemelas, una mujer que, sepultada debajo de los restos del edificio en el que trabajaba, se aferró a la vida. Symington y *Trakr* ayudaron durante tres días seguidos en los rescates hasta que el perro cayó rendido a consecuencia del humo, la inhalación de químicos, las quemaduras y el cansancio.

*Trakr* sobrevivió, pero al poco tiempo perdió el movimiento de sus extremidades por una enfermedad neurológica degenerativa tal vez relacionada con la exposición a gases tóxicos durante los rescates que realizó en la Zona Cero. El perro héroe falleció en abril del 2009, pero su ADN permanece vivo en sus copias genéticas, sus **clones**. Un ensayo de Symington sobre la naturaleza superior de *Trakr* y sus habilidades como perro de búsqueda y rescate ganó el premio Regala un Clon Dorado, un concurso para encontrar al perro con más méritos para ser clonado. Tras ganar el concurso, el ADN de *Trakr* fue enviado a Corea del Sur, donde fue insertado en óvulos caninos, los cuales a su vez fueron implantados en el útero de las perras que funcionaron como madres sustitutas. En julio del 2009, Symington recibió cinco cachorros, todos clones de *Trakr* (figura 8.1).

Al igual que *Trakr*, varios animales adultos ya han sido clonados. Sin embargo, la clonación de mamíferos sigue siendo un procedimiento impredecible y está muy lejos de ser rutinario. Normalmente, menos de 2 por ciento de los embriones implantados llegan al nacimiento. Además, de los pocos clones que sobreviven, algunos tienen serios problemas de salud. ¿Por qué tantas dificultades? Porque si bien todas las células de un individuo heredan el mismo ADN, una célula adulta utiliza sólo una fracción del material genético, en comparación con una célula embrionaria. Para formar un clon a partir de una célula adulta, los investigadores primero deben reprogramar su ADN para que funcione como el ADN de un cigoto. Aunque los resultados mejoran cada día, nos falta mucho por aprender.

**clon** Copia genéticamente idéntica de un organismo.

¿Por qué seguimos intentándolo? Porque los beneficios potenciales son enormes. En la actualidad, las células de embriones humanos clonados ayudan a los investigadores a descifrar los mecanismos moleculares de varias enfermedades genéticas. Este tipo de células algún día podrán ser inducidas para formar repuesto de tejidos y órganos para las personas que padecen enfermedades incurables. Los animales en peligro de extinción podrían ser salvados por este método, e incluso podríamos traer de regreso animales extintos. En la actualidad, el ganado y algunas mascotas son clonados con fines comerciales.



**Figura 8.1** Clonación de animales. En la página opuesta, James Symington y su perro Trakr en la Zona Cero, en el 2001. Arriba, Symington, en el 2009, con los clones de *Trakr*.

El perfeccionamiento de los métodos de clonación en animales nos ha acercado técnica y éticamente a la posibilidad de clonar seres humanos. Por ejemplo, si la clonación de una mascota fallecida es aceptable para su dueño, ¿por qué no habría de serlo la clonación de un hijo para un padre en duelo? Cada persona tiene una respuesta distinta para las preguntas de este tipo. Por ello, aunque las técnicas hayan mejorado notablemente, la clonación continúa siendo un tema muy polémico. Comprender las bases de la herencia, qué es el ADN y cómo funciona, te ayudará a formar tu propia opinión sobre los temas relacionados con la clonación.



### Estructura del ADN

El ADN es una molécula conformada por dos largas cadenas de nucleótidos que se estructuran en una doble hélice. Cuatro

tipos de nucleótidos conforman las cadenas: adenina, timina, guanina y citosina. El orden de las bases en el ADN difiere entre individuos y entre especies.



### Replicación del ADN

Antes de dividirse, la célula copia su ADN para que sus descendientes contengan la totalidad de la información hereditaria. El ADN recién formado es monitoreado

para detectar errores, la mayoría de los cuales son corregidos en forma casi instantánea. Los errores no corregidos pueden perpetuarse como mutaciones.



### Clonación de animales

En la actualidad se utilizan varios métodos para producir clones de animales adultos con fines de investigación y para el sector agropecuario.

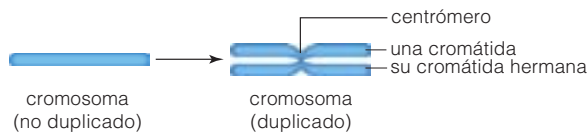
Debido a que las técnicas están lejos de ser perfectas, esta práctica continúa generando preguntas éticas importantes.



## 8.2 Cromosomas eucariontes

- › El ADN del núcleo de una célula eucarionte está organizado en uno o más cromosomas.
- ◀ Vínculo a ADN 3.7

Cuando se reproducen, todos los organismos transmiten su ADN a su descendencia. Dentro de la célula, cada molécula de ADN está organizada en una estructura llamada **cromosoma** (figura 8.2). Normalmente, las células eucariontes tienen un número definido de cromosomas **1**. Durante la mayor parte de vida de la célula, cada uno de sus cromosomas contiene una molécula de ADN. Cuando se prepara para dividirse, la célula duplica sus cromosomas para que la descendencia reciba el material hereditario completo. Tras la duplicación, cada cromosoma contiene dos moléculas de ADN, las cuales se conocen como **cromátidas hermanas**. Las cromátidas hermanas se unen entre sí en una región estrecha llamada **centrómero**:



Extendidos de extremo a extremo, los 46 cromosomas de una célula humana medirían alrededor de 2 metros de longitud, una gran cantidad de ADN para compactar en un núcleo cuyo diámetro es menor a 10 micrómetros. Las interacciones entre una molécula de ADN y las proteínas que se asocian con ella estructuran el cromosoma y ayudan a empaquetarlo.

A su mayor condensación, un cromosoma duplicado contiene dos filamentos (las cromátidas hermanas) enrollados en una característica forma de X **2**. Un acercamiento al cromosoma revela que cada filamento es en realidad un cilindro hueco formado por fibras enrolladas,

similar a los cordones de los teléfonos antiguos **3**. Los enrollamientos se forman cuando una doble fibra de ADN **4** se enrolla dos veces, en intervalos regulares, alrededor de “carretes” de proteína llamados **histonas** **5**. En las micrografías, estos carretes de ADN y proteína se ven como un collar de perlas. Cada “perla” es un **nucleosoma**, la unidad mínima de organización de un cromosoma eucarionte. Como verás en la sección 8.4, la molécula de ADN está formada por dos hebras que forman una doble hélice **6**.

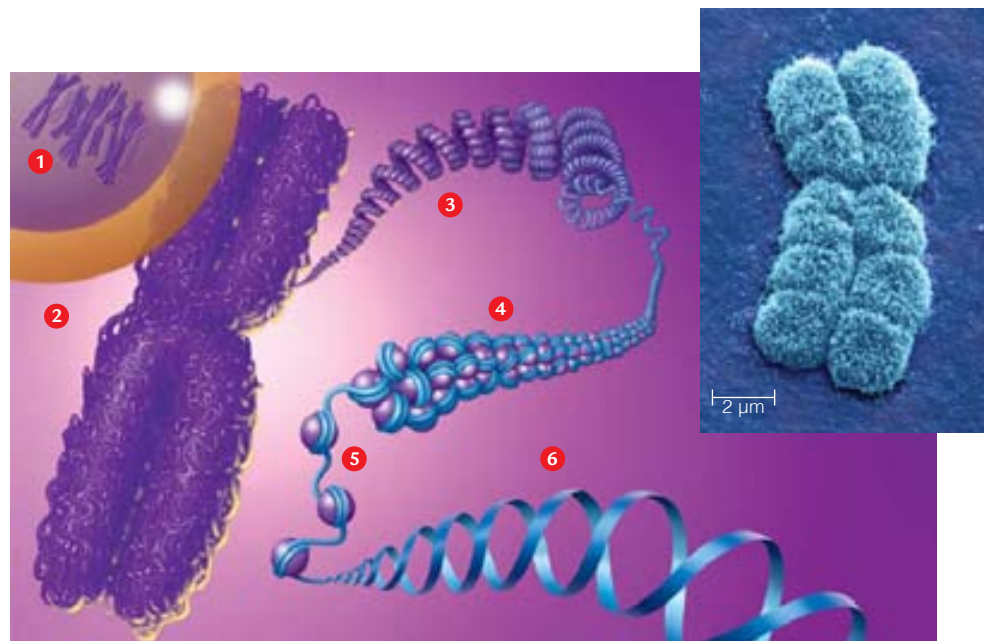
### Número cromosómico

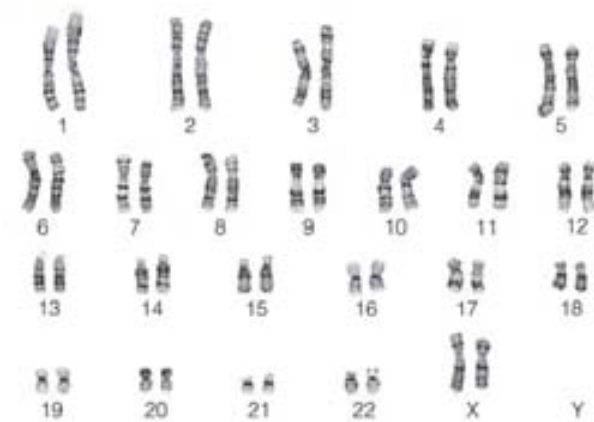
La información genética de cada especie eucarionte está distribuida entre un número definido de cromosomas, los cuales difieren en longitud y forma. La suma de todos los cromosomas en una célula de cierto tipo es conocida como **número cromosómico**. Cada especie tiene un número específico de cromosomas. Por ejemplo, el número cromosómico de los robles es 12, por lo cual el núcleo de una célula de un roble tiene 12 cromosomas. El número cromosómico del cangrejo rey es 208, y por ello tiene 208 cromosomas. Las células del cuerpo humano tienen un número cromosómico de 46, por lo cual sus células tienen 46 cromosomas.

En realidad, las células del cuerpo humano tienen dos copias de cada cromosoma, lo que significa que su número de cromosomas es **diploide** ( $2n$ ). Los 23 pares de cromosomas son como dos conjuntos de libros numerados del 1 al 23 en los cuales existen dos versiones (un par) de cada libro. Excepto por el par de cromosomas sexuales de los individuos masculinos (XY), cada par tiene la misma longitud y forma, y contiene información sobre los mismos caracteres. Piensa en ellos como dos conjuntos de libros sobre cómo construir una casa. Tu padre te dio un conjunto, pero tu madre tiene sus propias ideas sobre el cableado, la plomería y demás. Ella te dio un conjunto alternativo que dice cosas distintas sobre las mismas tareas.

**Figura 8.2 Animada** Acercamiento a la estructura de un cromosoma. El empaquetamiento estrecho permite que una gran cantidad de ADN quepa en un núcleo muy pequeño.

- 1** El ADN al interior del núcleo de una célula eucarionte suele estar dividido en un número determinado de cromosomas. *Recuadro*: un cromosoma humano duplicado.
- 2** Puesto que está condensado, un cromosoma duplicado está empaquetado compactamente en forma de X.
- 3** Al desenredar un cromosoma se obtiene un cilindro hueco formado por super enrollamientos de la doble hebra de ADN.
- 4** El enrollamiento es posible por la asociación entre una molécula de ADN (azul) y proteínas histonas (púrpura).
- 5** En intervalos regulares, la molécula de ADN se enrolla dos veces alrededor de un núcleo de proteínas histonas. En esta estructura de “collar de perlas”, la “cuerda” es el ADN y cada “perla” se conoce como nucleosoma.
- 6** La molécula de ADN está formada por dos hebras que se estructuran en una doble hélice.





**Figura 8.3 Animada** Un cariotipo es la imagen del conjunto de cromosomas que contiene una célula diploide. Este cariotipo humano tiene 22 pares de cromosomas autosómicos y un par de cromosomas X.

## Tipos de cromosomas

El cariotipo muestra el complemento de cromosomas diploide de un individuo. Por medio de esta técnica, una muestra de células de un individuo es tratada para condensar sus cromosomas y teñirlos a fin de que puedan ser observados en el microscopio. El microscopio muestra el número y la forma de los cromosomas en cada célula. La micrografía de una célula es digitalizada y arreglada de tal manera que los cromosomas estén alineados de acuerdo con la localización de su centrómero, su tamaño, su forma y su longitud (figura 8.3). El arreglo final forma el cariotipo de un individuo. Un **cariotipo** muestra cuántos cromosomas hay en las células de un individuo, y su comparación con el estándar puede revelar si hay cromosomas faltantes, sobrantes, o si existen anomalías estructurales.

Todos los cromosomas de una célula diploide, excepto un par, son **autosomas**, y son los mismos en individuos femeninos y masculinos. Los dos autosomas del mismo par tienen la misma longitud, forma y localización del centrómero. El par de cromosomas que conforma los **cromosomas sexuales** difiere entre

**autosoma** Cualquier cromosoma que no es sexual.

**cariotipo** Imagen del complemento de cromosomas de un individuo acomodados por tamaño, longitud, forma y localización del centrómero.

**centrómero** Región estrecha de un cromosoma eucarionte en donde se unen las cromátidas hermanas.

**cromátida hermana** Una de las dos moléculas de ADN unidas en un cromosoma eucarionte duplicado.

**cromosoma** Estructura compuesta por ADN y proteínas asociadas; lleva una parte o toda la información genética de una célula.

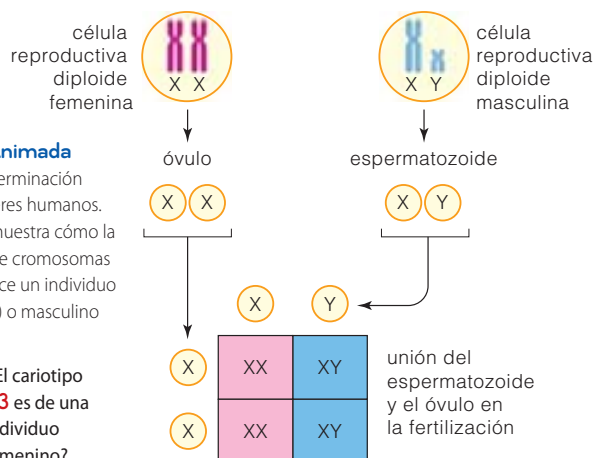
**cromosoma sexual** Miembro de un par de cromosomas que difieren entre individuos masculinos y femeninos.

**diploide** Tiene dos copias de cada tipo de cromosoma característico de la especie ( $2n$ ).

**histona** Tipo de proteína que organiza la estructura de los cromosomas de una célula eucarionte.

**nucleosoma** ADN enrollado alrededor de un carrete de histonas.

**número cromosómico** Suma de todos los cromosomas en un tipo determinado de célula.



individuos masculinos y femeninos. Las diferencias determinan el sexo del individuo.

Los cromosomas sexuales humanos son denominados X y Y. Las células del cuerpo de los individuos femeninos contienen dos cromosomas X (XX); las células de los individuos masculinos contienen un cromosoma X y uno Y (XY). Que las hembras sean XX y los machos XY es la regla entre las moscas de la fruta, los mamíferos y muchos otros animales, pero hay algunos otros mecanismos de determinación sexual. En las mariposas, las polillas, las aves y algunos peces, los machos tienen dos cromosomas sexuales idénticos, no así las hembras. En otras especies de invertebrados, en las tortugas y las ranas, los factores ambientales (no los cromosomas sexuales) son los que determinan el sexo. Por ejemplo, la temperatura de la arena en donde están enterrados los huevos de una tortuga determina el sexo de sus crías.

En los seres humanos, un nuevo individuo hereda una combinación de cromosomas sexuales que determinan si será masculino o femenino. Todos los óvulos producidos por una hembra tienen un cromosoma X. En cambio, la mitad de los espermatozoides producidos por el macho tienen un cromosoma X y la mitad restante tiene un cromosoma Y. Si un espermatozoide X fertiliza a un óvulo X, el individuo resultante será femenino. Si el espermatozoide lleva un cromosoma Y, el individuo será de sexo masculino (figura 8.4).

### Para repasar en casa ¿Qué son los cromosomas?

- ▶ El ADN de una célula eucarionte está distribuido en un número determinado de cromosomas que varían en tamaño y forma.
- ▶ Los miembros de un par de cromosomas sexuales son diferentes en individuos masculinos y femeninos. Los demás cromosomas son autosomas, los cuales son iguales entre ambos sexos.
- ▶ Las proteínas que se asocian con el ADN organizan la estructura de los cromosomas y permiten que éstos se compacten.

- › Las investigaciones que condujeron a la identificación del ADN como la molécula de la herencia son un ejemplo de cómo se realizan los avances científicos.
- ◀ Vínculos a Radioisótopos 2.2, Proteínas 3.5 y ADN 3.7

### Primeras pistas desconcertantes

En 1865, Johannes Miescher, un estudiante de medicina suizo, contrajo tifo. Esta enfermedad dejó a Miescher parcialmente sordo, por lo cual tuvo que renunciar a seguir estudiando medicina y decidió optar por la química orgánica. Hacia 1869, Miescher colectaba tanto células blancas de vendajes llenos de pus como esperma de peces para estudiar la composición del núcleo celular. Los dos tipos de célula que estudiaba no contienen un gran citoplasma, lo que facilitaba el aislamiento de las sustancias del núcleo. Miescher encontró que el núcleo contenía una sustancia ácida compuesta en su mayor parte por nitrógeno y fósforo. Tiempo después, esa sustancia fue llamada ácido desoxirribonucleico o ADN.

Sesenta años más tarde, Frederick Griffith, un oficial médico británico, intentaba obtener una vacuna para la neumonía. Logró aislar dos cepas (tipos) de *Streptococcus pneumoniae*, la bacteria que causa la neumonía. A una de las cepas la llamó R porque formaba colonias rugosas. A la otra la llamó S porque crecía en colonias lisas (S de smooth). Griffith utilizó ambas cepas en una serie de experimentos que, aunque no lo condujeron al desarrollo de la vacuna que buscaba, le revelaron una prueba elemental sobre la herencia (figura 8.5).

Primero inyectó ratones con células R vivas **1**. Los ratones no desarrollaron neumonía, por lo cual concluyó que la cepa R era inofensiva.

Después inyectó a otro grupo de ratones con células S vivas **2**. Los ratones murieron y las muestras de sangre contenían grandes cantidades de células S vivas. Griffith concluyó que la cepa S era patogénica y causaba neumonía.

Más adelante mató células S exponiéndolas a altas temperaturas. Los ratones inyectados con células S muertas no murieron **3**.

Por último, mezcló células R vivas con células S muertas por la exposición a altas temperaturas. Los ratones inyectados con esta mezcla murieron **4**. Las muestras de sangre extraídas de estos ratones contenían grandes cantidades de células S.

¿Qué ocurrió en el cuarto experimento? Si las células S muertas de la mezcla no estaban realmente muertas, entonces los ratones inyectados con ellas en el tercer experimento hubieran muerto. Si las células R inofensivas hubieran cambiado a células asesinas, entonces los ratones inyectados con células R en el primer experimento hubieran muerto.

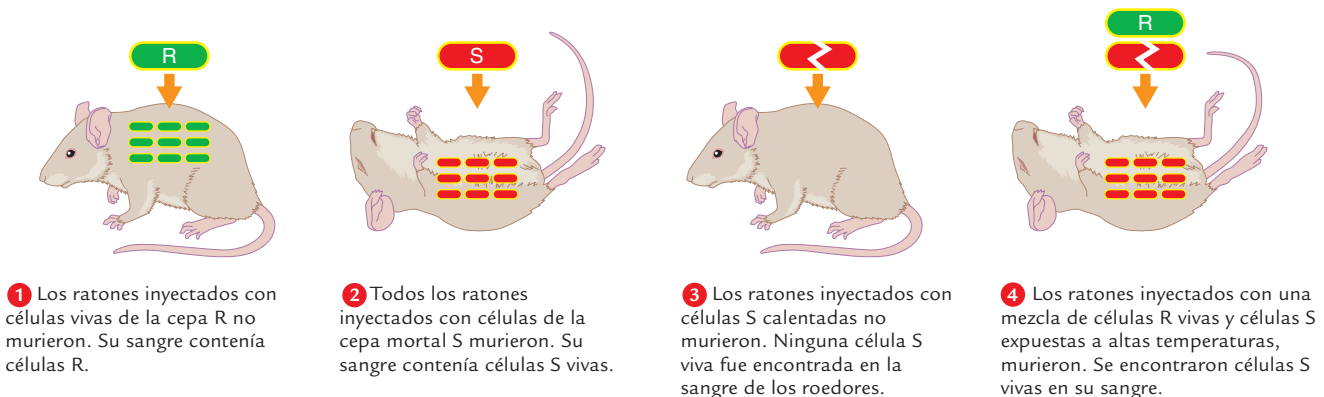
La explicación más simple era que el calor había matado a las células S, pero había dejado intacto su material hereditario, incluyendo las partes que causaban la neumonía. De alguna manera, el material genético de las células S muertas había sido transferido a las células R vivas que lo pusieron en funcionamiento.

La transformación era permanente y heredable. Incluso después de cientos de generaciones, las células descendientes de células R transformadas seguían siendo infecciosas. ¿Qué causó dicha transformación? ¿Qué sustancia codificaba la información sobre los caracteres transferidos a la descendencia?

En 1940, Oswald Avery y Maclyn McCarty identificaron esa sustancia, a la cual llamaron "principio transformante". Para ello utilizaron un proceso de eliminación que probaba cada tipo de componente molecular de las células S. Avery y McCarty congelaron y descongelaron varias veces las células S (los cristales de hielo formados durante el congelamiento rompen las membranas, liberando el contenido celular). A continuación, filtraron las células intactas de la mezcla resultante. Al final del proceso, los investigadores obtenían un fluido libre de células compuesto por lípidos, proteínas y ácidos nucleicos derivados de las células S.

Después de que este extracto fue tratado con enzimas que destruyen lípidos y proteínas, seguía siendo capaz de transformar a las células S. Por lo tanto, el principio transformante no eran los lípidos ni las proteínas. Los carbohidratos también fueron descartados porque habían sido removidos durante el proceso de purificación. Entonces, Avery y McCarty reconocieron que la sustancia que buscaban debía ser el ácido nucleico, ARN o ADN. El extracto de células S seguía siendo infeccioso aun después de tratarlo con enzimas que degradan ARN, pero no al tratarlo con enzimas que degradan ADN. El ADN tenía que ser el principio transformante.

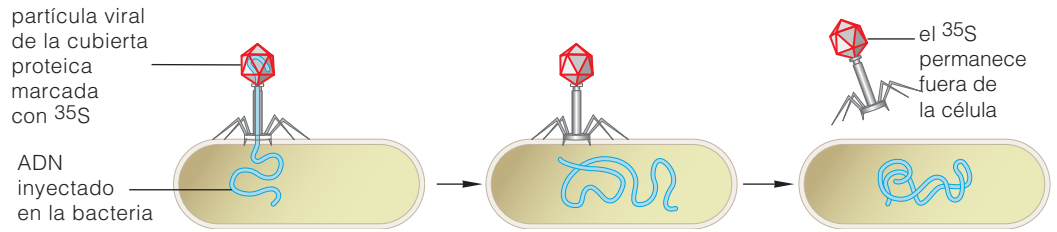
El resultado sorprendió a Avery y McCarty, quienes, al igual que otros investigadores, habían supuesto que las proteínas eran las



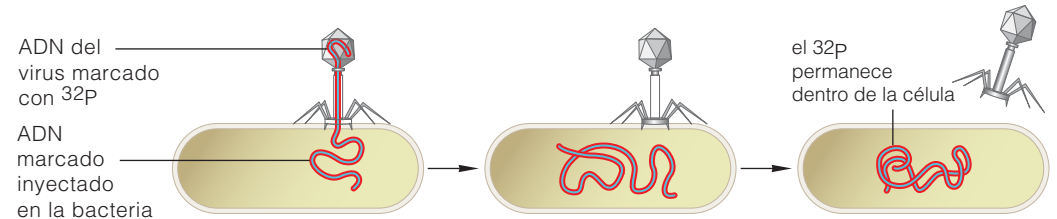
**Figura 8.5 Animada** Resumen de los resultados de los experimentos de Fred Griffith. El material hereditario de las células patógenas de *Streptococcus pneumoniae* transforma células inofensivas (R) en células infecciosas (S).



**A** Arriba, modelo de un bacteriófago. Abajo, micrografía de tres virus inyectando su ADN en una célula de *E. coli*.



**B** En un experimento, las bacterias fueron infectadas con partículas virales marcadas con un radioisótopo del azufre ( $^{35}\text{S}$ ). La marca de azufre sólo estaba presente en las proteínas virales. Los virus se desprendieron de las bacterias al agitar la mezcla en una batidora. La mayoría de los azufres marcados fueron detectados en los virus y no en las células bacterianas. Por lo tanto, los virus no inyectan proteína en las bacterias.



**C** En otro experimento, las bacterias fueron infectadas con partículas virales marcadas con un radioisótopo del fósforo ( $^{32}\text{P}$ ). El fósforo marcaba sólo el ADN viral. Cuando los virus fueron desprendidos de las bacterias, el fósforo radiactivo sólo fue detectado dentro de las células bacterianas. Por lo tanto, los virus inyectan ADN al interior de las células bacterianas, una evidencia de que el ADN es el material genético de este virus.

**Figura 8.6 Animada** Experimentos de Hershey-Chase. Alfred Hershey y Martha Chase investigaron si el material genético inyectado por los bacteriófagos en las bacterias era proteína, ADN o una mezcla de ambos. Los experimentos se basaron en que las proteínas contienen más azufre (S) que fósforo (P) y el ADN contiene más fósforo que azufre.

moléculas de la herencia. Después de todo, los caracteres son muy diversos y se creía que las proteínas eran las moléculas biológicas más diversas. Otras moléculas parecían ser demasiado uniformes. Los dos científicos fueron tan escépticos que sólo publicaron sus resultados tras arduos años de experimentación, pues les tomó tiempo convencerse de que el ADN era el material hereditario. También fueron muy cuidadosos al recalcar que no tenían pruebas para afirmar que el ADN fuera el único material hereditario.

### Confirmación de la función del ADN

Para 1950, los científicos ya habían descubierto los **bacteriófagos**, un tipo de virus que infectan bacterias (figura 8.6A). Al igual que todos los virus, estas partículas infecciosas contienen la información hereditaria para producir nuevos virus. Después de que un virus infecta una célula, ésta comienza a producir nuevas partículas virales. Los bacteriófagos inyectan su material genético al interior de una bacteria, pero ¿cuál es ese material, proteína, ADN o ambos?

Alfred Hershey y Martha Chase encontraron la respuesta a dicha pregunta al explotar las propiedades de las proteínas (alto contenido de azufre) y del ADN (alto contenido de fósforo). Hicieron crecer bacterias en un medio de cultivo que contenía un isótopo del azufre,  $^{35}\text{S}$ . En este medio, la proteína (mas no el ADN) del bacteriófago que infecta a la bacteria se señaló con el trazador  $^{35}\text{S}$ .

**bacteriófago** Virus que infecta bacterias.

Hershey y Chase infectaron un cultivo fresco de bacterias, sin marcaje alguno, con el virus marcado. Por medio de micrografías electrónicas, sabían que los fagos se unen a las bacterias mediante sus colas delgadas. Razonaron que sería fácil romper este tipo de unión débil, así que vaciaron la mezcla de virus y bacterias en una batidora y la encendieron. (En esa época era común utilizar electrodomésticos como equipo de laboratorio.)

Con este método, los investigadores separaron las bacterias del fluido que contenía los virus y cuantificaron el contenido de  $^{35}\text{S}$  de ambas muestras por separado. El fluido que contenía los virus tenía la mayor cantidad de  $^{35}\text{S}$ . Por lo tanto, los virus no habían inyectado su proteína dentro de la célula (figura 8.6B).

Hershey y Chase repitieron sus experimentos utilizando un isótopo del fósforo,  $^{32}\text{P}$ , con el cual marcaron el ADN (mas no las proteínas) del bacteriófago. En esta ocasión, la bacteria infectada contenía la mayor cantidad del isótopo. Por lo tanto, los virus inyectaron su ADN dentro de las bacterias (figura 8.6C).

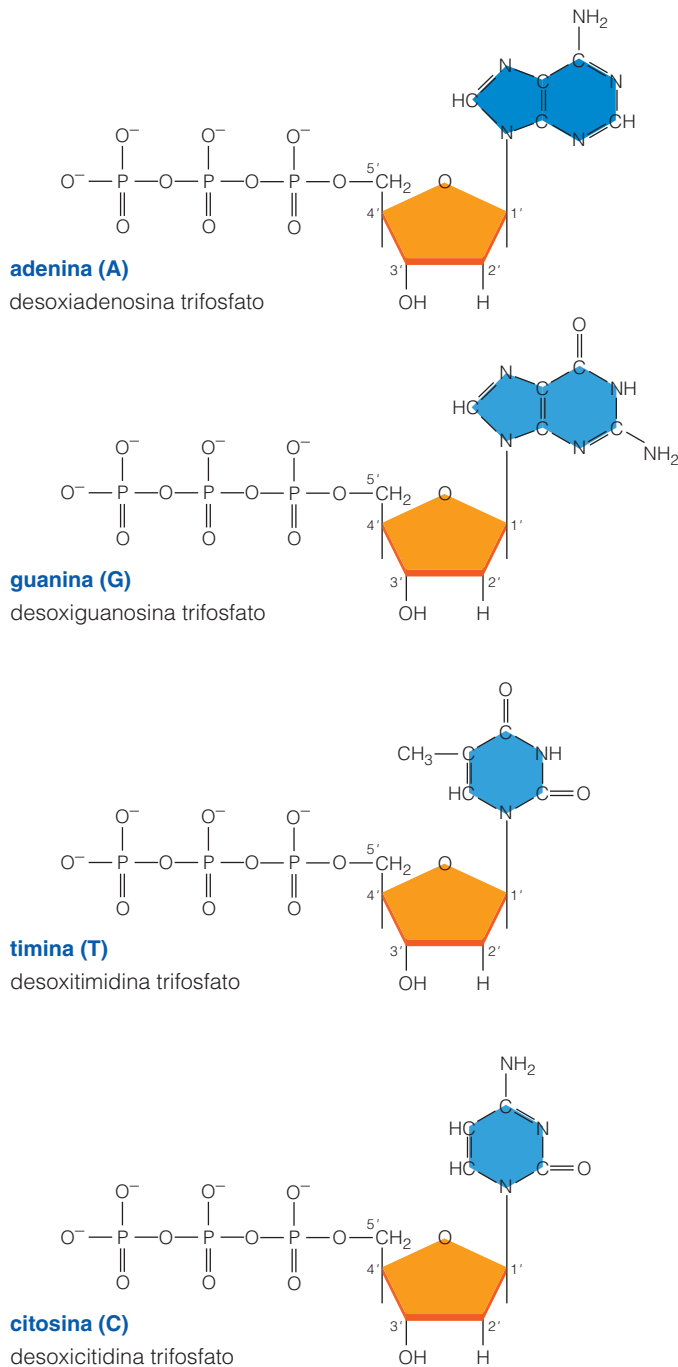
Ambos experimentos, y muchos otros que les siguieron, apoyaron la hipótesis de que el ADN, y no las proteínas, era el material hereditario común de todos los seres vivos en la Tierra.

### Para repasar en casa ¿Cuál es la base molecular de la herencia?

- El ADN es el material de la herencia en todos los seres vivos de la Tierra.



- El descubrimiento de la estructura del ADN por parte de Watson y Crick se basó en los resultados de cerca de 50 años de trabajo de muchos científicos.
- Vínculos a Anillos de carbohidratos 3.3, Estructura de las proteínas 3.5 y Ácidos nucleicos 3.7



**Figura 8.7 Animada** Los cuatro nucleótidos del ADN. Cada nucleótido está formado por tres grupos: fosfato, un azúcar desoxirribosa (*naranja*) y una base nitrogenada (*azul*) que lo nombra. A principios del siglo xx, el bioquímico Phoebus Levene determinó la estructura de estas bases y la forma en que están conectadas en el ADN. Levene trabajó por más de 40 años en el estudio del ADN.

La numeración de los carbonos en los anillos de los azúcares (sección 3.3) nos permite definir la orientación de las cadenas de nucleótidos, lo cual es importante en procesos como la replicación del ADN. Compara la [figura 8.8](#).

## Bloques de construcción del ADN

Cada hebra de ADN es un polímero de nucleótidos unidos que forman una cadena continua. Aunque una sola cadena puede tener cientos de millones de nucleótidos de largo, está compuesta por sólo cuatro tipos de nucleótidos. Un nucleótido de ADN está compuesto por un azúcar de cinco carbonos, tres grupos fosfato y una de las cuatro posibles bases nitrogenadas ([figura 8.7](#)). Descubrir cómo estaban dispuestos en el ADN estos cuatro nucleótidos, adenina (A), guanina (G), timina (T) y citosina (C), fue un problema científico que tomó casi 50 años resolver. La molécula de ADN es muy grande y el ADN cromosómico tiene una estructura de organización compleja. Estos dos factores hacen que sea muy difícil trabajar con esta molécula, y más aún con las metodologías y equipos de laboratorio de aquella época.

En 1950, Erwin Chargaff, uno de los investigadores que trataba de resolver la estructura del ADN, realizó dos descubrimientos muy importantes. Primero, que la cantidad de timina y adenina en el ADN es la misma, al igual que la cantidad de citosina y guanina. Este descubrimiento se conoce como la primera regla de Chargaff:

$$A = T \text{ y } G = C$$

El segundo descubrimiento o regla de Chargaff fue que la proporción de adenina y guanina varía entre el ADN de diferentes especies.

Al mismo tiempo, el biólogo estadounidense James Watson y el biofísico británico Francis Crick, ambos en la Universidad de Cambridge, habían estado intercambiando ideas sobre la estructura del ADN. El patrón helicoidal de la estructura secundaria, común en muchas proteínas (sección 3.5), había sido descubierto hacía poco tiempo, y Watson y Crick sospecharon que la molécula de ADN tenía la misma estructura de hélice. Habían pasado muchas horas discutiendo sobre la forma, tamaño y tipos de enlaces necesarios de los nucleótidos del ADN. En su búsqueda, consultaron a muchos químicos para que los ayudaran a identificar el tipo de enlaces que podían estar pasando por alto. Para probar sus diferentes ideas hicieron modelos con pedazos de cartón “enlazados” en ángulos adecuados por alambres metálicos.

Al mismo tiempo, en el King’s College en Londres, la bioquímica Rosalind Franklin también trataba de determinar la estructura del ADN. Al igual que Crick, Franklin se especializó en cristalografía de rayos x, una técnica en la cual se irradian muestras de sustancias puras y cristalizadas con rayos x. Los átomos de la muestra difractan los rayos, dando lugar a un patrón que puede capturarse como una imagen. A partir de ese patrón, los investigadores pueden calcular detalles de la estructura molecular de la muestra, como el tamaño, la forma y el espacio entre cada elemento repetitivo de la molécula.

El ADN es una molécula grande y muy difícil de cristalizar. Además, Franklin descubrió que las muestras de ADN “hidratada” y “seca” tienen formas diferentes. Ella logró obtener el primer patrón de difracción claro de una molécula de ADN hidratada, la forma que se encuentra en las células. A partir de esa información, Franklin calculó que el ADN era muy largo en comparación con sus 2 nanómetros de ancho. También identificó un patrón repetitivo cada 0.34 nanómetros y otro cada 3.4 nanómetros, ambos en su longitud.

La imagen y los datos de Franklin llamaron la atención de Watson y Crick, quienes ahora tenían toda la información que necesitaban para construir un modelo de la hélice de ADN, el cual contenía dos cadenas de azúcar y fosfato corriendo en direcciones opuestas, además de bases apareadas en su interior (figura 8.8). Los enlaces entre el azúcar de un nucleótido y el fosfato del siguiente conforman la columna de cada cadena. Puentes de hidrógeno entre las bases situadas en el interior mantienen unidas a las dos hebras. Sólo dos tipos de apareamiento de bases están permitidos: A con T y G con C, los cuales explican la primera regla de Chargaff. La mayoría de los científicos suponían (en forma incorrecta) que las bases debían estar en el exterior de la hélice, porque de esa manera se encontrarían más accesibles para las enzimas que copian el ADN. En la sección 8.6 verás cómo las enzimas que replican el ADN tienen acceso a las bases localizadas en el interior de la doble hélice.

### Secuencia de apareamiento de bases del ADN

Dos únicos tipos de apareamiento de bases dan lugar a la increíble diversidad de caracteres que observamos entre los seres vivos. ¿Cómo es eso posible? Aunque el ADN está compuesto por sólo cuatro bases, el orden en que se encuentran los pares de bases de una hebra de ADN (su secuencia), varía mucho entre las diferentes especies (lo cual explica la segunda regla de Chargaff). Por ejemplo, un fragmento de ADN de un tulipán, un humano y otro organismo puede ser:



Observa cómo se aparean las dos hebras de ADN. Son complementarias, es decir, cada base de una de ellas forma un par con una base de la hebra complementaria. Este patrón de enlaces (A con T y G con C) es el mismo en todas las moléculas de ADN. Sin embargo, la secuencia o el ordenamiento de los pares de bases de una hebra de ADN varía entre cada especie y también entre los individuos de una misma especie. La información que codifica cada secuencia es la base de los caracteres visibles que definen a una especie y que distinguen a los individuos. De esta manera, el ADN, la molécula de la herencia en cada célula, es la base de la unidad de la vida, y las variaciones en su secuencia de bases son el fundamento de la diversidad de la vida.

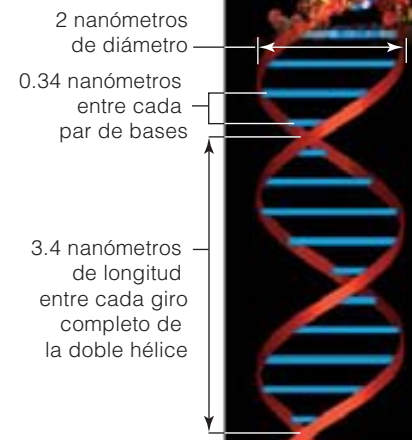
### Para repasar en casa ¿Qué son los ácidos nucleicos?

- ▶ Una molécula de ADN está formada por dos cadenas (hebras) de nucleótidos que corren en direcciones opuestas y que se estructuran en una doble hélice. Al interior de la hélice se localizan, unidas por puentes de hidrógeno, las bases nitrogenadas de los nucleótidos de cada hebra. A se aparean con T, y G con C.
- ▶ La secuencia de las bases a lo largo de la hebra de ADN es la información genética.
- ▶ Las secuencias de ADN varían entre cada especie y entre los individuos de las mismas. Esta variación es la base de la diversidad de la vida.



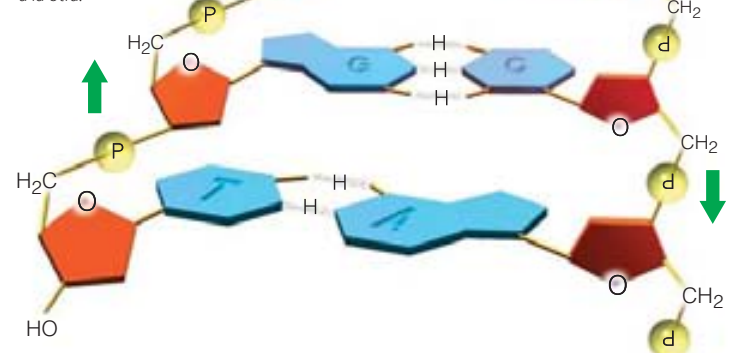
**Figura 8.8 Animada**

La estructura del ADN ilustrada por diferentes modelos. Arriba, Watson y Crick con su modelo.



Los números indican el número del átomo de carbono de la desoxirribosa (compara la figura 8.7). El carbón 3' de cada azúcar está unido por el grupo fosfato al carbón 5' del siguiente azúcar. Estos enlaces forman la estructura de azúcar y fosfato de cada hebra.

El armazón de azúcar y fosfato de cada hebra corren en paralelo, pero en direcciones opuestas (flechas verdes). Piensa en una hebra invertida respecto a la otra.



- En la ciencia, como en cualquier profesión, el reconocimiento público de un descubrimiento no siempre incluye a todas las personas que lo hicieron posible.

En el momento de su llegada al King's College, Rosalind Franklin ya era una experta en cristalografía de rayos x. Había resuelto la estructura del carbón, la cual es compleja y desorganizada (igual que la estructura de moléculas biológicas como el ADN). También construyó modelos tridimensionales de las moléculas, como había hecho Pauling. Su asignatura pendiente era investigar la estructura del ADN.

A Franklin le habían hecho saber que ella sería la única persona en el departamento que trabajaría en dicha tarea, de modo que ignoraba que Maurice Wilkins realizaba estudios similares en el laboratorio del piso de abajo. Cuando Wilkins le propuso una colaboración, Franklin sospechó del ofrecimiento y declinó sin pensarlo.

Tanto Wilkins como Franklin habían recibido muestras idénticas de ADN cuidadosamente preparadas por Rudolf Signer. El trabajo meticuloso de Franklin produjo la primera imagen clara del patrón de difracción de rayos x del ADN en su forma celular (figura 8.9). Cuando presentó su trabajo en 1952, dijo que el ADN estaba constituido por dos cadenas formando una doble hélice en cuyo exterior se encontraba un armazón de grupos fosfato y en su interior las bases nitrogenadas acomodadas en una forma desconocida. Franklin había calculado el diámetro del ADN, la distancia entre sus cadenas y entre sus bases, los ángulos de la hélice y el número de bases en cada vuelta. Con su formación en cristalografía, Crick hubiera reconocido de inmediato la importancia del trabajo, pero no se encontraba entre la audiencia. En cambio, Watson sí estaba presente, pero como no era cristalógrafo, no comprendió las implicaciones de la imagen de difracción de rayos x, ni de los cálculos expuestos por Franklin.



**Figura 8.9** Rosalind Franklin y su imagen de difracción de rayos x del ADN.

Franklin comenzó a escribir un artículo sobre sus descubrimientos. Mientras tanto, y quizá sin que ella lo supiera, Watson revisó los resultados del trabajo de Franklin con Wilkins, y junto con Crick leyó un reporte en el que se detallaban los datos no publicados de Franklin. Crick, quien tenía más experiencia con el modelado molecular que Franklin, inmediatamente comprendió lo que la imagen y los datos revelaban. Watson y Crick utilizaron esa información para construir su modelo del ADN.

El 25 de abril de 1953, el artículo de Franklin fue el tercero de una serie de artículos sobre la estructura del ADN publicados en la prestigiosa revista *Nature*. Dicho trabajo aportaba evidencias experimentales sólidas del modelo teórico de Watson y Crick, el cual fue el primero de la serie en publicarse.

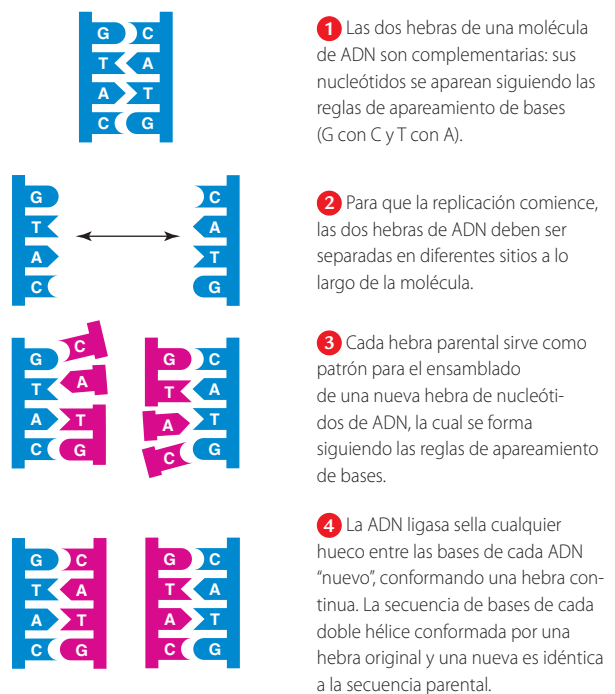
Rosalind Franklin falleció a la edad de 37 años a causa de cáncer de ovarios, tal vez causado por su extensa exposición a los rayos x. Debido a que el Premio Nobel no se entrega *post mortem*, ella no pudo compartir el reconocimiento que recibieron en 1962 Watson, Crick y Wilkins por el descubrimiento de la estructura del ADN.

- Una célula duplica su ADN antes de dividirse.
- Los mecanismos de reparación del ADN corrigen la mayoría de los errores ocurridos durante la replicación.
- Vínculo a Transferencia de grupos fosfato 5.3

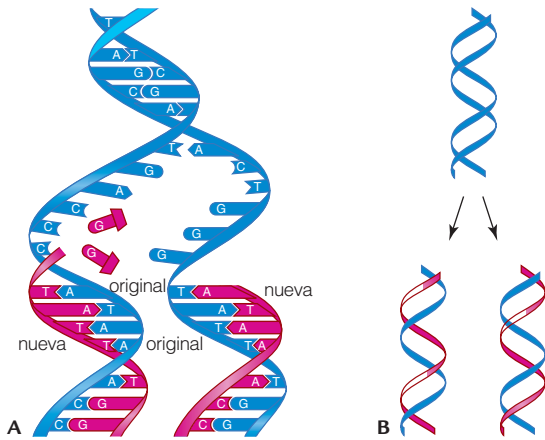
Una célula contiene un solo juego de cromosomas durante la mayor parte de su vida. Pero cuando la célula se reproduce, debe contener dos juegos de cromosomas: uno para cada una de las células descendientes. Las células copian su material genético mediante un proceso denominado **replicación del ADN** (figura 8.10). Antes de que inicie la replicación del ADN, cada cromosoma consiste de una molécula de ADN: una doble hélice 1. Durante la replicación, la enzima ADN helicasa rompe los puentes de hidrógeno que unen a las bases y mantienen unida a la doble hélice, de tal manera que las dos hebras de ADN se abren 2. Otra enzima, la **ADN polimerasa**, ensambla una hebra de ADN complementaria en cada una de las hebras parentales.

Conforme se extiende cada nueva hebra de ADN, se estructura con su hebra parental, formando la doble hélice (figura 8.11A). De esta manera, las dos moléculas de ADN de doble hebra que resultan de la replicación tienen una hebra parental (original) y una hebra recién sintetizada (nueva). Esa es la razón por la cual este proceso se denomina replicación semiconservativa (figura 8.11B).

Como verás más adelante, el orden de las bases de los nucleótidos en una hebra de ADN, es decir, su **secuencia de ADN**, contiene la información genética. Las células descendientes deben tener una copia idéntica de dicha información; de lo contrario, la herencia degenera. Puesto que cada nueva hebra de ADN es complementaria, en secuencia, a la parental, las dos moléculas que produce la replicación del ADN son duplicados de la hebra parental.



**Figura 8.10 Animada** Replicación del ADN. Como las dos hebras de la doble hélice sirven como patrón, las dos moléculas resultantes son ADN de doble hebra.



**Figura 8.11** Replicación semiconservativa del ADN. **A** Una hebra parental de ADN sirve como patrón para el ensamblado de una nueva hebra. Las dos hebras parentales (azul) permanecen intactas. Una nueva hebra (magenta) se ensambla sobre cada una de las hebras parentales (originales). **B** Una hebra de cada molécula de ADN que se produce es nueva.

La secuencia de bases de cada hebra nueva de ADN es complementaria a la hebra parental porque el ADN polimerasa sigue las reglas de apareamiento de bases 3. Conforme la enzima avanza a lo largo del ADN, utiliza su secuencia de bases como patrón, o guía, para ensamblar una nueva hebra de ADN a partir de nucleótidos libres. Si la polimerasa encuentra una A en la secuencia parental, entonces añade una T en el extremo de la nueva hebra de ADN, y cuando se encuentra con una C, añade una G, y así sucesivamente, hasta terminar de replicar la hebra. La transferencia de grupos fosfato de los nucleótidos proporciona la energía para su propia unión al extremo de la hebra de ADN creciente. La enzima **ADN ligasa** sella cualquier hueco, produciendo una hebra continua de ADN 4.

La numeración de los carbonos de los nucleótidos nos permite diferenciar las hebras de ADN en la doble hélice, porque cada hebra tiene dos carbonos libres, uno en el extremo 5' y otro en su extremo 3':



La ADN polimerasa sólo puede unir nucleótidos libres en los carbonos 3'. Por ello, puede replicar sólo una hebra de ADN de forma continua (figura 8.12). La síntesis de la otra hebra ocurre en segmentos y en la dirección opuesta al desarrollo. La ADN ligasa une todos los segmentos para producir una hebra continua de ADN.

**ADN ligasa** Enzima que sella los huecos y une los segmentos en el ADN de doble hebra.

**ADN polimerasa** Enzima que replica el ADN. Utiliza un patrón de ADN para ensamblar una nueva hebra complementaria de ADN.

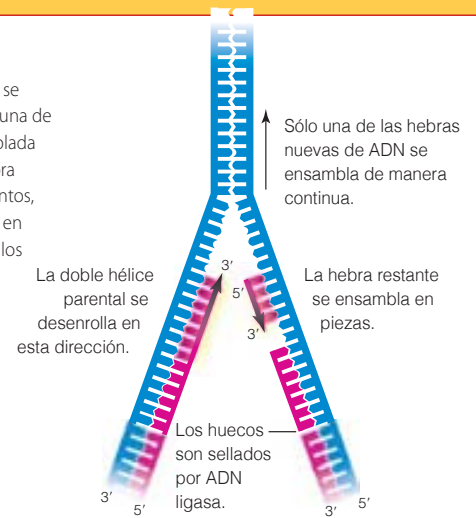
**mecanismo de reparación del ADN** Cualquiera de los procesos mediante los cuales las enzimas reparan el ADN dañado.

**mutación** Cambio permanente en la secuencia del ADN.

**replicación del ADN** Proceso por el cual una célula duplica su ADN antes de dividirse.

**secuencia de ADN** Orden de las bases que conforman los nucleótidos en una hebra de ADN.

**Figura 8.12** La síntesis de ADN se realiza en la dirección 5' a 3'. Sólo una de las dos hebras puede ser ensamblada como una sola pieza. La otra hebra se sintetiza en pequeños fragmentos, llamados fragmentos de Okazaki en reconocimiento al científico que los descubrió.



## Procesos de corrección de errores

Una molécula de ADN no siempre es replicada con completa fidelidad. Algunas veces la base errónea es incluida en la hebra creciente de ADN; en otras ocasiones las bases se pierden o se agrega una de más. En cualquiera de los dos casos, la nueva hebra de ADN no se apareará a la perfección con la parental.

Algunos de estos errores ocurren después de que el ADN ha sido dañado por exposición a la radiación o a químicos tóxicos. Las ADN polimerasas no son capaces de copiar muy bien el ADN dañado, por lo que en la mayor parte de los casos los **mecanismos de reparación del ADN** corrigen los errores al escindir enzimáticamente y reemplazar bases dañadas o mal apareadas antes de comenzar la replicación.

La mayoría de los errores en la replicación del ADN ocurre simplemente porque las ADN polimerasas catalizan un gran número de reacciones a una tasa muy rápida, cerca de mil bases por segundo. Los errores son inevitables, pero algunas polimerasas de ADN se equivocan más que otras. Por fortuna, la mayoría de las polimerasas corrigen sus propios errores. Corrigen cualquier error al efectuar la reacción inversa a la síntesis, es decir, al remover los nucleótidos mal apareados y reiniciar la síntesis.

Cuando la corrección y los mecanismos de reparación fallan, un error se convierte en una **mutación**, es decir, un cambio permanente en la secuencia de ADN. Un individuo o su descendencia pueden no sobrevivir a una mutación porque ésta puede causar cáncer. Las mutaciones en las células que producen óvulos o espermatozoides pueden conducir a desórdenes genéticos en la descendencia. Sin embargo, no todas las mutaciones son peligrosas. Algunas originan variaciones en los caracteres que son la materia prima para la evolución.

## Para repasar en casa ¿Cómo se copia el ADN?

- Una célula replica su ADN antes de dividirse. Cada hebra de la doble hélice sirve como patrón para la síntesis de una nueva hebra complementaria de ADN.
- Los mecanismos de reparación y corrección del ADN mantienen la integridad de la información genética de una célula. Los errores que no se reparan pueden convertirse en mutaciones.



## 8.7 Utilización de ADN para duplicar mamíferos actuales

- › La clonación reproductiva es un procedimiento para crear una copia genética exacta de un individuo adulto.

La palabra “clonación” significa crear una copia idéntica de algo. En biología, clonación puede referirse a un método de laboratorio en el cual los investigadores copian fragmentos de ADN (una técnica discutida en el capítulo 15). También puede referirse a intervenciones en el proceso reproductivo que dan como resultado una copia genética exacta de un organismo.

**A** Un óvulo de vaca se sostiene por succión mediante un tubo hueco de vidrio, conocido como micropipeta. El ADN se puede identificar por la tinción *morada*.



**B** Otra micropipeta punza al óvulo y extrae su ADN por succión. Lo que queda adentro de la membrana del óvulo es su citoplasma.



**C** Una tercera micropipeta se prepara para entrar en el óvulo por el punto de punción. La pipeta contiene una célula madura de piel de un donador animal.



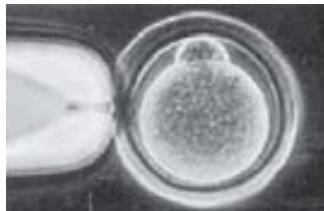
**D** La micropipeta entra al óvulo y entrega la célula de piel en una región entre el citoplasma y la membrana.



**E** Cuando se retira la pipeta, la célula de piel del donador puede observarse al lado del citoplasma del óvulo. La transferencia ha culminado.



**F** La célula es expuesta a una corriente eléctrica que causa que la célula de piel se fusione con el óvulo y, por lo tanto, libere su núcleo en el citoplasma del mismo. La célula resultante comienza a dividirse y se desarrolla un embrión. Después de algunos días, el embrión puede ser trasplantado en una madre sustituta.



En la naturaleza es común que aparezcan organismos genéticamente idénticos. Surgen sobre todo debido a los procesos de reproducción asexual que discutiremos en el capítulo 12. La división de un embrión es otro proceso natural que produce gemelos idénticos. Las primeras divisiones de un óvulo fertilizado forman un conglomerado de células que en algunas ocasiones se puede dividir en forma espontánea. Si las dos partes continúan desarrollándose de manera independiente, darán lugar a gemelos idénticos. Durante décadas, la división artificial de embriones ha sido rutinaria en la investigación y en el sector agropecuario. Por medio de esta técnica, un conglomerado de células cultivado a partir de un óvulo fertilizado en un laboratorio, se divide en dos partes. Cada una de las partes se desarrollará en un embrión independiente. Los embriones son implantados en madres sustitutas, las cuales dan a luz a gemelos idénticos. Este tipo de procedimiento, llamado “twinning” en inglés, y otras técnicas que dan lugar a individuos genéticamente idénticos son conocidas como **clonación reproductiva**.

Los gemelos obtienen su ADN de dos padres cuyas secuencias de ADN suelen ser distintas. Por ello, aunque los gemelos idénticos producidos por la división artificial del embrión son idénticos entre sí, éstos no son idénticos a sus padres. Cuando los criadores de animales quieren una copia exacta de un individuo específico, pueden recurrir a un método de clonación que comienza con una célula obtenida de un organismo adulto. Este tipo de procedimientos representan un reto técnico mucho mayor que la división artificial de un embrión. A diferencia de un óvulo fertilizado, una célula del cuerpo de un adulto no comenzará a dividirse de manera automática. Para que esto ocurra, la célula adulta debe ser manipulada para retroceder su reloj de desarrollo.

Todas las células que descienden de un óvulo fertilizado heredan el mismo ADN. Por lo tanto, el ADN en cada célula del individuo posee un plano maestro que contiene la información necesaria para formar un nuevo individuo. Puesto que las diferentes células del embrión en desarrollo comienzan a utilizar distintos subconjuntos de su ADN, éstas se diferencian, es decir, se vuelven diferentes en forma y función. En los animales, la diferenciación es una vía unidireccional. Una vez que una célula se especializa, todas sus descendientes estarán especializadas de la misma manera. Cuando una célula de hígado, de músculo u otro tipo celular se especializa, casi todo su ADN ha sido apagado y no puede usarse más.

Para clonar un adulto, los científicos primero deben transformar una de sus células diferenciadas en una indiferenciada reactivando el ADN que no utiliza. Durante la **transferencia nuclear de células somáticas** (SCNT, por sus siglas en inglés), un investigador retira el núcleo de un óvulo no fertilizado. Después inserta un núcleo de una célula somática adulta en él (figura 8.13). Una célula somática es cualquier célula del cuerpo (*soma*, cuerpo), con excepción de las células reproductivas. Si todo sale bien, el citoplasma del óvulo reprograma el ADN trasplantado para que dirija el desarrollo del embrión, el cual más tarde es implantado en una madre sustituta. El animal que nace es genéticamente idéntico al donador del núcleo.

**Figura 8.13 Animada** Transferencia nuclear de una célula somática, utilizando células vacunas. Esta serie de micrografías fue obtenida por científicos de la compañía Cyagra, especializada en clonación de ganado.



**Figura 8.14** La famosa vaca Nelson Estimate *Liz*, ganadora del Campeonato Holstein (*derecha*), y su clon, Nelson Estimate *Liz II* (*izquierda*), el cual fue producido en el 2003 por transferencia nuclear de células somáticas. *Liz II* comenzó a ganar premios tras cumplir un año.

En la actualidad, la transferencia nuclear de células somáticas es una práctica común entre los ganaderos. Entre sus beneficios está el poder producir un número mayor de crías en comparación con los métodos tradicionales en un lapso definido. Los animales clonados conservan los caracteres especiales de sus donadores de ADN (figura 8.14) con la ventaja adicional de que la clonación se puede producir después de que un donador ha sido castrado o incluso después de que ha muerto.

La controversia sobre la clonación de individuos adultos no es por el ganado. Conforme la técnica se fue haciendo rutinaria, la clonación humana dejó de formar parte de la ciencia ficción. Los científicos ya utilizan la transferencia nuclear de células somáticas a fin de producir embriones humanos para la investigación, una práctica llamada **clonación terapéutica**. Los investigadores colectan células no diferenciadas (madre) de un embrión humano clonado. Estas células son empleadas para estudiar, entre otras cosas, cómo progresan las enfermedades mortales. Un ejemplo son los embriones formados a partir de células de personas con defectos genéticos del corazón, los cuales permitirán estudiar cómo se desarrollan los defectos que ocasionan el mal funcionamiento de las células cardíacas. Este tipo de investigación puede conducir finalmente a tratamientos para personas que padecen enfermedades incurables. (Regresaremos a este tema de las células madre y su potencial médico en el capítulo 28.) La clonación humana reproductiva no es uno de los objetivos de estas investigaciones, pero si lo fuera, la transferencia nuclear de células somáticas sería el primer paso para conseguirlo.

**clonación reproductiva** Tecnología que produce individuos genéticamente idénticos.

**clonación terapéutica** Utilización de la SCNT para producir embriones humanos con fines de investigación.

**transferencia nuclear de células somáticas (SCNT)** Método reproductivo de clonación en el cual el material genético de una célula somática adulta es transferido al interior de un óvulo no fertilizado y sin núcleo.

## Clones dorados de un perro heroico

### (una vez más)

Los clones de *Trakr* fueron producidos utilizando SCNT. La aplicación de la SCNT para clonar perros es un desarrollo reciente, pero la técnica en sí no lo es. El genetista escocés Ian Wilmut fue noticia en 1997 cuando anunció el primer resultado exitoso de la SCNT. Su equipo retiró el núcleo de un óvulo de oveja no fertilizado y lo reemplazó por el núcleo de una célula de la ubre de otra oveja. La célula híbrida se desarrolló en un embrión y después en una oveja. La oveja *Dolly* fue genéticamente idéntica a la oveja que donó la célula de su ubre.



Al principio *Dolly* parecía una oveja normal, pero cinco años después había engordado y desarrollado artritis como si fuera una oveja de 12 años. Al año siguiente, *Dolly* contrajo una enfermedad pulmonar típica de las ovejas ancianas y tuvo que ser sacrificada. Los telómeros de *Dolly* evidenciaron que había padecido problemas de salud porque era un clon. Los telómeros son secuencias de ADN cortas y repetitivas localizadas en los extremos de los cromosomas. Los telómeros se acortan gradualmente conforme el animal envejece. Cuando *Dolly* tenía tan sólo dos años, sus telómeros eran tan cortos como los de una oveja de seis años, la edad exacta de la oveja adulta que donó su material genético.

Desde entonces, la SCNT ha sido utilizada para clonar ratones, ratas, conejos, cerdos, ovejas, caballos, venados, gatos, un camello, un hurón, un mono y un lobo. El problema de los telómeros de *Dolly* no ha sido observado en ninguno de estos animales, pero otros problemas como el sobrepeso y el crecimiento descontrolado de órganos han sido frecuentes. Los ratones clonados desarrollan problemas en pulmones e hígado y casi todos mueren de manera prematura. Los cerdos clonados tienden a cojear y a presentar problemas del corazón. Algunos de ellos nunca desarrollaron cola ni, peor aún, ano.

**¿Cómo votarías?** Algunos consideran a los clones deformes o enfermos como víctimas desafortunadas pero necesarias para el desarrollo de la clonación, la cual también produce avances médicos para los pacientes humanos. ¿Debería prohibirse la clonación de animales? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Los óvulos humanos son difíciles de obtener porque, además de las dificultades técnicas, su uso acarrea una serie de dilemas éticos. Por ello, los investigadores han comenzado a producir embriones híbridos utilizando células humanas adultas y óvulos de otras especies, una técnica llamada transferencia nuclear interespecífica o iSCNT, por sus siglas en inglés.

### Para repasar en casa ¿Qué es la clonación?

- ▶ Las tecnologías de clonación reproductiva producen un clon: una copia genéticamente idéntica de un individuo.
- ▶ El ADN al interior de una célula viva contiene toda la información necesaria para crear un nuevo individuo.
- ▶ La transferencia nuclear de células somáticas (SCNT) es un método de clonación reproductiva que consiste en la transferencia del ADN nuclear de un adulto hacia un óvulo sin núcleo. Las células híbridas se desarrollan en un embrión que es genéticamente idéntico al donador.
- ▶ La clonación terapéutica utiliza la SCNT para producir embriones humanos con fines de investigación.

## Resumen



**Sección 8.1** La producción de **clones** o copias genéticas exactas de animales adultos es una práctica común en la actualidad. Aunque las técnicas han mejorado notablemente, aún están lejos de la perfección; para producir un clon son necesarios muchos intentos, y los clones que sobreviven suelen tener problemas de salud. La práctica continúa siendo objeto de cuestionamientos éticos importantes.

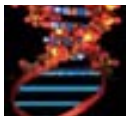


**Sección 8.2** El ADN de los eucariontes se distribuye en un número específico de  **cromosomas**  que varían en longitud y forma. Las  **histonas**  son proteínas que organizan el ADN eucariontes en  **nucleosomas** . Cuando se duplican, los cromosomas eucariontes están formados por dos  **cromátidas hermanas**  unidas en el  **centrómero** . Las células  **diploides**  tienen dos cromosomas de cada tipo.

El  **número cromosómico**  es la suma de todos los cromosomas contenidos en las células de un tipo. Una célula del cuerpo humano tiene 23 pares de cromosomas. Los dos  **cromosomas sexuales**  son diferentes entre los individuos masculinos y femeninos. Los cromosomas restantes son  **autosomas** . Los autosomas del mismo par tienen la misma longitud, forma y localización del centrómero, además de contener los mismos genes. Un  **cariotipo**  puede revelar anomalías en el complemento de cromosomas de un individuo.



**Sección 8.3** Casi 100 años de experimentos con bacterias y  **bacteriófagos**  ofrecieron evidencia sólida para asegurar que el ácido desoxirribonucleico (ADN), y no las proteínas, es el material hereditario de la vida.



**Secciones 8.4, 8.5** Una molécula de ADN está conformada por dos hebras de ADN que forman una hélice. Los monómeros de los nucleótidos se unen para formar cada hebra. Un nucleótido de ADN está compuesto por un azúcar de cinco carbonos (desoxirribosa), tres grupos fosfatos y una de cuatro bases nitrogenadas posibles, las cuales nombran al nucleótido: adenina, timina, citosina o guanina.

Las bases de las dos hebras de ADN en una doble hélice se unen de la siguiente manera: adenina con timina (A-T) y guanina con citosina (G-C). El orden de las bases a lo largo de la hebra varía entre especies e individuos.



**Sección 8.6** La  **secuencia de ADN**  del cromosoma de un organismo constituye su información genética. Una célula pasa esa información a su descendencia al copiar su ADN antes de dividirse, en un proceso llamado  **replicación del ADN** . Tras la replicación se obtienen dos moléculas de ADN de doble hebra que son idénticas a la molécula parental. Cada ADN de doble hebra se forma por una hebra nueva y una parental. Durante la replicación, la doble hélice se abre. La  **ADN polimerasa**  utiliza cada hebra como un patrón para ensamblar una hebra nueva y complementaria de ADN a partir de nucleótidos libres. La  **ADN ligasa**  sella huecos para formar una hebra continua de ADN.

Los  **mecanismos de reparación del ADN dañado** . Los procesos de corrección de errores realizados por las ADN polimerasas corrigen la formación errónea de pares de bases. Los errores no corregidos pueden convertirse en  **mutaciones** .



**Sección 8.7** Varias técnicas de  **clonación reproductiva**  producen individuos genéticamente idénticos (clones). Durante la  **transferencia nuclear de células somáticas**  (SCNT), una célula adulta es fusionada con un óvulo sin núcleo. La célula híbrida es tratada con choques eléctricos u otro tipo de estímulos que provocan la división celular y el comienzo del desarrollo de un nuevo individuo. La SCNT con células humanas, llamada  **clonación terapéutica** , produce embriones que son utilizados para la investigación de células madre.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

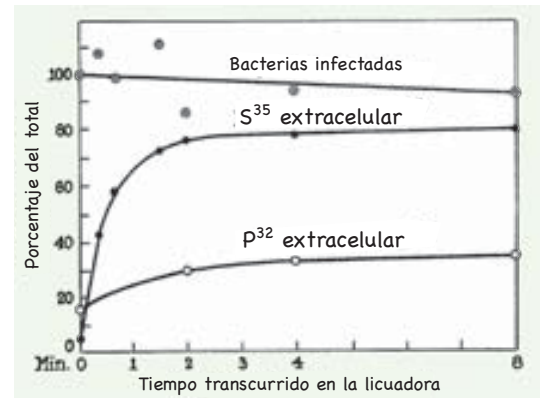
- El número cromosómico \_\_\_\_\_.
  - se refiere a un par específico de cromosomas en una célula
  - es una característica identificable de una especie
  - es como un conjunto de libros
  - todas las anteriores
- Las cromátidas hermanas se unen en el \_\_\_\_\_.
  - centrómulo
  - centrómulo
  - centrómulo
  - centrómulo
- La unidad básica en la cual se organiza la estructura de los cromosomas eucariontes es el(la) \_\_\_\_\_.
  - enrollamiento
  - doble hélice
  - secuencia de bases de orden mayor
  - nucleosoma
- ¿Cuál de las siguientes *no* es una base de los nucleótidos del ADN? \_\_\_\_\_.
  - adenina
  - guanina
  - uracilo
  - timina
  - citosina
  - todas están en el ADN
- ¿Cuáles son las reglas para el apareamiento de bases en el ADN?
  - A—G, T—C
  - A—C, T—G
  - A—U, C—G
  - A—T, G—C
- El ADN de una especie es distinto al de otras especies en su(s) \_\_\_\_\_.
  - azúcares
  - fosfatos
  - secuencia de bases
  - todas las anteriores
- Cuando inicia la replicación del ADN, \_\_\_\_\_.
  - las dos hebras de ADN se desenrollan una de otra
  - las dos hebras de ADN se condensan para transferir bases
  - se unen dos moléculas de ADN
  - las hebras originales se mueven para encontrar a las nuevas
- La replicación del ADN requiere \_\_\_\_\_.
  - un patrón de ADN
  - nucleótidos libres
  - ADN polimerasa
  - todas las anteriores
- Escribe la hebra complementaria que se formaría a partir de este patrón de ADN durante la replicación:  
5'—GGTTTCTCAAGAGA—3'
  - transferencia nuclear de células somáticas (SCNT)
  - obtención de múltiples crías del mismo embarazo
  - división artificial de un embrión
  - a y c
  - todas las anteriores

# Actividades de análisis de datos

## Experimentos de Hershey-Chase

La gráfica de la **figura 8.15** fue reproducida a partir de la publicación original de Hershey y Chase en 1952, en la que mostraban que el ADN era el material genético del bacteriófago. Los datos provienen de los experimentos descritos en la sección 8.3, en los que el ADN y las proteínas de un bacteriófago fueron marcados para seguir su destino. Los bacteriófagos se incubaron con células bacterianas para que ocurriera la infección y después las separaron en una licuadora. Las marcas radiactivas fueron seguidas al interior y exterior de las células de las bacterias.

1. Antes de mezclarlas en la licuadora, ¿cuál era el porcentaje de  $^{35}\text{S}$  fuera de la bacteria? ¿Qué porcentaje había en el interior? ¿Cuál era el porcentaje de  $^{32}\text{P}$  fuera de la bacteria? ¿Qué porcentaje había en el interior?
2. Después de cuatro minutos en la licuadora ¿cuál era el porcentaje de  $^{35}\text{S}$  fuera de la bacteria? ¿Qué porcentaje había en el interior? ¿Cuál era el porcentaje de  $^{32}\text{P}$  fuera de la bacteria? ¿Qué porcentaje había en el interior?
3. ¿Cómo supieron los investigadores que los radioisótopos en el fluido provenían del exterior de las células bacterianas, y no de bacterias que habían sido lisadas por la acción de la licuadora?
4. ¿Cuál concentración extracelular aumentó más tras mezclar los dos isótopos en la licuadora, la de  $^{35}\text{S}$  o la de  $^{32}\text{P}$ ? El ADN contiene mucho más fósforo que las proteínas, pero las proteínas contienen mucho más azufre que el ADN. ¿Estos resultados indican que el virus inyecta ADN o proteína en la bacteria? Explica tu respuesta.



**Figura 8.15** Detalle de la publicación en la que Alfred Hershey y Martha Chase describieron sus experimentos con bacteriófagos. "Bacterias infectadas" se refiere al porcentaje de bacterias que sobrevivieron a la licuadora.

Fuente: "Independent Functions of Viral Protein and Nucleic Acid in Growth of Bacteriophage". *Journal of General Physiology*, 36(1), 20 de septiembre de 1952.



11. El ADN de cada especie tiene \_\_\_\_\_ únicos(as) que lo distinguen del ADN de las demás especies.
  - a. nucleótidos
  - b. cromosomas
  - c. secuencias
  - d. bases
12. Puede emplearse para producir organismos genéticamente idénticos (clones): \_\_\_\_\_.
  - a. SCNT
  - b. división embrionaria
  - c. clonación terapéutica
  - d. todas las anteriores
13. Un cariotipo revela \_\_\_\_\_ en una célula.
  - a. secuencia de bases
  - b. número cromosómico
  - c. información hereditaria
  - d. clon
14. La SCNT realizada con células humanas se llama \_\_\_\_\_.
15. Relaciona las moléculas con sus características.

___ bacteriófago	a. base nitrogenada, azúcar, grupos
___ clon	fosfato
___ nucleótido	b. copia de un organismo
___ diploide	c. no determina el sexo
___ ADN ligasa	d. sólo ADN y proteína
___ ADN polimerasa	e. sella huecos y une rupturas en una hebra de ADN
___ autosoma	f. dos cromosomas de cada tipo
	g. añade nucleótidos a una hebra creciente de ADN

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. Las mutaciones son cambios permanentes en la secuencia de bases del ADN de una célula. Normalmente tienen consecuencias negativas, pero pueden ser también fuente de variación genética y la materia prima de la evolución. Si las células tienen sistemas de reparación que corrigen cambios o rupturas en las hebras de ADN ¿cómo es que perduran las mutaciones?
2. Los mamuts lanudos se extinguieron hace más de 10000 años, pero ocasionalmente algunos son encontrados en Siberia preservados en el hielo permanente. Es posible revivir a estos enormes mamíferos parecidos a los elefantes si se clona el ADN de los restos congelados. Los investigadores están estudiando el ADN de un bebé mamut descubierto congelado en un pantano siberiano. ¿Cuáles son algunos de los pros y los contras, tanto éticos como técnicos, de clonar un animal extinto?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Organización estructural de los cromosomas eucariontes; Determinación del cariotipo; Determinación sexual en humanos; Experimentos de Griffith; Experimentos de Hershey-Chase; Subunidades del ADN; Acercamiento a la estructura del ADN; Detalles de la replicación del ADN; SCNT.

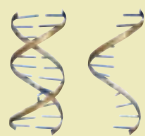




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo aprenderás cómo se traduce la información de los ácidos nucleicos (sección 3.7) en proteínas (3.5, 3.6). Para comprender la transcripción, similar a la replicación (8.6), emplearás tus conocimientos sobre el apareamiento de bases (8.4). Repasarás los ribosomas (4.5) y otros organelos (4.6-4.8), la energía del metabolismo (5.3) y las enzimas (5.4). Para aprender sobre mutaciones, necesitas información sobre electrones (2.3) y energía luminosa (6.2).



### Del ADN al ARN a la proteína

La secuencia de aminoácidos de una cadena polipeptídica corresponde a una secuencia de bases nucleotídicas en el ADN denominada gen. La conversión de la información del ADN para sintetizar proteína se realiza en dos pasos: transcripción y traducción.



### Transcripción: del ADN al ARN

Durante la transcripción, una hebra del ADN de doble hélice funciona como patrón para ensamblar una hebra sencilla y complementaria de ARN (un transcrito). Cada transcrito es una copia de ARN del gen.



# 9 Del ADN a la proteína

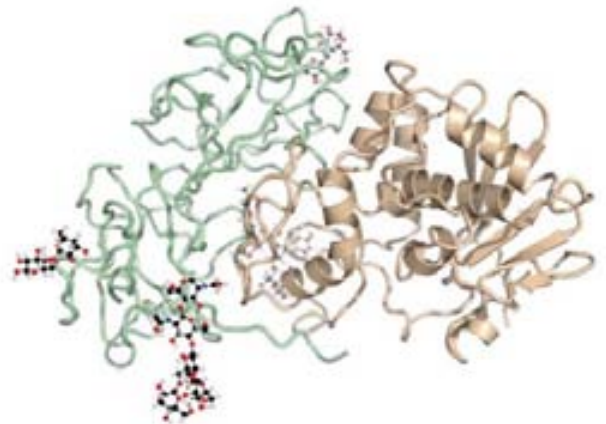
## 9.1 Ricina y tus ribosomas

La ricina es una proteína natural muy tóxica: una dosis tan baja como algunos granos de sal puede matar a una persona adulta. Sólo las toxinas del tétanos y del botulismo son más letales, y no existe antídoto para ninguna de ellas. La ricina evita que muchos animales se alimenten de la planta de ricino (*Ricinus communis*), que crece de forma silvestre en las regiones tropicales de todo el mundo y se cultiva ampliamente por sus semillas (figura 9.1). Las semillas del ricino son la fuente del aceite de ricino, un ingrediente empleado en la fabricación de plásticos, cosméticos, pinturas, jabones, barnices y muchos otros productos. Una vez que el aceite es extraído de las semillas, la ricina suele eliminarse junto con los restos de la pulpa de la semilla.

El efecto letal de la ricina se conoce desde 1888, pero su uso como arma está prohibido por el Protocolo de Ginebra en la mayor parte del mundo. Sin embargo, el control de su producción es imposible porque la extracción de la toxina no requiere habilidades ni equipo especial y porque la materia prima es muy accesible. Por ello, la ricina suele aparecer cada cierto tiempo en las noticias.

Por ejemplo, en tiempos de la Guerra Fría, el escritor búlgaro Georgi Markov, quien trabajaba como periodista para la BBC después de haberse exiliado de su país de origen, fue atacado cuando se dirigía hacia una parada de autobús en una calle de Londres. Su atacante utilizó la punta modificada de un paraguas para depositar un balín metálico cargado de ricina en la pierna de Markov. Markov falleció después de tres días de agonía.

En años recientes, reportes de inteligencia llevaron a la policía londinense a allanar un departamento en la misma ciudad, en donde encontraron material de laboratorio y semillas de ricino. En Estados Unidos se encontraron rastros de ricina en la sala de correos del Senado y en el edificio del Departamento de Estado, así como en un sobre dirigido a la Casa Blanca en el 2004. En el 2005, el FBI arrestó a un hombre que poseía semillas de ricino y un rifle de asalto escondido en su casa de Florida. Los frascos de comida para bebé (puré de plátano) que contenían semillas de ricino también fueron noticia en el 2005. En el 2006, la policía de Tennessee encontró explosivos y un frasco de alimento de bebé lleno de ricina en el almacén de un hombre. En el 2008, varias personas fueron hospitalizadas por exposición a la ricina en un motel de Las Vegas. Se encontraron armas de fuego y varias vasijas con ricina en una de las habitaciones.



**Figura 9.1** Ricina. Arriba, una de las cadenas polipeptídicas de la ricina (verde) facilita el paso de la molécula a través de las membranas celulares. La otra cadena (marrón), destruye la capacidad de una célula para sintetizar proteínas. Se muestran, además, los azúcares unidos a la proteína. Página opuesta, semillas de la planta de ricino, la fuente de la ricina.

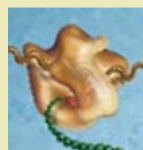
Una de las dos cadenas polipeptídicas que conforman la ricina es una enzima que inactiva a los ribosomas. Esta enzima también se encuentra en el trigo, la cebada y otras plantas comestibles, pero no es tóxica porque no puede atravesar de manera eficiente las membranas celulares. La segunda cadena polipeptídica de la ricina se une a la membrana y provoca que la célula tome por endocitosis a la ricina. Una vez dentro de la célula, las dos cadenas polipeptídicas de la ricina se separan y la cadena enzimática comienza a inactivar ribosomas. Los ribosomas son los responsables de ensamblar las proteínas a partir de aminoácidos libres. Las proteínas, por su parte, son esenciales para todos los procesos de la vida. Por eso las células que no las pueden sintetizar mueren al poco tiempo. Alguien que inhale ricina puede morir por presión baja y falla respiratoria a los pocos días de haber inhalado la proteína.

Este capítulo explica en detalle cómo las células convierten la información codificada en su ADN en ARN y después en proteínas. Aunque es muy poco probable que algún día tus ribosomas se contaminen con ricina, vale la pena revisar la síntesis de proteínas porque nos permite apreciar cómo este proceso te mantiene vivo a ti y a los demás organismos.



### ARN

El ARN mensajero (ARNm) lleva las instrucciones del ADN para sintetizar proteínas. Su secuencia de nucleótidos es leída en grupos de tres bases nucleotídicas. En el ARNm, 64 codones, formados por tripletes de nucleótidos, constituyen el código genético. Otros dos tipos de ARN interactúan con el ARNm durante la traducción de este código.



### Traducción: del ARN a la proteína

La traducción es un proceso que requiere mucha energía y consiste en la conversión de una secuencia de codones en

el ARNm a una secuencia de aminoácidos que forman una cadena polipeptídica. Los ARN de transferencia entregan aminoácidos a los ribosomas, los cuales catalizan la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos.



### Mutaciones

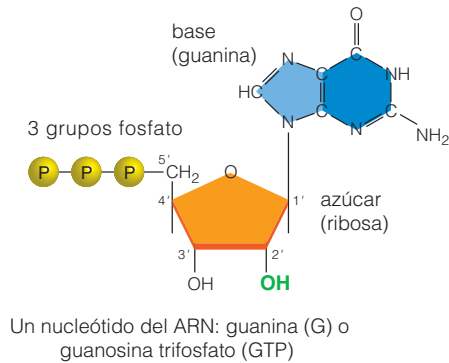
Los cambios permanentes a baja escala en la secuencia de nucleótidos del ADN pueden ser el resultado de errores de replicación, de la actividad de elementos transponibles o de la exposición a factores ambientales peligrosos. Este tipo de mutaciones puede modificar el producto final de un gen.

## 9.2 Naturaleza de la información genética

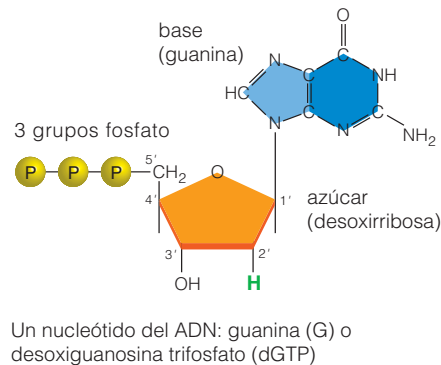
- › La transcripción convierte la información de un gen en ARN; la traducción convierte la información del ARNm en proteína.
- ◀ Vínculos a Proteínas 3.5, Ácidos nucleicos 3.7, Ribosomas 4.5, Enzimas 5.4, Secuencia de ADN y replicación 8.6

En el capítulo 8 aprendiste que la información genética consiste en la secuencia de las bases nucleotídicas del ADN. Pero ahora sabrás cómo se transforma esta información en componentes estructurales y funcionales. Comencemos por revisar la naturaleza de la información.

El ADN es como un libro, una enciclopedia que contiene todas las instrucciones necesarias para formar un nuevo individuo. Ya conoces el alfabeto del libro: las cuatro letras A, T, G y C de las cuatro bases nucleotídicas adenina, timina, guanina y citosina, respectivamente. Cada hebra de ADN está formada por una cadena de estos cuatro nucleótidos. La información genética es el orden lineal, o secuencia, de las cuatro bases en las hebras de ADN. Esta información está dividida en subconjuntos denominados **genes**.



**A** Guanina, uno de los cuatro nucleótidos del ARN. Los tres restantes (adenina, uracilo y citosina) sólo son diferentes en la base nitrogenada (*azul*). Tres de las cuatro bases presentes en el ARN son idénticas a las bases de los nucleótidos del ADN.



**B** Compara el nucleótido de guanina del ADN y ARN. La única diferencia es el átomo de hidrógeno del azúcar desoxirribosa y el grupo hidroxilo del azúcar ribosa en el carbono 2' (*verde*).

**Figura 9.2** Comparación entre **A** un nucleótido del ARN y **B** un nucleótido del ADN.

### Conversión de un gen en ARN

La conversión de la información codificada por un gen en un producto comienza con la síntesis de ARN, o **transcripción**. Durante este proceso, las enzimas utilizan la secuencia de nucleótidos de un gen como patrón para sintetizar una hebra de ARN (ácido ribonucleico):



A excepción del ARN de doble hebra, que es el material genético de algunos virus, el ARN se encuentra en una sola hebra. Una hebra de ARN tiene una estructura similar a una hebra sencilla de ADN. Las cadenas de ambos están compuestas por cuatro tipos de nucleótidos. Al igual que los nucleótidos de ADN, los de ARN están formados por tres grupos fosfato, un azúcar y una de cuatro bases posibles. Sin embargo, los nucleótidos tienen pequeñas diferencias en ambas moléculas (**figura 9.2**). Los dos ácidos nucleicos son nombrados de acuerdo con los azúcares que los componen, ribosa y desoxirribosa, los cuales difieren en un grupo funcional. Tres de las bases (adenina, citosina y guanina) se encuentran tanto en los nucleótidos del ARN como en los del ADN, pero la cuarta base del ARN es el uracilo, y no la timina como en el ADN.

Aunque las diferencias en estructura son sutiles, el ADN y el ARN cumplen funciones muy distintas (**figura 9.3**). La única función del ADN es almacenar la información hereditaria de una célula. En cambio, una célula transcribe varios tipos de ARN, cada uno de los cuales cumple una diferente función. Los microARN son importantes en el control genético, que será estudiado en el siguiente capítulo. Tres tipos de ARN participan en la síntesis de proteínas. El **ARN ribosomal (ARNr)** es el componente principal de los ribosomas, las estructuras de la célula donde se sintetizan las cadenas polipeptídicas (sección 4.5). El **ARN de transferencia (ARNt)** entrega los aminoácidos a los ribosomas, uno por uno, y en el orden especificado por el **ARN mensajero (ARNm)**.

### Conversión de ARNm en proteína

El ARN mensajero es el único tipo de ARN que transporta la información para sintetizar proteínas. Este mensaje está codificado entre la secuencia del ARNm en conjuntos de tres bases nucleotídicas, que son como "palabras genéticas" que se suceden a lo largo del ARNm. Al igual que las palabras de un enunciado, una serie

**ARN de transferencia (ARNt)** Tipo de ARN que entrega aminoácidos al ribosoma durante la traducción.

**ARN mensajero (ARNm)** Tipo de ARN que lleva un mensaje para la síntesis de proteína.

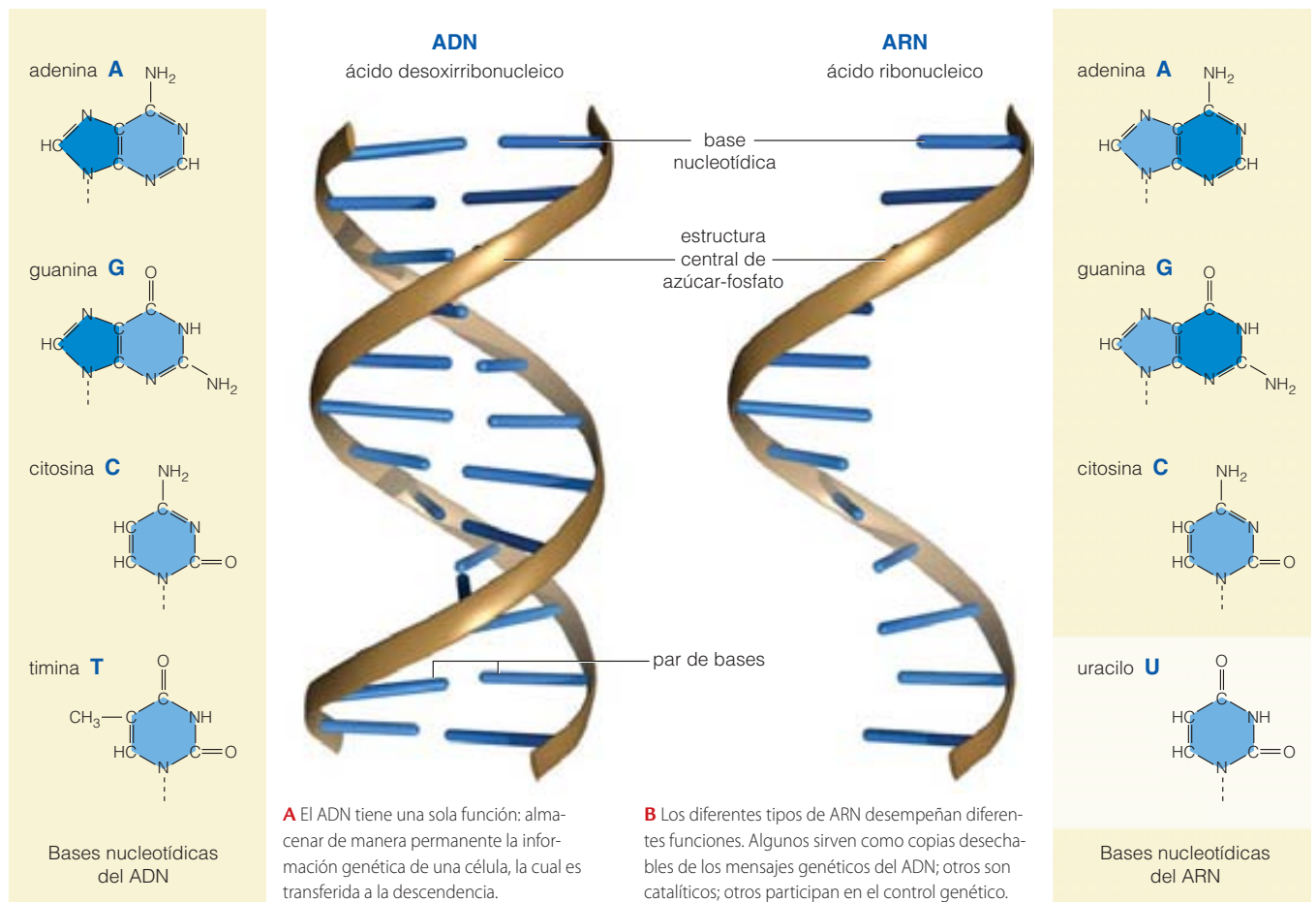
**ARN ribosomal (ARNr)** Tipo de ARN que forma parte de los ribosomas.

**expresión génica** Proceso mediante el cual la información de un gen es convertida en un producto de ARN o proteína.

**gen** Parte de una secuencia de bases de ADN; especifica un producto de ARN o de proteína.

**traducción** Proceso mediante el cual una cadena polipeptídica es ensamblada a partir de aminoácidos en el orden especificado por un ARNm.

**transcripción** Proceso por el cual un ARN es ensamblado a partir de nucleótidos, utilizando como patrón la secuencia de bases del gen.



**Figura 9.3** Comparación entre el ADN y el ARN.

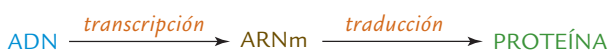
de estas palabras genéticas puede formar un conjunto de información significativo, que en este caso se trata de la secuencia de aminoácidos de una proteína.

Por medio de este proceso de **traducción**, la información que contiene el ARNm para sintetizar proteínas es decodificada (traducida) en una secuencia de aminoácidos. El resultado es una cadena polipeptídica que se tuerce y se pliega en una proteína:



En las secciones 9.4 y 9.5 se explica cómo el ARNr y el ARNt interactúan para traducir la secuencia de tripletes de bases de un ARNm en una secuencia de aminoácidos de una proteína.

Tanto la transcripción como la traducción son parte de la **expresión génica**, un proceso de varios pasos a través del cual la información genética codificada por un gen es convertida en material estructural o funcional de una célula o de un cuerpo:



La secuencia del ADN de una célula contiene la información necesaria para sintetizar todas las moléculas de la vida. Cada gen codifica un ARN, y los diferentes tipos de ARN interactúan para ensamblar proteínas a partir de aminoácidos (sección 3.5). Algunas de esas proteínas son enzimas que ensamblan lípidos y carbohidratos complejos a partir de sencillos bloques de constitución (sección 3.2), replican el ADN (sección 8.6) y producen ARN, como verás en la siguiente sección.

### Para repasar en casa ¿Cuál es la naturaleza de la información genética contenida en el ADN?

- La secuencia de nucleótidos de un gen codifica instrucciones para producir ARN o proteína.
- Una célula transcribe la secuencia de nucleótidos de un gen en ARN.
- Aunque la estructura del ARN es similar a una hebra sencilla del ADN, las funciones de las dos moléculas son muy distintas.
- La secuencia de nucleótidos de un ARN mensajero (ARNm) contiene el código para sintetizar una proteína. Los ARNr y los ARNt interactúan para traducir dicha secuencia en una proteína.



## 9.3 Transcripción

- La ARN polimerasa une nucleótidos de ARN en una cadena cuyo orden es dictado por la secuencia de bases del gen.
- La secuencia de una nueva hebra de ARN es complementaria a la de la hebra de ADN a partir de la cual fue transcrita.
- ◀ Vínculos a Apareamiento de bases 8.4, Replicación del ADN 8.6

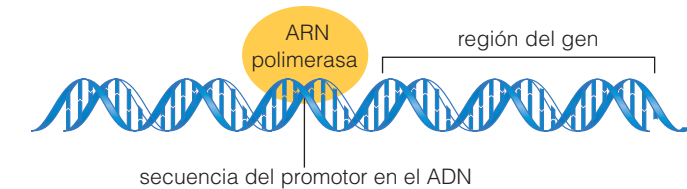
Recuerda que la replicación del ADN comienza con una doble hélice de ADN y culmina con dos dobles hélices de ADN (sección 8.6). Las dos dobles hélices son idénticas a la molécula parental,

porque durante la replicación se siguen las reglas del apareamiento de bases. Un nucleótido sólo puede ser añadido a una hebra creciente de ADN si forma un par con el nucleótido correspondiente de la hebra parental: G se aparea con C, y A, con T (sección 8.4). Las reglas para el apareamiento de bases también gobiernan la síntesis de ARN durante la transcripción. Una hebra de ARN es tan similar al ADN que puede formar pares de bases con ella si sus secuencias de nucleótidos son complementarias. En ese tipo de moléculas híbridas, G se aparea con C y A con U (uracilo).

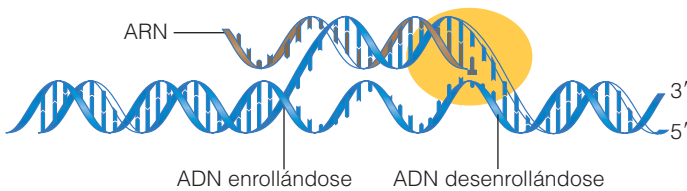
Durante la transcripción, una hebra de ADN funciona como patrón sobre la cual es ensamblada, a partir de nucleótidos de ARN, una hebra de ARN o transcrito. Un nucleótido puede ser añadido a la hebra creciente de ARN sólo si es complementario al nucleótido correspondiente de la hebra parental de ADN. De esta forma, cada nuevo ARN es complementario, en secuencia, a la hebra de ADN que fungió como patrón. Al igual que en la replicación del ADN, cada nucleótido de ARN proporciona la energía necesaria para su propia unión al extremo de la hebra en crecimiento.

La transcripción es parecida a la replicación de ADN, ya que una hebra de un ácido nucleico sirve como patrón para la síntesis de otra hebra en ambos procesos. Sin embargo, a diferencia de la replicación de ADN, sólo una porción de una hebra de ADN es utilizada como patrón para la transcripción, y no la molécula completa. La enzima **ARN polimerasa**, no la ADN polimerasa, añade nucleótidos al final de la hebra en crecimiento. Además, la transcripción produce una hebra sencilla de ARN, y no dobles hélices de ADN.

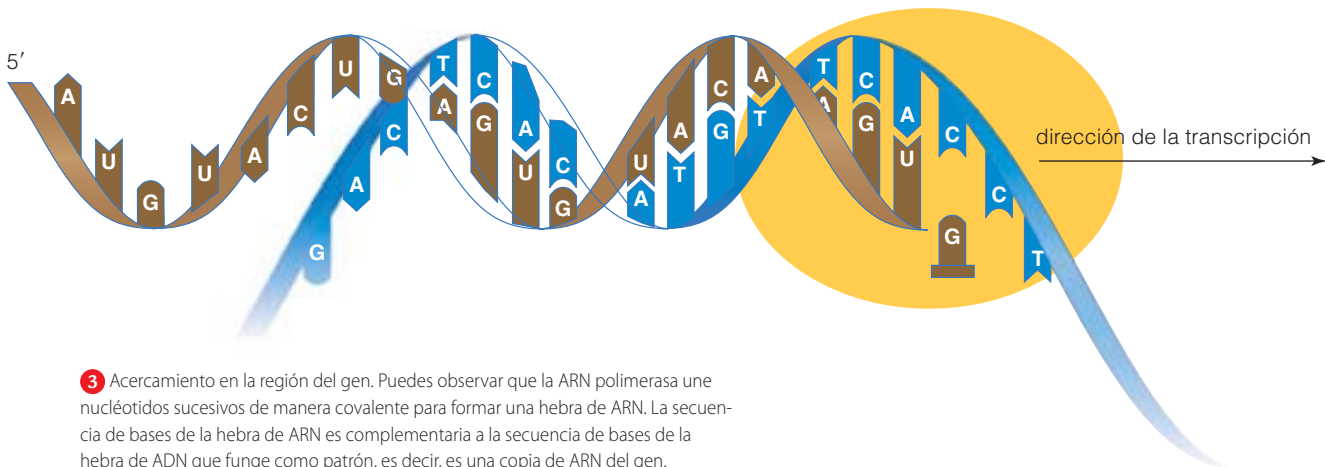
La transcripción inicia con un gen de un cromosoma (figura 9.4). El proceso se pone en marcha cuando la ARN polimerasa y otras proteínas reguladoras se unen a un sitio específico en el ADN, llamado **promotor** 1. La unión sitúa a la polimerasa en el sitio de



- 1 La ARN polimerasa se une a un promotor en el ADN. La unión sitúa a la polimerasa cerca de un gen. En la mayoría de los casos, la secuencia de bases de un gen se encuentra en una de las dos hebras de ADN. Sólo la hebra de ADN que es complementaria a la secuencia del gen será traducida en ARN.



- 2 La polimerasa comienza a moverse a lo largo de la hebra de ADN, desenrollándola. Conforme avanza, une nucleótidos de ARN en una hebra continua de ARN cuyo orden es especificado por la secuencia de bases del ADN. El ADN se vuelve a enrollar tras el paso de la polimerasa. Por su apariencia, a la estructura "abierta" del ADN en el sitio de transcripción se le llama burbuja de transcripción.

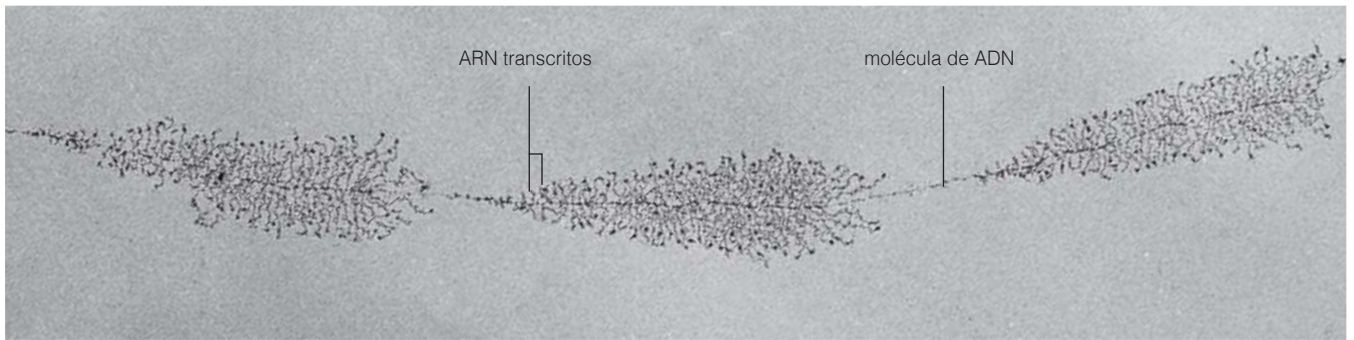


- 3 Acercamiento en la región del gen. Puedes observar que la ARN polimerasa une nucleótidos sucesivos de manera covalente para formar una hebra de ARN. La secuencia de bases de la hebra de ARN es complementaria a la secuencia de bases de la hebra de ADN que funge como patrón, es decir, es una copia de ARN del gen.

**Figura 9.4 Animada** Transcripción. Durante este proceso, una hebra de ARN es ensamblada a partir de nucleótidos libres utilizando como patrón la región del gen en el ADN.

➤ **Adivina:** Después de la guanina, ¿cuál es el siguiente nucleótido en ser añadido a esta hebra creciente de ARN?

Respuesta: Otra guanina (G)



**Figura 9.5** Normalmente varias ARN polimerasas transcriben simultáneamente el mismo gen, produciendo una estructura conocida como “árbol de Navidad” debido a su apariencia. En esta imagen, tres genes adyacentes del mismo cromosoma están siendo transcritos.

>> **Adivina:** ¿Las polimerasas transcriben esta molécula de ADN moviéndose de izquierda a derecha o de derecha a izquierda?

Respuesta: De izquierda a derecha

inicio de la transcripción, muy cercano a un gen. La polimerasa comienza a desplazarse sobre el gen, a lo largo del ADN, en la dirección 3' a 5' **2**. Conforme avanza, la polimerasa desarrolla una pequeña porción de la doble hélice, de tal manera que pueda “leer” la secuencia de bases de la hebra no codificante de ADN. La polimerasa enlaza nucleótidos de ARN libres formando una cadena en el orden dictado por esa secuencia de ADN, cuya síntesis es direccional: una ARN polimerasa sólo añade nucleótidos en el extremo 3' de la hebra creciente de ARN.

Cuando la polimerasa alcanza el final del gen, las hebras de ADN y ARN son liberadas. La ARN polimerasa sigue las reglas de apareamiento de bases, por lo cual la secuencia de bases de la nueva hebra de ARN es complementaria a la secuencia de bases

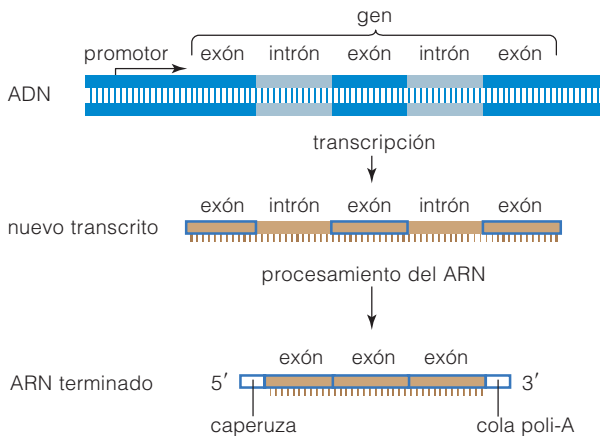
de la hebra de ADN a partir de la cual se transcribió **3**. Es una copia de ARN del gen, de la misma forma que la transcripción en papel de una conversación contiene la misma información que la conversación, pero en un formato distinto. Por lo común, más de una polimerasa transcribe una región particular de un gen al mismo tiempo, por lo que varias nuevas hebras de ARN se pueden producir muy rápidamente (figura 9.5).

### Modificaciones postranscripcionales

En los eucariontes, la transcripción y procesamiento del ARN se llevan a cabo en el núcleo, para después enviarlo al citoplasma. De forma similar a como un costurero corta hilos sueltos o cose un listón a un vestido antes de que deje la tienda, las células modifican sus ARN antes de exportarlos al citoplasma.

Por ejemplo, la mayoría de los genes eucariontes contienen **intrones**, secuencias de nucleótidos que son removidas del ARN nuevo. Los intrones se localizan entre los **exones**, secuencias que permanecen en el ARN (figura 9.6). Los intrones son transcritos junto con los exones, pero son eliminados antes de que el ARN abandone el núcleo. Puede ser que todos los exones permanezcan en el ARN maduro o que algunos de ellos sean eliminados y que los exones restantes sean empalmados juntos. Este evento se conoce como **procesamiento alternativo** y hace posible que un gen codifique para más de una proteína.

Los nuevos transcritos, que se convertirán en ARNm, son modificados después del empalme. Una “caperuza” de guanina modificada se une al extremo 5' de cada ARNm, al cual ayudará en su unión a un ribosoma. Por último, una cola de entre 50 y 300 adeninas es añadida en el extremo 3' del ARNm. Por su ubicación y por el alto número de adeninas, se le conoce como cola poli-A.



**Figura 9.6 Animada** Modificación postranscripcional del ARN. Los intrones son retirados y los exones unidos. A continuación, el ARN mensajero es modificado con una cola poli-A y una “caperuza” de guanina modificada.

**ARN polimerasa** Enzima que realiza la transcripción.

**exón** Secuencia de nucleótidos que no es removida del ARN durante su procesamiento.

**intrón** Secuencia de nucleótidos que se encuentra entre los exones y que es removida durante el procesamiento del ARN.

**procesamiento alternativo** Procesamiento del ARN en el cual algunos exones son removidos o unidos en varias combinaciones.

**promotor** Secuencia en el ADN a la cual se une la ARN polimerasa.

### Para repasar en casa ¿Cómo se ensambla el ARN?

- > Durante la transcripción, la ARN polimerasa utiliza la secuencia de nucleótidos de un gen en un cromosoma como patrón para ensamblar una hebra de ARN.
- > La nueva hebra de ARN es una copia del gen a partir del cual fue transcrita.

## 9.4 ARN y el código genético

- Los tripletes de bases en el ARNm codifican un mensaje para la síntesis de proteínas. El ARN ribosomal y el ARN de transferencia traducen ese mensaje en una cadena polipeptídica.
- Vínculos a Polipéptidos 3.5, Ribosomas 4.5, Catálisis 5.4

El ADN almacena la información hereditaria sobre las proteínas, pero para fabricarlas necesita ARN mensajero (ARNm), ARN de transferencia (ARNt) y ARN ribosomal (ARNr). Los tres tipos de ARN interactúan para traducir en proteínas la información del ADN.

En esencia, un ARNm es la copia desechable de un gen. Su función es llevar la información necesaria para sintetizar una proteína hacia los otros dos tipos de ARN para su traducción. La información que contiene el ARNm para sintetizar una proteína consiste en una secuencia lineal de “palabras” genéticas escritas con el alfabeto de las cuatro bases: A, C, G y U. Cada una de las “palabras” genéticas contenidas en el ARNm se compone de tres

bases; cada palabra de tres letras es una clave para un aminoácido específico y recibe el nombre de **codón**. Cada una de las tres posiciones de un codón puede ser ocupada por cualquiera de las cuatro bases, por lo cual en el ARNm hay 64 (o  $4^3$ ) codones. En conjunto, los 64 codones conforman el **código genético** (figura 9.7). Cada codón, o triplete de bases, especifica un aminoácido cuya identidad depende de la identidad y del orden de los cuatro nucleótidos que lo conforman. Por ejemplo, el codón AUG codifica para el aminoácido metionina (met) y el codón UGG codifica para el triptófano (trp).

Los codones se encuentran uno junto al otro a lo largo de la secuencia del ARNm, por lo cual el orden de los codones en el ARNm determina el orden de los aminoácidos en el polipéptido que será traducido. De esta manera, la secuencia de bases de un gen es transcrita en la secuencia de bases de un ARNm, la cual, a su vez, es traducida en una secuencia de aminoácidos (figura 9.8).

En las proteínas hay sólo 20 tipos de aminoácidos. Debido a que los 64 codones son más de los requeridos para especificar a todos los aminoácidos, algunos aminoácidos son codificados por más de un codón. Por ejemplo, los codones GAA y GAG codifican para ácido glutámico. Otros codones señalan el comienzo o el final de la secuencia codificante. El codón AUG, por ejemplo, es el primer codón en todos los ARNm y señala el inicio de la traducción en la mayoría de las especies. Sucede que AUG también es el codón para la metionina, por lo cual la metionina es siempre el primer aminoácido en un polipéptido recién sintetizado. Los codones UAA, UAG y UGA no especifican ningún aminoácido. Los tres son señales para detener la traducción y son conocidos como codones

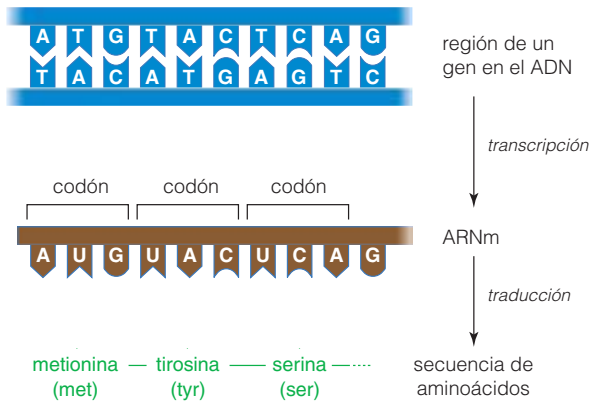
primera base	segunda base				tercera base
	U	C	A	G	
U	UUU } phe UUC } UUA } leu UUG }	UCU } UCC } ser UCA } UCG }	UAU } tyr UAC } UAA } stop UAG } stop	UGU } cys UGC } UGA } stop UGG } trp	U C A G
C	CUU } leu CUC } CUA } CUG }	CCU } CCC } pro CCA } CCG }	CAU } his CAC } CAA } gln CAG }	CGU } CGC } arg CGA } CGG }	U C A G
A	AUU } AUC } ile AUA } AUG } met	ACU } ACC } thr ACA } ACG }	AAU } asn AAC } AAA } lys AAG }	AGU } ser AGC } AGA } arg AGG }	U C A G
G	GUU } GUC } val GUA } GUG }	GCU } GCC } ala GCA } GCG }	GAU } asp GAC } GAA } glu GAG }	GGU } GGC } gly GGA } GGG }	U C A G

ala	alanina (A)	leu	leucina (L)
arg	arginina (R)	lys	lisina (K)
asn	asparagina (N)	met	metionina (M)
asp	ácido aspártico (D)	phe	fenilalanina (F)
cys	cisteína (C)	pro	prolina (P)
glu	ácido glutámico (E)	ser	serina (S)
gln	glutamina (Q)	thr	treonina (T)
gly	glicina (G)	trp	triptófano (W)
his	histidina (H)	tyr	tirosina (Y)
ile	isoleucina (I)	val	valina (V)

**Figura 9.7 Animada** El código genético. Cada codón del ARNm está conformado por tres bases nucleotídicas. En la tabla mayor, la columna de la izquierda especifica la primera base del codón, la fila superior la segunda, y la columna de la derecha especifica la tercera. Sesenta y uno de los 64 tripletes codifican aminoácidos; los tres restantes son señales para detener la traducción. Los nombres de los aminoácidos que corresponden a las abreviaciones de la tabla están enlistados arriba.

» Adivina: ¿Qué codones especifican el aminoácido lisina (lys)?

Respuesta: AAA y AAG



**Figura 9.8** Ejemplo de la correspondencia entre ADN, ARN y proteínas. Una hebra de ADN se transcribe en un ARNm cuyos codones especifican la secuencia de una cadena de aminoácidos.

de terminación o stop. Un codón stop indica el final de la secuencia codificante de un ARNm.

El código genético está altamente conservado, lo que quiere decir que muchos organismos utilizan el mismo código y tal vez siempre lo han hecho. Al igual que las mitocondrias y los cloroplastos, las bacterias, arqueas y algunos protistas tienen algunos codones que difieren del código típico. Esta variación fue una pista que llevó a una teoría sobre cómo evolucionaron los organelos (volveremos al tema de la endosimbiosis en la sección 18.6).

### ARNr y ARNt: los traductores

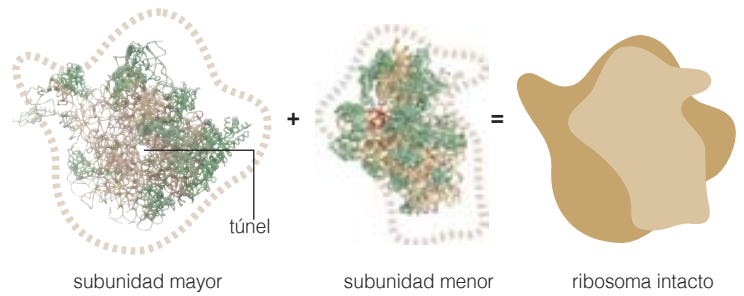
Un ribosoma está compuesto por una subunidad mayor y una menor. Cada subunidad consiste en ARNr asociado con algunas proteínas estructurales. Durante la traducción, una subunidad mayor y una menor convergen como un ribosoma intacto sobre un ARNm (figura 9.9).

Los ribosomas y los ARNt interactúan para traducir el ARNm en un polipéptido. Los ARN de transferencia entregan los aminoácidos a los ribosomas en el orden especificado por el ARNm. Cada ARNt tiene dos sitios de unión. El primer sitio es un anticodón, un triplete de nucleótidos que forman pares de bases con un codón del ARNm (figura 9.10). El otro sitio de unión de un ARNt se une al aminoácido especificado por el codón. Los ARNt con diferentes anticodones unen y transportan diferentes aminoácidos. En la siguiente sección observarás cómo durante la traducción del ARNm los ARNt entregan los aminoácidos, uno detrás del otro, a un ribosoma.

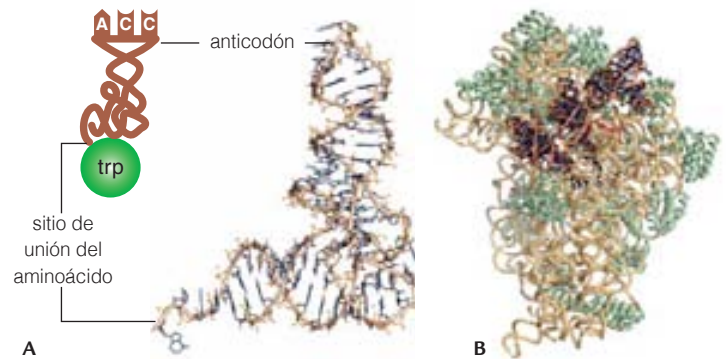
El ARN ribosomal es uno de los pocos ejemplos de ARN con actividad enzimática: el ARNr de un ribosoma, no la proteína, es el que cataliza la formación del enlace peptídico entre los aminoácidos. Conforme los aminoácidos son entregados, el ribosoma los

**código genético** Conjunto completo de 64 codones de ARNm.

**codón** Triplete de bases nucleotídicas en el ARNm que codifica para un aminoácido o una señal de término durante la traducción.



**Figura 9.9 Animada** Estructura del ribosoma. Un ribosoma intacto está conformado por una subunidad mayor y una menor. Las proteínas de las subunidades se muestran en verde; los componentes catalíticos de ARNr, en marrón. Observa el túnel que pasa a través del interior de la subunidad mayor. Una cadena polipeptídica sale a través de este túnel conforme es ensamblado por el ribosoma. Presentamos un ARNm (en rojo) unido a la subunidad menor.



**Figura 9.10 Animada** Estructura del ARNt. **A** Modelos del ARNt que transportan el aminoácido triptófano. Cada anticodón del ARNt es complementario a un codón del ARNm. Cada ARNt transporta el aminoácido especificado por dicho codón. **B** Durante la traducción, el ARN se une a un ribosoma intacto. Aquí, tres ARNt (café) están acoplados a la subunidad menor del ribosoma (para mayor claridad, la subunidad mayor no está representada). Los anticodones de los ARNt se alinean con codones complementarios en el ARNm (en rojo).

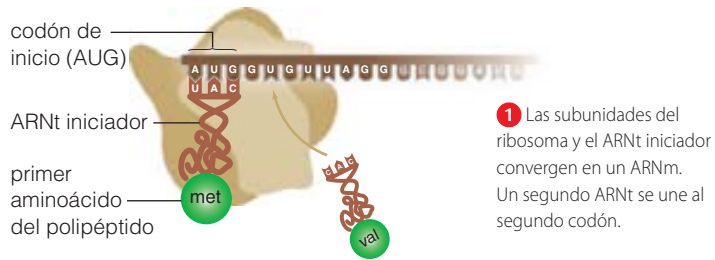
una mediante enlaces peptídicos para formar un nuevo polipéptido (sección 3.5). De esta manera, el orden de los codones en un ARNm (es decir, el mensaje del ADN) se traduce en una nueva proteína.

### Para repasar en casa ¿Qué funciones realizan los ARNm, ARNt y ARNr durante la traducción?

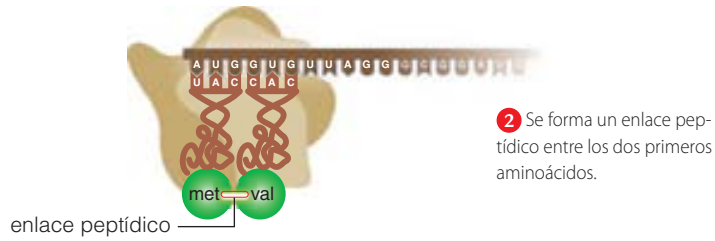
- ▶ El ARNm lleva la información necesaria para sintetizar una proteína. Durante la síntesis, las bases del ARNm son “leídas” en conjuntos de tres. La mayoría de estos tripletes (codones) codifican aminoácidos. Los 64 codones posibles componen el código genético.
- ▶ Los ribosomas, los cuales están conformados por dos subunidades de ARNr y proteínas, ensamblan los aminoácidos en una cadena polipeptídica.
- ▶ Un ARNt tiene un anticodón complementario al codón del ARNm; además, tiene un sitio de unión para el aminoácido que especifica el codón. Los ARN de transferencia entregan los aminoácidos al ribosoma.



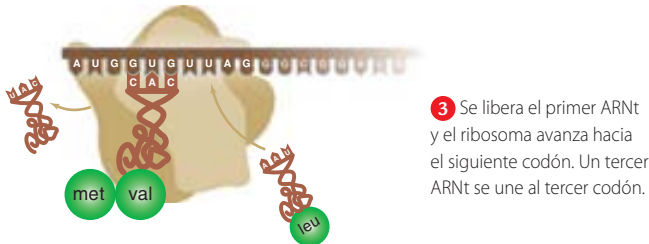
## 9.5 Traducción del código: del ARN a la proteína



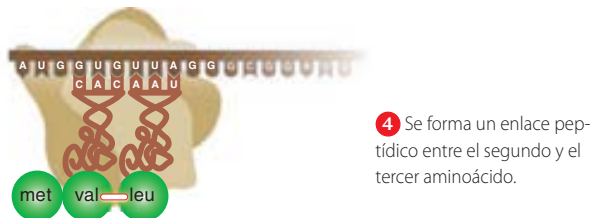
1 Las subunidades del ribosoma y el ARNt iniciador convergen en un ARNm. Un segundo ARNt se une al segundo codón.



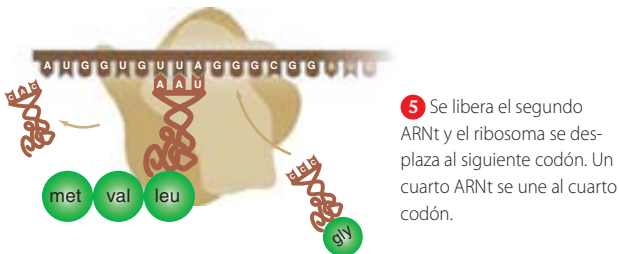
2 Se forma un enlace peptídico entre los dos primeros aminoácidos.



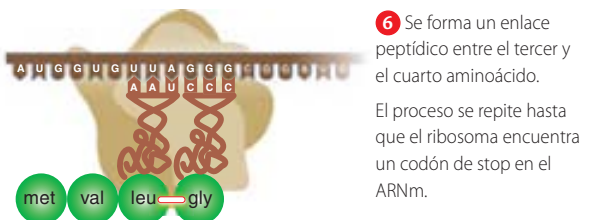
3 Se libera el primer ARNt y el ribosoma avanza hacia el siguiente codón. Un tercer ARNt se une al tercer codón.



4 Se forma un enlace peptídico entre el segundo y el tercer aminoácido.



5 Se libera el segundo ARNt y el ribosoma se desliza al siguiente codón. Un cuarto ARNt se une al cuarto codón.



6 Se forma un enlace peptídico entre el tercer y el cuarto aminoácido. El proceso se repite hasta que el ribosoma encuentra un codón de stop en el ARNm.

- La traducción convierte la información contenida en el ARNm en un polipéptido.
- El orden de los codones en el ARNm determina el orden de los aminoácidos en el polipéptido traducido.
- ◀ Vínculos a Enlaces peptídicos 3.5, Sistemas endomembranales 4.8, Núcleo 4.7, Energía en el metabolismo 5.3

La traducción, el segundo paso de la síntesis de proteínas, se realiza en el citoplasma, sitio en el cual abundan aminoácidos libres, ARNt y subunidades ribosomales (figuras 9.11 y 9.12A). La traducción se realiza en tres etapas: inicio, elongación y terminación. En los eucariotes, el inicio comienza cuando un ARNm abandona el núcleo y se une a la subunidad menor del ribosoma. A continuación, el anticodón de un ARNt especial, llamado iniciador, se aparea con el primer codón AUG del ARNm. Después, una subunidad mayor del ribosoma se une a la subunidad menor 1.

Durante la elongación, el ribosoma ensambla una cadena polipeptídica conforme avanza a lo largo del ARNm. El ARNt iniciador lleva el aminoácido metionina, por lo cual el primer aminoácido de la nueva cadena polipeptídica es la metionina. Otro ARNt conduce el segundo aminoácido al complejo y su anticodón se aparea con el segundo codón en el ARNm. El ribosoma cataliza la formación de un enlace peptídico entre los dos primeros aminoácidos 2.

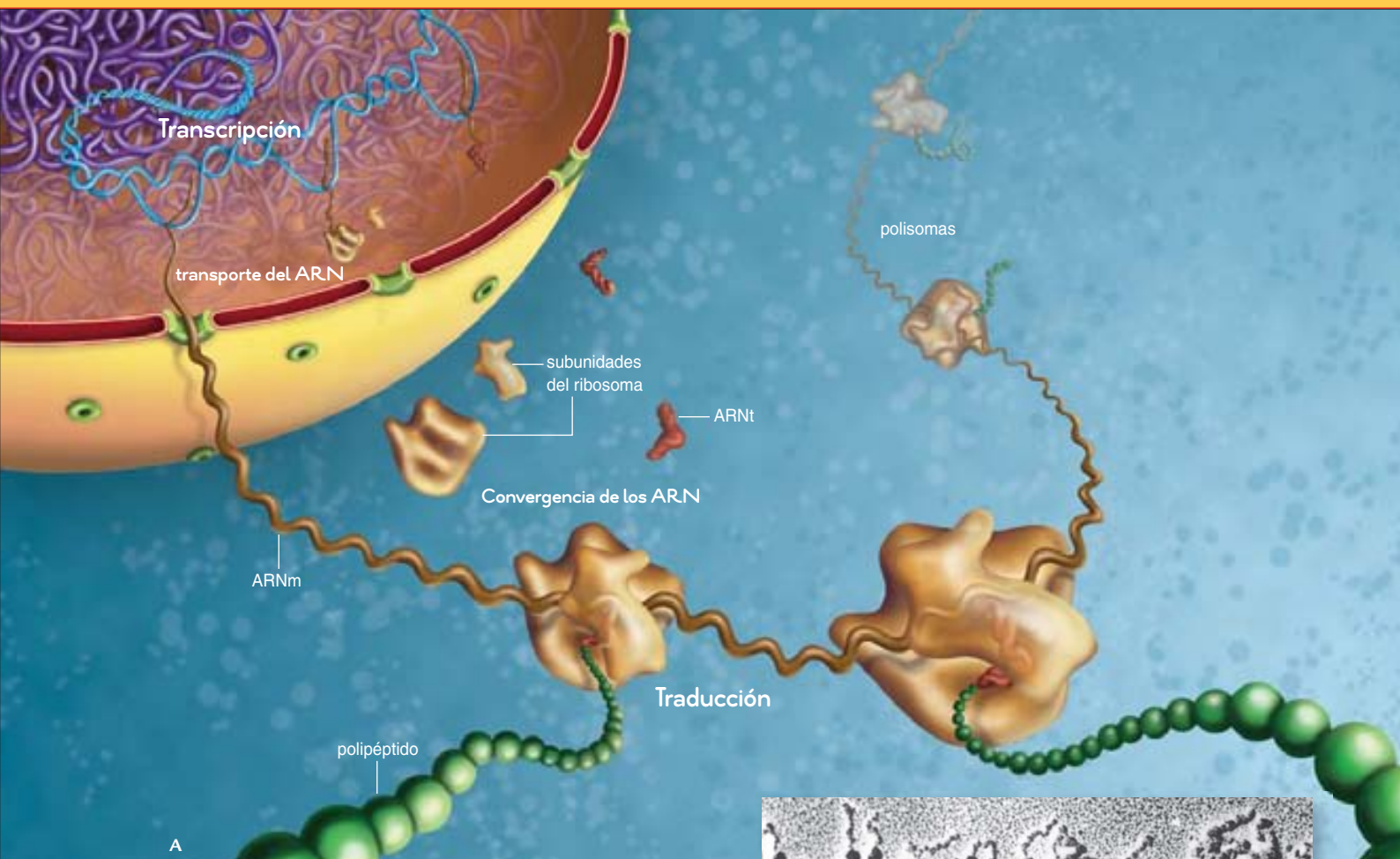
El primer ARNt es liberado y el ribosoma avanza al siguiente codón. Otro ARNt trae el tercer aminoácido al complejo, su anticodón se aparea con el tercer codón del ARNm 3 y se forma un enlace peptídico entre el segundo aminoácido y el tercero 4.

El segundo ARNt es liberado y el ribosoma avanza al siguiente codón. Otro ARNt trae el cuarto aminoácido al complejo, su anticodón se une al cuarto codón del ARNm 5 y se forma el enlace peptídico entre el tercer y el cuarto aminoácido 6. La nueva cadena polipeptídica continua alargándose conforme el ribosoma cataliza enlaces peptídicos entre los aminoácidos entregados por los sucesivos ARNt.

La terminación ocurre cuando el ribosoma llega al codón que indica la señal de stop. El ARNm y el polipéptido se separan del ribosoma y las subunidades ribosomales se separan una de otra. Con este paso, la traducción se ha completado. El nuevo polipéptido se unirá a las demás proteínas del citoplasma o entrará al retículo endoplásmico rugoso del sistema endomembranal (sección 4.8).

En las células que producen grandes cantidades de proteína, varios ribosomas pueden traducir el mismo ARNm en forma simultánea. A esos complejos se les llama polisomas (figura 9.12B).

**Figura 9.11 Animada** Traducción. La traducción inicia cuando las subunidades del ribosoma y el ARNt iniciador convergen en el ARNm. Los ARNt entregan aminoácidos en el orden que dictan los codones sucesivos del ARNm. El ribosoma une los aminoácidos conforme se desliza a lo largo del ARNm formando y alargando un nuevo polipéptido. La traducción culmina cuando el ribosoma alcanza un codón de stop.



**Figura 9.12 Animada** Representación general de la traducción. **A** En los eucariotes, el ARN transcrito en el núcleo se mueve hacia el citoplasma a través de los poros nucleares. La traducción se realiza en el citoplasma. Los ribosomas que traducen de manera simultánea el mismo ARNm son conocidos como polisomas. **B** Esta micrografía muestra los polipéptidos alargándose a partir de los polisomas unidos al ARNm.

En las bacterias, tanto la transcripción como la traducción se realizan en el citoplasma y son procesos estrechamente relacionados en tiempo y espacio. En estas células, la traducción comienza antes de que concluya la transcripción, por lo cual un árbol de transcripción de ADN puede estar decorado con “esferas” de polisomas.

Si varios polipéptidos son traducidos de un mismo ARNm, ¿por qué la célula habría de producir más de una copia del ARNm? Porque en comparación con el ADN, el ARN no es muy estable. Un ARNm puede durar tan sólo unos minutos antes de ser degradado por las enzimas del citoplasma. Esta rápida tasa de intercambio permite que las células ajusten su síntesis de proteínas en respuesta a las necesidades cambiantes.

La traducción es un proceso que requiere mucha energía, la cual es proporcionada de manera principal por la transferencia de

grupos fosfato del GTP (figura 9.2A), un nucleótido de ARN, hacia otras moléculas involucradas en el proceso.

### Para repasar en casa ¿Cómo se traduce el ARNm en proteína?

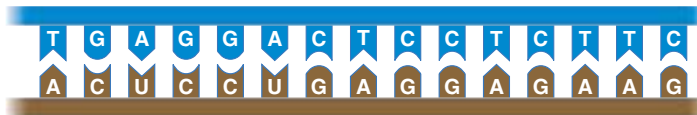
- La traducción es un proceso que requiere energía y mediante el cual la información que contiene el ARNm se convierte en un polipéptido.
- Durante la iniciación, un ARNm se une a su ARNt iniciador y a las dos subunidades ribosomales.
- Durante la elongación, los aminoácidos son entregados al complejo por los ARNt en el orden que dictan los codones sucesivos del ARNm. Conforme arriban los aminoácidos, el ribosoma los une formando una cadena polipeptídica.
- La terminación se lleva a cabo cuando el ribosoma encuentra un codón de stop en el ARNm. El ARNm y el polipéptido son liberados y el ribosoma se desensambla.

## 9.6 Genes mutados y sus productos proteicos

► Si cambia la secuencia de nucleótidos de un gen, puede provocar un producto génico alterado, con efectos dañinos.

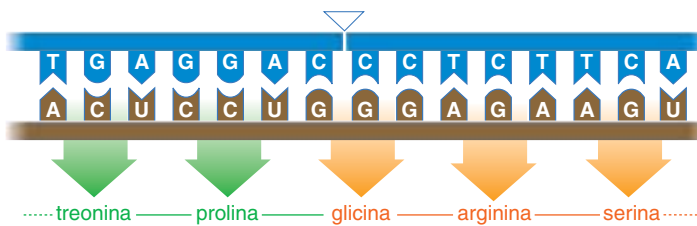


**A** Hemoglobina, una proteína de los glóbulos rojos que se une al oxígeno. La hemoglobina está conformada por cuatro polipéptidos: dos alfa globinas (azul) y dos beta globinas (verde). En cada globina hay una cavidad que resguarda un grupo hemo (rojo). Las moléculas de oxígeno se unen al átomo de hierro que se encuentra al centro de cada hemo.



..... treonina — prolina — ácido glutámico — ácido glutámico — lisina .....

**B** ADN (azul), ARNm (café) y secuencia de aminoácidos de la beta globina humana (verde).



..... treonina — prolina — glicina — arginina — serina .....

**C** La delección de un par de bases causa un desplazamiento del marco de lectura para el resto de ARNm. De esta forma, se produce una proteína completamente distinta a la original. Esta mutación resulta en una beta globina deficiente. El resultado es la beta talasemia, un desorden genético en el cual una persona tiene una cantidad muy baja de hemoglobina.



..... treonina — prolina — valina — ácido glutámico — lisina .....

**D** La sustitución de un par de bases reemplaza una timina por una adenina. Cuando se traduce el ARNm alterado, una valina sustituye a un ácido glutámico en la posición del sexto aminoácido del polipéptido. La hemoglobina con este tipo de beta globina es conocida como hemoglobina falciforme o HbS.



**E** Cuando los niveles de oxígeno son bajos, la sustitución de valina por ácido glutámico causa que la hemoglobina falciforme se agrupe en cúmulos. Estos cúmulos distorsionan la forma esférica de los glóbulos rojos, haciéndolos ver como una hoz (la hoz es una herramienta con una navaja en forma de media luna).

**Figura 9.13 Animada** Ejemplos de mutaciones en el gen de la beta globina humana.

◀ Vínculos a Niveles energéticos de los electrones 2.3, Estructura de las proteínas 3.6, Radicales libres y hemos como cofactores 5.4, Energía electromagnética 6.2, Replicación del ADN y mutaciones 8.6

Las mutaciones son cambios permanentes en la secuencia del ADN de una célula (sección 8.6). Si una mutación cambia las instrucciones genéticas codificadas en un ADN, puede resultar un producto genético alterado. Recuerda que más de un codón puede especificar el mismo aminoácido, lo cual les permite a las células un cierto margen de error. Por ejemplo, si una mutación en un ARNm cambia el codón UCU a UCC, no tendrá ninguna consecuencia, porque ambos codones especifican serina. Sin embargo, otras mutaciones tienen consecuencias importantes.

La capacidad de la hemoglobina para unirse con el oxígeno nos ofrece un claro ejemplo sobre cómo las mutaciones pueden cambiar la estructura (y función) de una proteína. Al circular por los pulmones, la hemoglobina que se encuentra dentro de los glóbulos rojos une moléculas de oxígeno. Durante su viaje, las células llegan a regiones donde los niveles de oxígeno son bajos. Ahí, la hemoglobina libera las moléculas de oxígeno que transporta. Cuando los glóbulos rojos regresan a los pulmones, la hemoglobina vuelve a unir más moléculas de oxígeno.

La estructura de la hemoglobina le permite unir y liberar oxígeno. La proteína está formada por cuatro polipéptidos llamados globinas (figura 9.13A). Cada globina se pliega alrededor de un grupo hemo, un cofactor que contiene un átomo de hierro en su centro (sección 5.4). La unión de las moléculas de oxígeno con la hemoglobina tiene lugar en estos átomos de hierro.

En los humanos adultos, cada molécula de hemoglobina está compuesta por dos alfa globinas y dos beta globinas. Los defectos en cualquiera de los polipéptidos pueden provocar una condición llamada anemia, en la cual la sangre de una persona es deficiente en sus niveles de glóbulos rojos o hemoglobina. Cualquiera de los dos defectos reduce la capacidad del cuerpo para transportar oxígeno.

Por ejemplo, la pérdida (**delección**) de un nucleótido en particular del ADN del gen de la beta globina puede provocar un tipo de anemia conocida como beta talasemia. Al igual que otras delecciones, esta ocasiona un desplazamiento en el marco de lectura de los codones del ARNm. Este cambio distorsiona el mensaje genético del mismo modo en que un agrupamiento incorrecto de una serie de letras modificaría el sentido de una oración:

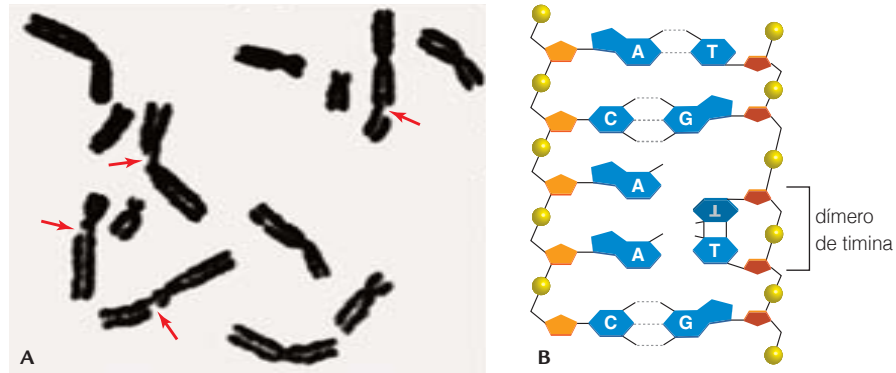
Los dos son ñus.  
L osd oss onñ us.  
Lo sdo sso ññu s.

La expresión del gen de la beta globina con una mutación que causa la beta talasemia resulta en un polipéptido que difiere en gran medida de la beta globina normal (figura 9.13 B,C). Las moléculas de hemoglobina no se ensamblan de forma correcta con el polipéptido alterado, un defecto que causa la anemia.

Los cambios en el marco de lectura también pueden ser provocados por la **inserción** de bases adicionales en la secuencia de un gen. Los otros tipos de mutaciones no causan cambios en el marco de lectura.



**Figura 9.14** Dos tipos de daño al ADN que pueden provocar mutaciones. **A** Cromosomas de una célula humana tras la exposición a los rayos gamma (un tipo de radiación ionizante). Las piezas rotas (flechas rojas) pueden perderse durante la replicación del ADN. **B** Un dímero de timina.



En una **sustitución de un par de bases**, un nucleótido y su pareja son reemplazados por un par de bases distinto. Una sustitución puede resultar en el cambio de un aminoácido en la proteína o en un codón de término prematuro que disminuye la longitud de la cadena polipeptídica. La anemia falciforme, un tipo de anemia común en personas con antepasados africanos, surge por la sustitución de un par de bases. Esta sustitución ocasiona que el ácido glutámico, el sexto aminoácido de la beta globina, sea reemplazado por una valina (figura 9.13D). La hemoglobina con esta mutación en su beta globina se conoce como hemoglobina falciforme o HbS.

A diferencia del ácido glutámico, que tiene una carga negativa, la valina no tiene carga. El resultado de la sustitución es que una pequeña región del polipéptido de la beta globina pasa de ser hidrofílica a ser hidrofóbica, lo cual modifica ligeramente el comportamiento de la hemoglobina. La nueva región hidrofóbica favorece la unión entre las moléculas de hemoglobina HbS, las cuales, bajo ciertas condiciones, forman grandes cúmulos. La forma de los glóbulos rojos que contienen estos cúmulos se distorsiona hasta adquirir la forma de una media luna (hoz) (figura 9.13E). Estas células falciformes pueden obstruir los vasos sanguíneos e interrumpir la circulación de la sangre a través del cuerpo. Con el transcurso del tiempo, episodios repetidos de formación de células falciformes pueden dañar algunos órganos y causar la muerte.

### ¿Qué causa las mutaciones?

Las mutaciones del tipo inserción suelen ser provocadas por la actividad de **elementos transponibles**, que son segmentos de ADN que se pueden mover de manera espontánea entre distintas regiones de un cromosoma o incluso entre cromosomas distintos. Los elementos transponibles pueden tener longitudes de entre cientos y miles de pares de bases, de tal forma que cuando uno de estos elementos interrumpe un gen se convierte en una inserción mayor que cambia de manera significativa el producto del gen. Los elementos transponibles son comunes en el ADN de todas las espe-

cies; cerca de 45 por ciento del ADN humano consta de elementos transponibles o sus remanentes.

Muchas mutaciones ocurren en forma espontánea durante la replicación del ADN (sección 8.6). Las ADN polimerasa cometen errores en tasas predecibles, pero la mayoría son corregidos en el momento en que suceden. Los errores que no pueden ser corregidos provocan mutaciones.

También algunos agentes ambientales provocan mutaciones. Por ejemplo, los rayos x y otras formas de radiación ionizante pueden expulsar electrones de sus átomos. La radiación ionizante puede llegar a romper cromosomas en fragmentos que pueden perderse durante la replicación del ADN (figura 9.14A). También daña de manera indirecta al ADN cuando penetra en los tejidos, porque tras su paso deja un rastro de radicales libres (sección 5.4).

La radiación no ionizante eleva el nivel energético de los electrones, pero no lo suficiente como para expulsarlos del átomo. El ADN absorbe un tipo de esta radiación, la luz ultravioleta (UV). La exposición a la luz UV puede causar que dos timinas adyacentes se unan de manera covalente (figura 9.14B). El dímero de timina que resulta tuerce el ADN, provocando que la polimerasa copie en forma incorrecta estas regiones durante la replicación, introduciendo mutaciones en el ADN. Algunas mutaciones que causan ciertos tipos de cáncer comienzan con la formación de dímeros de timina. La exposición sin protección de la piel a la luz solar aumenta el riesgo de cáncer de piel porque puede inducir la formación de dímeros de timina.

Algunos químicos naturales o sintéticos también pueden causar mutaciones. Por ejemplo, los químicos que contiene un cigarrillo transfieren pequeños grupos de hidrocarburos a las bases del ADN. Las bases alteradas forman pares de bases incorrectos durante la replicación o pueden detener el proceso de la duplicación del ADN. Ambos eventos aumentan la probabilidad de que se produzca una mutación.

**deleción** Mutación en la cual se pierden uno o más pares de bases.

**elemento transponible** Fragmento de ADN que puede moverse en forma espontánea hacia una nueva ubicación en los cromosomas.

**inserción** Mutación en la cual se insertan uno o más pares de bases en la secuencia del ADN.

**sustitución de un par de bases** Tipo de mutación en la cual se modifica un solo par de bases.

### Para repasar en casa ¿Qué es una mutación?

- › La sustitución, inserción o deleción de un par de bases son mutaciones que pueden alterar el producto de un gen.
- › La mayoría de las mutaciones se producen durante la replicación del ADN, como resultado de errores no corregidos de la ADN polimerasa. Algunas mutaciones son el resultado de la exposición a la radiación o a los químicos dañinos o de la acción de elementos transponibles.



## Ricina y tus ribosomas (una vez más)

La parte enzimática de la ricina inactiva los ribosomas al eliminar una adenina de uno de los ARNr de la subunidad mayor. Dicha adenina es parte de un sitio de unión para las proteínas que participan en el proceso de elongación. Una vez que la base ha sido eliminada, el ribosoma ya no es capaz de unir este tipo de proteínas y la elongación se detiene.



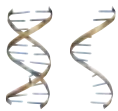
Una sola molécula de la enzima ricina puede inactivar más de 1000 ribosomas por minuto. Si son afectados demasiados ribosomas, la síntesis de proteínas se detiene y la célula muere al poco tiempo. En la actualidad se está probando una forma modificada de la ricina como tratamiento para ciertos tipos de cáncer. La ricina se une a un anticuerpo capaz de distinguir a las células cancerígenas en el cuerpo de una persona. Los investigadores esperan que la ricina unida al anticuerpo sea capaz de eliminar células cancerígenas sin dañar a las células sanas.

**¿Cómo votarías?** La exposición accidental a la ricina es poco probable, pero algunas personas con malas intenciones podrían tratar de utilizarla para contaminar suministros de alimento o agua. Un grupo de investigadores ha desarrollado una vacuna contra la ricina. ¿Te vacunarías? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen

**Sección 9.1** La capacidad para producir proteínas es fundamental para los procesos de la vida. La ricina es tóxica porque inactiva los ribosomas.



**Sección 9.2** La información genética del ADN está codificada en su secuencia de bases. Los **genes** son subunidades de esa secuencia. Una célula utiliza la información contenida en un gen para sintetizar ARN o proteína. El proceso de la **expresión genética** involucra la **transcripción** de una secuencia de ADN en un **ARNm** o **ARN mensajero** y su posterior **traducción** en una proteína. La traducción requiere la participación de los **ARNt** (**ARN de transferencia**) y **ARNr** (**ARN ribosomales**).



**Sección 9.3** Durante la transcripción, la **ARN polimerasa** se une a un **promotor** cercano a la región de un gen de un cromosoma determinado. La polimerasa ensambla una hebra de ARN al unir nucleótidos de ARN en el orden que dicta la secuencia de bases del gen. De esta manera, el ARN producido es complementario al gen del cual fue transcrito.

Antes de abandonar el núcleo, el ARN de los eucariontes es modificado. Se eliminan los **intrones**. Con un **procesamiento alternativo**, algunos **exones** pueden ser eliminados, y los restantes pueden ser empalmados en diferentes combinaciones. Por último, se añaden al ARNm una caperuza y una cola poli-A.



**Sección 9.4** El ARNm transporta la información que guarda el ADN para sintetizar proteínas. La información consiste en una serie de **codones**, es decir, conjuntos de tres nucleótidos. El **código genético** está confor-

mado por 64 codones, la mayoría de los cuales especifican aminoácidos. Cada ARNt tiene un anticodón que forma pares de bases con un codón del ARNm. Además, el ARNt se une al aminoácido que especifica su codón complementario en el ARNm. Las dos subunidades del ribosoma están compuestas de ARNr y proteínas.



**Sección 9.5** La información genética que contiene un ARNm dirige la síntesis de un polipéptido durante la traducción. Primero deben converger un ARNm, un ARNt iniciador y las dos subunidades del ribosoma.

El ribosoma completo enlaza los aminoácidos sucesivos entregados por los ARNt en el orden especificado por los codones del ARNm. La traducción concluye cuando la polimerasa encuentra un codón de término.



**Sección 9.6** Las **inserciones, deleciones y sustituciones de pares de bases** son mutaciones que pueden surgir por errores durante la replicación, por la actividad de **elementos transponibles** o por la exposición a factores ambientales peligrosos como la radiación o algunos químicos. Una mutación que modifica el producto de un gen puede tener efectos dañinos. Un ejemplo de ello es la anemia falciforme, causada por una sustitución de un par de bases en el gen de la cadena beta de la hemoglobina.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un cromosoma contiene muchas regiones de genes diferentes que son transcritas en diferentes \_\_\_\_\_.
  - proteínas
  - polipéptidos
  - ARN
  - a y b
- Un sitio de unión para la ARN polimerasa es llamado \_\_\_\_\_.
  - gen
  - promotor
  - codón
  - proteína
- La energía que hace posible la transcripción es proporcionada por \_\_\_\_\_.
  - ATP
  - nucleótidos de ARN
  - GTP
  - todas las anteriores
- Una molécula de ARN suele tener \_\_\_\_\_; una molécula de ADN suele tener \_\_\_\_\_.
  - una hebra; doble hebra
  - doble hebra; una hebra
  - ambas son de una hebra
  - ambas son de doble hebra
- El ARN se forma durante la \_\_\_\_\_; las proteínas se forman durante la \_\_\_\_\_.
  - replicación; traducción
  - traducción; transcripción
  - transcripción; traducción
  - replicación; transcripción
- La mayoría de los codones codifican un(a) \_\_\_\_\_.
  - proteína
  - polipéptido
  - aminoácido
  - ARNm
- Los anticodones se aparean con \_\_\_\_\_.
  - codones de ARNm
  - codones de ADN
  - anticodones de ARN
  - aminoácidos

## Herbicidas y daño a los cromosomas de los guardabosques

En Estados Unidos, los guardabosques suelen utilizar pesticidas y herbicidas como parte de su trabajo. En el 2001, un estudio realizado por Vincent F. Garry analizó las anomalías cromosómicas dentro de los glóbulos blancos (linfocitos) de los trabajadores forestales que utilizaron el herbicida 2,4-D (ácido diclorofenoxiacético) durante más de cinco días en un año. La mayoría de los trabajadores que participaron en el estudio distribuían desde un helicóptero o un aeroplano el herbicida sobre grandes áreas. Los resultados, reportados en la **figura 9.15**, fueron clasificados de acuerdo con el tipo de aberración cromosómica observada.

- ¿Qué grupo de trabajadores tuvo la menor frecuencia de rupturas cromosómicas: los que esparcieron una menor cantidad de 2,4-D o aquellos que esparcieron una cantidad media del herbicida?
- ¿Qué grupo tuvo la mayor frecuencia de piezas de cromosoma faltantes? ¿Y de rupturas?

Tipo de aberración cromosómica	Volumen total de herbicida aplicado			
	Ninguno	Bajo (1–400 L)	Medio (400–4000 L)	Pesado (>4000 L)
Reordenamientos	0.65	1.20	1.00	2.22
Piezas faltantes	0.93	1.17	1.33	2.89
Rupturas	1.29	1.03	1.33	3.00
Otras	0.29	0.29	0.50	0.33
Núm. de individuos	14	7	6	9

**Figura 9.15** Relación entre anomalías cromosómicas y el uso del herbicida 2,4-D. La tabla compara anomalías cromosómicas observadas en los linfocitos de los trabajadores forestales que aplicaban herbicida de manera rutinaria como parte de su trabajo. Los números indican el número promedio de aberraciones por cada 100 células. Los resultados se clasificaron de acuerdo con el volumen total de herbicida aplicado y al tipo de daño observado en los cromosomas.

- ¿Cuántos guardabosques formaron parte del estudio?

- ¿Cuál es la longitud de un polipéptido codificado por un ARNm de 45 nucleótidos?
- Los \_\_\_\_\_ son eliminados de los nuevos ARNm transcritos.
  - intrones
  - exones
  - telómeros
  - aminoácidos
- ¿Dónde se realiza la transcripción en una célula eucarionte típica?
  - En el núcleo
  - En los ribosomas
  - En el citoplasma
  - b y c
- ¿En qué parte de una célula eucarionte típica se realiza la traducción?
  - En el núcleo
  - En los ribosomas
  - En el citoplasma
  - b y c
- Cada aminoácido es especificado por un conjunto de \_\_\_\_\_ bases en un transcrito de ARNm.
  - 3
  - 20
  - 64
  - 120
- El código genético está conformado por \_\_\_\_\_ diferentes codones.
  - 3
  - 20
  - 64
  - 120
- \_\_\_\_\_ es (son) una de las causas de mutaciones.
  - Los errores de replicación
  - Los transposones
  - La radiación ionizante
  - La radiación no ionizante
  - b y c
  - todas las anteriores
- Correlaciona el término con la descripción más adecuada.
 

___ mensaje genético	a. segmento que codifica una proteína
___ promotor	b. se mueve de manera espontánea
___ polisoma	c. leído como tripletes de bases
___ exón	d. eliminado antes de la traducción
___ código genético	e. ocurre sólo en grupos
___ intrón	f. conjunto de 64 codones
___ elemento transponible	g. sitio de unión de una ARN polimerasa

Preguntas adicionales disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- Los fármacos antisentido ayudan a combatir algunos tipos de cáncer y enfermedades virales. Estos medicamentos consisten en secuencias de hebras cortas de ARNm que son complementarias, en secuencia, a ARNm relacionados con las enfermedades. Explica cómo es que funcionan los medicamentos de este tipo.
- Un anticodón tiene la secuencia GCG. ¿Qué aminoácido lleva su ARNt? ¿Qué efecto tendría una mutación que cambiara la C del anticodón por una G?
- Cada posición de un codón puede ser ocupada por uno de cuatro posibles nucleótidos. ¿Cuál es el número mínimo de nucleótidos por codón necesarios para especificar los 20 aminoácidos típicos de las proteínas eucariontes?
- Con ayuda de la **figura 9.7**, traduce esta secuencia de nucleótidos en una secuencia de aminoácidos, comenzando desde la primera base:
 
$$5' \text{---GGUUUCUUGAAGAGA---} 3'$$
- Traduce la secuencia de bases de la pregunta anterior, pero ahora comenzando por la segunda base.
- El humo de los cigarrillos contiene al menos cincuenta y cinco diferentes químicos identificados como carcinogénicos (causantes de cáncer) por la Organización Internacional de Investigación sobre Cáncer (IARC, por sus siglas en inglés). Cuando estos carcinógenos entran al torrente sanguíneo, algunas enzimas los convierten en intermediarios químicos fáciles de excretar. Algunos de los intermediarios, sin embargo, se unen en forma irreversible al ADN. Propón una hipótesis sobre cómo fumar cigarrillos puede causar cáncer.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Transcripción; Procesamiento del ARN; El código genético; Estructura del ribosoma; Estructura de los ARNt; Traducción; Diferencias entre la síntesis de proteínas en procariontes y eucariontes; Sustituciones; Cambios en el marco de lectura.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Una revisión sobre lo que sabes acerca del desarrollo (sección 1.3) y control metabólico (5.5), te será útil mientras repasamos con mayor profundidad el concepto de expresión génica (9.2). Aplicarás tu conocimiento sobre la organización del ADN cromosómico (8.2) y mutaciones (9.6), mientras aprendes acerca de controles sobre la transcripción (9.3), traducción (9.5) y otros procesos que afectan la expresión génica. En el contexto de regulación génica en bacterias, revisarás carbohidratos (3.3) y fermentación (7.6).



### Regulación génica en eucariontes

En respuesta a cambios en las condiciones intracelulares y extracelulares, una gran variedad de moléculas y procesos modifican la expresión génica. La expresión génica selectiva puede también resultar en la diferenciación celular, proceso mediante el cual se especializan los linajes celulares.



### Mecanismos de regulación

Todas las células de un embrión heredan los mismos genes, pero durante el desarrollo comienzan a utilizar diferentes subconjuntos de ellos. La expresión localizada y ordenada de genes maestros da lugar al plan corporal de organismos pluricelulares complejos.



# 10 Regulación génica

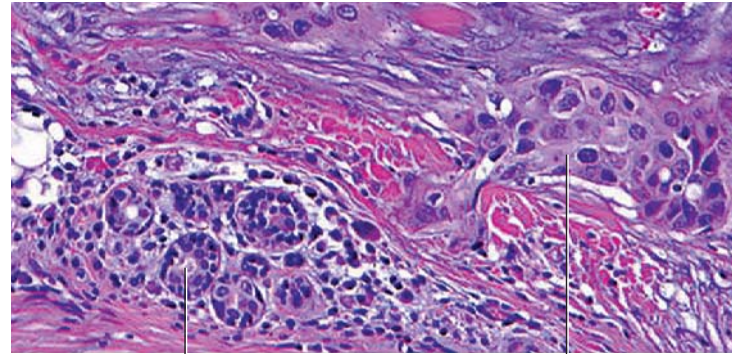
## 10.1 Entre tú y la eternidad

Estás en la universidad, con toda la vida por delante. El riesgo de que desarrolles cáncer es tan remoto como la vejez, una estadística abstracta fácil de olvidar. “Hay un momento en que todo cambia, cuando, de repente, la distancia total entre tú y la eternidad puede ser el ancho de dos dedos.” Estas palabras fueron escritas por Robin Shoulla después de ser diagnosticada, a los 17 años, con cáncer de mama. En la edad en que la mayoría de las mujeres jóvenes piensa en la escuela, amigos, fiestas y posibles carreras, Robin lidiaba con una mastectomía radical: la extirpación de un seno, incluidos los nodos linfáticos debajo del brazo y el músculo esquelético de la pared torácica bajo el seno. Robin suplicaba a su oncólogo no usar su vena yugular para quimioterapia y se preguntaba si sobreviviría para recibir el año siguiente (figura 10.1).

El lamentable caso de Robin se volvió parte de la estadística, uno de los más de 200 000 casos nuevos de cáncer diagnosticados cada año en Estados Unidos. Cerca de 5700 de esos casos corresponden a hombres y mujeres menores de 34 años de edad.

Cada segundo, millones de células en tu piel, médula ósea, pared del intestino, hígado y otras partes del cuerpo se dividen para reemplazar a sus predecesoras. Estas células no se dividen de forma aleatoria. La expresión génica tiene muchos mecanismos que regulan el crecimiento y la división celular. El cáncer se produce cuando estos mecanismos fallan. El **cáncer** es un proceso secuencial que consiste en el crecimiento y la división sin control de algunas células, lo cual ocasiona la desorganización de los tejidos del cuerpo. La densidad de población de las células cancerígenas suele ser demasiado alta porque se pierden los mecanismos que de manera normal evitan que las células superpueblen los tejidos. De no ser por la quimioterapia, la cirugía u otros procedimientos que erradican las células cancerígenas, éstas pueden llevar a un individuo hacia un doloroso camino hacia la muerte. Cada año, el cáncer causa entre 15 y 20 por ciento de todas las muertes humanas en los países desarrollados.

El cáncer suele comenzar con una mutación en un gen cuyo producto es parte de los estrictos mecanismos de control del crecimiento y la división celular. Estos procesos determinan cuándo y qué tan rápido son transcritos y traducidos los genes. La mutación puede ser heredada, o



células normales en grupos organizados

células cancerígenas en grupos desorganizados

**Figura 10.1** Un caso de cáncer de mama. Arriba, la micrografía muestra los agrupamientos irregulares de células en los conductos de leche de tejido del seno. Página anterior, Robin Shoulla. Exámenes de diagnóstico revelaron células anormales como éstas en su cuerpo.

puede ser nueva, por ejemplo cuando el ADN es dañado por agentes ambientales. Si la mutación modifica la proteína producto del gen, de tal manera que ésta ya no funciona en forma adecuada, se pierde un nivel de regulación sobre el crecimiento y la división celular. En varios capítulos del libro y en algunos otros de tu vida, considerarás el impacto de la regulación génica.

Robin Shoulla sobrevivió. Aunque la realización de una mastectomía radical es poco común en estos días (es menos desfigurante un procedimiento modificado), es la única opción cuando las células cancerígenas han invadido los músculos situados bajo el pecho. Fue la única opción para Robin. Al día de hoy, 17 años después, ella tiene lo que llama una vida normal: carrera, marido e hijos. Su meta como sobreviviente del cáncer: “Envejecer con el cabello gris y caderas ensanchadas, pero siempre sonriendo”.

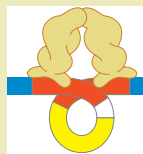
**cáncer** Enfermedad que se presenta cuando el crecimiento sin control de células del cuerpo altera de manera física y metabólica los tejidos.



### Ejemplos en eucariontes

En cada una de las células de las hembras de mamíferos, uno de los dos cromosomas X se encuentra inactivado. El cromosoma Y contiene un gen maestro

que causa que los caracteres masculinos se desarrollen en el feto humano. El desarrollo de la flor es orquestado por un conjunto de genes homeóticos.



### Regulación génica en bacterias

La regulación de los genes bacterianos dirige respuestas a cambios de corto plazo en disponibilidad de nutrientes y otros aspectos del ambiente. Los principales mecanismos de regulación o control génico permiten ajustes rápidos en la tasa de transcripción.

que causa que los caracteres masculinos se desarrollen en el feto humano. El desarrollo de la flor es orquestado por un conjunto de genes homeóticos.



## 10.2 Expresión génica en células eucariontes

- Los mecanismos de regulación génica gobiernan los tipos y cantidad de sustancias presentes en la célula en cada intervalo de tiempo definido.
- Vínculos a Fosforilación 5.3, Glucólisis 7.3, Histonas 8.2, Expresión génica 9.2, Promotores y transcripción 9.3, Traducción 9.5, Globina 9.6

Todas las células de tu cuerpo son descendientes del mismo cigoto, por lo cual contienen el mismo ADN y los mismos genes. Algunos de esos genes son transcritos por todas las células; dichos genes están relacionados con características estructurales y rutas metabólicas comunes en todas las células.

Por otra parte, casi todas las células de tu cuerpo están especializadas. La **diferenciación**, proceso mediante el cual las células se especializan, ocurre cuando los linajes celulares comienzan a expresar diferentes subconjuntos de genes. El tipo de genes que utiliza una célula determina las moléculas que ésta producirá, las cuales, a la vez, determinan el tipo de célula en que se convertirá.

Por ejemplo, la mayoría de las células de tu cuerpo expresa los genes que codifican enzimas de la glucólisis (sección 7.3), pero sólo los glóbulos rojos inmaduros utilizan los genes que codifican la globina (sección 9.6). Sólo las células de tu hígado expresan genes para enzimas que neutralizan ciertas toxinas.

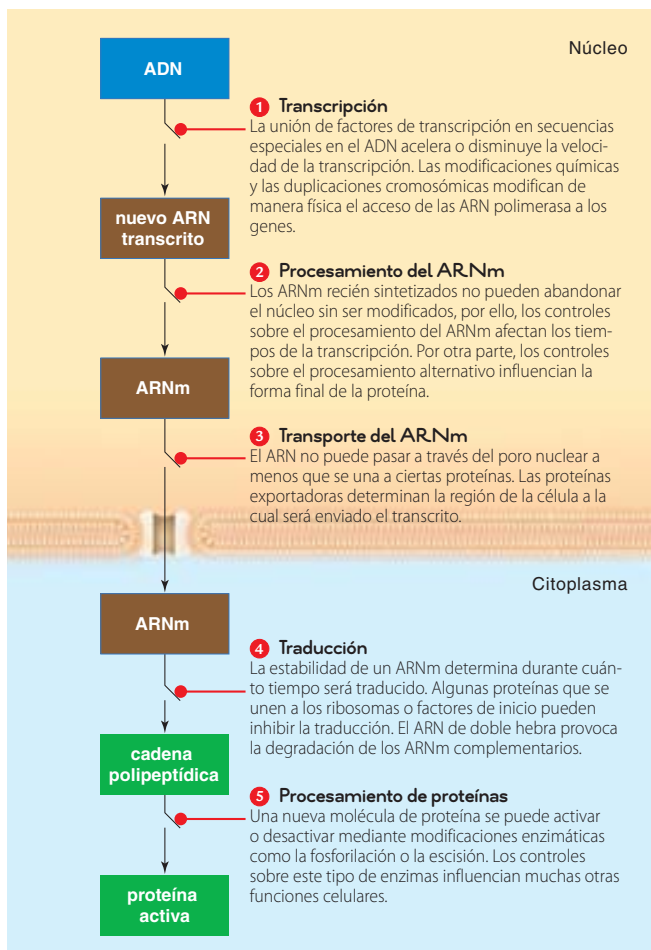


Figura 10.2 Animada Puntos de control sobre la expresión génica en eucariontes.

### potenciador

**Figura 10.3** Región hipotética de un cromosoma que contiene un gen. Las moléculas que afectan la tasa de transcripción del gen se unen a las secuencias del promotor (amarillo) o del potenciador (verde).

Es poco común que una célula utilice más de 10 por ciento de sus genes de manera simultánea. La identidad de los genes expresados en un tiempo dado depende de diversos factores, como las condiciones del citoplasma y fluido extracelular, así como del tipo de célula. Estos factores influyen sobre los mecanismos de regulación que rigen los pasos de la expresión génica, comenzando por la transcripción y culminando con la entrega de un producto de ARN o proteína a su destino final (figura 10.2). Estos mecanismos de control pueden ser procesos que inicien, potencien, retarden o detengan la expresión génica.

**Regulación de la transcripción** Muchos de los mecanismos de regulación afectan la velocidad de la transcripción de genes específicos a ARN 1. Aquellos que impiden la unión de la ARN polimerasa con su promotor cercano al gen, también impiden la transcripción del gen. Los mecanismos de regulación que facilitan la unión de la ARN polimerasa con el ADN aceleran la transcripción.

Algunos tipos de proteínas afectan la tasa de transcripción al unirse con secuencias de nucleótidos específicas en el ADN. Por ejemplo, un **activador** acelera la transcripción cuando se une a un promotor. Los activadores también pueden acelerar la transcripción al unirse con secuencias de ADN conocidas como **potenciadores**. Un potenciador es una secuencia de ADN que no tiene que encontrarse cerca de un gen, incluso puede localizarse en un cromosoma distinto (figura 10.3). Otro ejemplo son los **represores**, que retardan o detienen la transcripción cuando se unen a ciertas regiones en el ADN.

Las proteínas reguladoras, como los activadores o represores, son conocidas como **factores de transcripción**. Que un gen sea transcrito o no y la frecuencia con la cual se transcribe depende del tipo de factores de transcripción que se unen al ADN.

Las interacciones entre el ADN y las proteínas histonas que éste envuelve también afectan la transcripción. La ARN polimerasa sólo puede unirse al ADN si éste no está enlazado con las histonas (sección 8.2). La unión de grupos metilo ( $-\text{CH}_3$ ) causa que el ADN se enlace con fuerza alrededor de las histonas; por lo tanto, las moléculas de ADN metiladas evitan la transcripción.

El número de copias de un gen también afecta la velocidad con la que se sintetiza su producto. Por ejemplo, en algunas células, el ADN se copia de manera repetida, aunque no haya división citoplásmica entre replicaciones. El resultado es una célula con cromosomas politénicos, cada uno de los cuales está compuesto por cientos o miles de copias, de extremo a extremo, de la misma molécula de ADN. Todas las hebras de ADN contienen los mismos genes. La traducción de un gen, la cual ocurre de forma simultánea en todas las hebras idénticas de ADN, produce grandes cantidades de ARNm, el cual es traducido rápidamente en grandes cantidades de proteína. Los cromosomas politénicos son comunes en los ovocitos inmaduros de anfibios, en



los tejidos de almacenamiento de algunas plantas y en las glándulas salivales de larvas de insectos (figura 10.4).

**Procesamiento del ARNm** Como ya sabes, antes que los ARNm eucariontes sean exportados desde el núcleo son procesados: son empalmados y se les añade una caperuza y una cola poli-A (sección 9.3). Los mecanismos de regulación sobre estas modificaciones pueden afectar la forma de la proteína sintetizada y el tiempo en que aparecerá en la célula **2**. Por ejemplo, los mecanismos que determinan qué exones son eliminados del ARNm determinan el tipo de proteína que será traducida.

**Transporte del ARNm** El transporte del ARNm es otro punto de regulación **3**. En eucariontes, por ejemplo, la transcripción se realiza en el núcleo y la traducción en el citoplasma. Un ARN nuevo pasa a través de los poros de la membrana nuclear sólo si ha sido procesado de forma adecuada. Los mecanismos de regulación que retrasan el procesamiento, retardan también la presencia del ARNm en el citoplasma y, por lo tanto, retrasan su traducción.

También existen puntos de regulación que determinan la localización de un ARNm. Una secuencia corta de bases, cercana a la cola poli-A, funciona como un código postal. Un tipo de proteínas que se unen a esta secuencia, acarrea el ARNm a través del citoesqueleto y lo entrega al organelo o área del citoplasma especificado por la secuencia. Otras proteínas se unen a esa región que funciona como código postal y evitan que el ARNm sea traducido antes de alcanzar su destino final. La localización del ARNm permite que la célula crezca o se mueva en direcciones específicas. También es crucial para el desarrollo adecuado de los embriones.

**Regulación traduccional** Muchos de los puntos de regulación de la expresión génica eucarionte influyen sobre la traducción **4**. Varios de ellos regulan la producción o funcionamiento de varias moléculas que participan en la traducción. Otros afectan la estabilidad del ARNm: cuanto más dure un ARNm, más proteína puede producirse a partir de él. Algunas enzimas degradan el ARNm tan pronto como éste alcanza el citoplasma. Este veloz intercambio permite a la célula ajustar su síntesis de proteína rápidamente en respuesta a sus necesidades cambiantes. El tiempo de vida de un ARNm depende de su secuencia de bases, de la longitud de su cola poli-A y de las proteínas que se unen a él.

**activador** Proteína reguladora que aumenta la tasa de transcripción al unirse con un promotor o potenciador.

**diferenciación** Proceso mediante el cual las células se especializan.

**factor de transcripción** Proteína reguladora que influye la transcripción; por ejemplo, un activador o un represor.

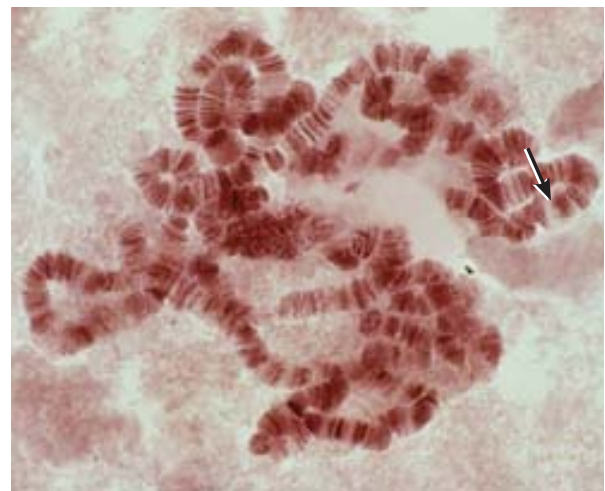
**potenciador** Sitio de unión en el ADN para proteínas que potencian la tasa de transcripción.

**represor** Proteína reguladora que impide la transcripción.

Un ejemplo distinto es el de los microARN que inhiben la traducción de algunos ARN. Una parte del microARN se pliega para formar una región de doble hebra consigo mismo. Mediante un proceso llamado interferencia de ARN, los ARN de doble hebra (incluidos los ARNmicro) son cortados en pequeños fragmentos que se unen a complejos de proteínas especializados. Si algún ARNm de la célula forma pares de bases con los pequeños fragmentos de ARN, será degradado por estos complejos especializados. Por lo tanto, la expresión de un microARN complementario en secuencia con un gen evitará la traducción de dicho gen.

### Modificación postraduccional

Muchas de las cadenas polipeptídicas sintetizadas deben ser modificadas para ser funcionales **5**. Por ejemplo, algunas enzimas son activas sólo si han sido fosforiladas (sección 5.3). Este tipo de modificaciones postraduccionales pueden inhibir, activar o estabilizar varias moléculas, incluidas las enzimas que participan en la transcripción y la traducción.



**Figura 10.4** Cromosomas politénicos en las células de glándulas salivales de moscas de la fruta. Estos cromosomas gigantes se forman por la replicación repetitiva, sin división celular, del ADN. Cada uno de estos cromosomas está formado por cientos o miles de copias de la misma hebra de ADN, alineadas lado a lado. Los sitios de transcripción se observan como "pufs" (indicadas por la flecha) en regiones donde el ADN se encuentra relajado.

### Para repasar en casa ¿Qué es el control génico?

- ▶ La mayoría de las células de los organismos pluricelulares se diferencian cuando comienzan a expresar un subconjunto único de sus genes. El tipo de genes que expresa una célula depende del tipo de organismo, su etapa de desarrollo y de condiciones ambientales.
- ▶ Varios mecanismos de regulación controlan todos los pasos que hay entre un gen y su producto.

## 10.3 Hay una mosca en mi investigación

- Los estudios en moscas de la fruta han revelado que los planes corporales son el resultado de patrones bien definidos de expresión génica en embriones.
- Vínculos a Desarrollo 1.3, Taxones 1.5, Genes 9.2

Por más de 100 años, *Drosophila melanogaster* ha sido el modelo seleccionado para un gran número de trabajos de investigación sobre expresión génica en eucariontes. ¿Por qué? Hay varias razones. La primera es que los costos de manutención de estos insectos, de tan sólo 3 milímetros de longitud, son muy bajos. Además, como el ciclo de vida de *D. melanogaster* es muy corto, las moscas se reproducen muy rápido. También la experimentación con insectos involucra pocos dilemas éticos, pues generalmente son vistos como plagas.

Varios descubrimientos importantes acerca de cómo los mecanismos de la regulación génica guían el desarrollo se han derivado de la investigación en *Drosophila*. Los descubrimientos son claves que nos permiten comprender procesos similares en humanos y en otros organismos que comparten una historia evolutiva.

### Genes homeóticos

Los **genes homeóticos** controlan la formación de partes específicas del cuerpo (ojos, piernas, segmentos y demás) durante el desarrollo de los embriones. Todos los genes homeóticos codifican factores de transcripción con un homeodominio, es decir, una región de alrededor de 60 aminoácidos capaz de unirse a un promotor o a otras secuencias de ADN en un cromosoma.

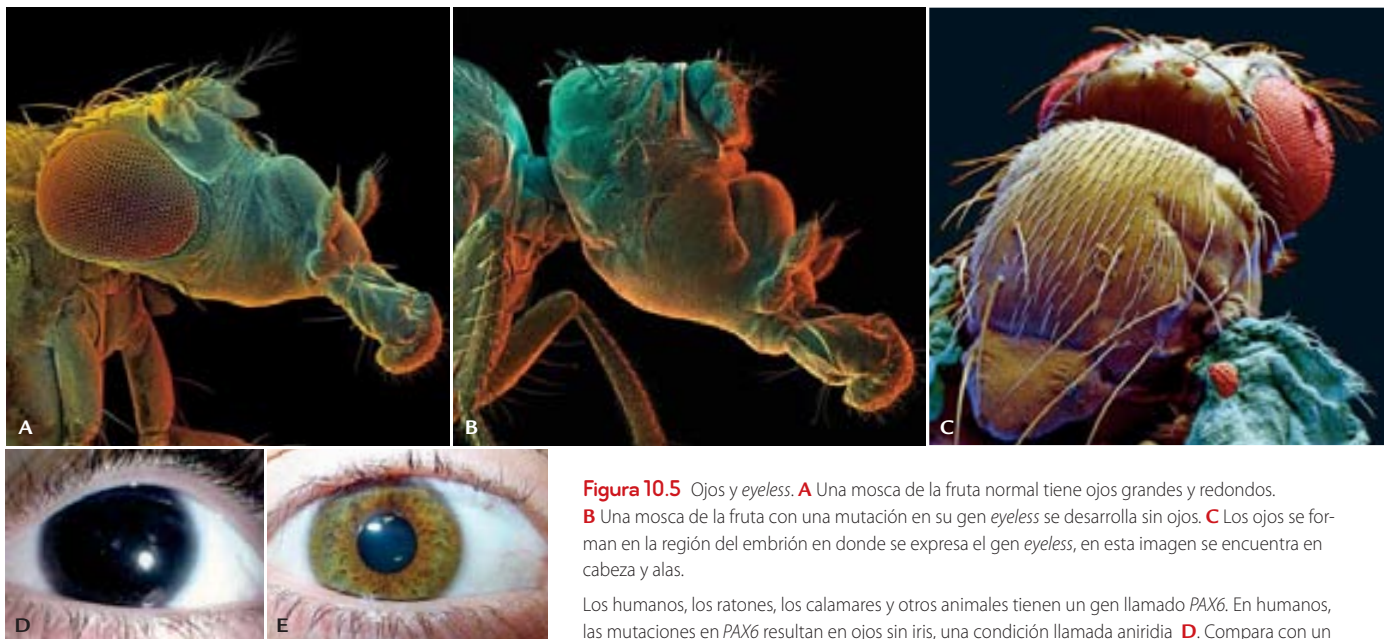
Los genes homeóticos son un tipo de genes maestros. Los productos de los **genes maestros** afectan la expresión de muchos otros genes. Estos genes son los responsables de dirigir y asegurar

que se realicen de manera correcta tareas tan complejas como la formación de un ojo durante el desarrollo embrionario.

Estos procesos comienzan durante las etapas tempranas del embrión, mucho antes de que se desarrollen las partes del cuerpo, cuando varios genes maestros son expresados en áreas definidas. Los productos de los genes maestros se distribuyen en gradientes de concentración a lo largo de todo el embrión. Dependiendo de en qué región de los gradientes se localicen, las células embrionarias comienzan a transcribir diferentes genes homeóticos. Como consecuencia, los productos de los genes homeóticos se sintetizan en áreas específicas del embrión. La distribución diferencial de los diferentes productos provoca que las células se distingan en tejidos que formarán estructuras específicas como las alas o la cabeza.

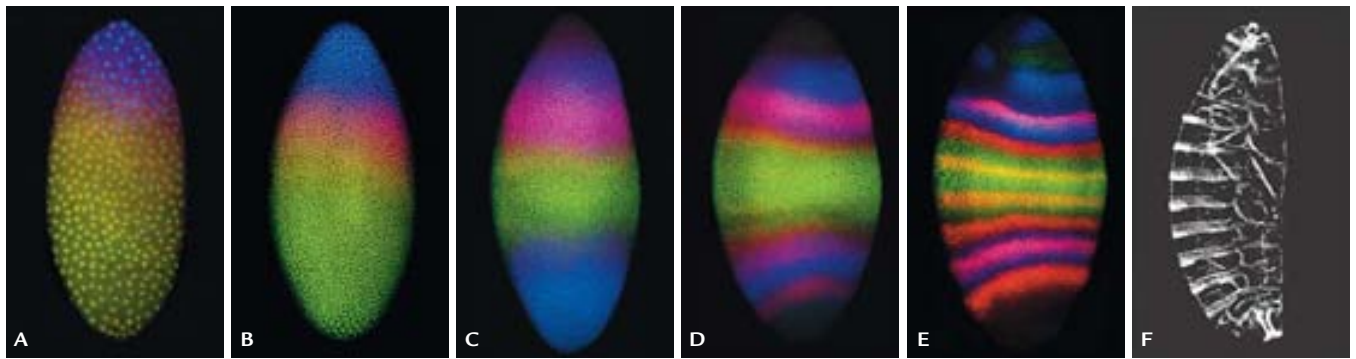
La función de muchos genes homeóticos ha sido descubierta mediante la manipulación de su expresión, uno a la vez. Los investigadores inactivan su expresión al introducir una mutación o eliminando por completo el gen, en un experimento llamado **bloqueo de genes**. Un organismo que contiene un gen bloqueado puede ser muy diferente de los individuos normales y esas diferencias son evidencia de la función del producto del gen faltante.

Los investigadores nombran los genes homeóticos con base en lo que ocurre en su ausencia. Por ejemplo, las moscas con mutaciones en el gen *eyeless* ("sin ojos") se desarrollan sin ojos (figura 10.5A,B). El gen *dunce* ("tonto") es necesario para el aprendizaje y memoria; las funciones de *wingless* ("sin alas"), *wrinkled* ("arrugado") y *minibrain* ("cerebro pequeño") las explica su traducción. El gen *tinman* ("hombre de hojalata") es necesario para el desarrollo del corazón. Las moscas con el gen *groucho* (por el bigote de *Groucho* Marx) mutado tienen muchas vellosidades sobre sus ojos. Otro gen es conocido con el nombre de *toll*, la palabra que exclamó el investigador alemán cuando lo descubrió (*toll* en alemán significa "¡fabuloso!").



**Figura 10.5** Ojos y *eyeless*. **A** Una mosca de la fruta normal tiene ojos grandes y redondos. **B** Una mosca de la fruta con una mutación en su gen *eyeless* se desarrolla sin ojos. **C** Los ojos se forman en la región del embrión en donde se expresa el gen *eyeless*, en esta imagen se encuentra en cabeza y alas.

Los humanos, los ratones, los calamares y otros animales tienen un gen llamado *PAX6*. En humanos, las mutaciones en *PAX6* resultan en ojos sin iris, una condición llamada aniridia. **D**. Compara con un iris normal **E**. El gen *PAX6* es tan similar a *eyeless* que si se expresa en embriones de mosca induce el desarrollo de ojos.



Los genes homeóticos controlan el desarrollo mediante el mismo mecanismo en todos los eucariontes, y varios de ellos son intercambiables entre diferentes especies. Por lo tanto, podemos deducir que evolucionaron en la mayoría de las células eucariontes ancestrales. Los homeodominios de diferentes especies difieren sólo en sustituciones conservativas, es decir, en aminoácidos que han sido reemplazados por otros con propiedades químicas similares.

Considera el gen *eyeless*. Los ojos de una mosca se forman en la región del embrión donde se expresa este gen, por lo general en tejidos de la cabeza. Si el gen *eyeless* se expresa en otra región del embrión en desarrollo, los ojos se formarán ahí (figura 10.5C). Los humanos, ratones, calamares, peces y otros animales tienen un gen llamado *PAX6*, que es muy similar al gen *eyeless* de las moscas. En humanos, las mutaciones en *PAX6* causan un trastorno ocular conocido como aniridia, que consiste en la falta o poco desarrollo del iris de una persona (figura 10.5D,E). El *PAX6* funciona en diferentes especies. Por ejemplo, si el gen *PAX6* de un humano o de un ratón se expresa en moscas mutantes del gen *eyeless*, tendrá el mismo efecto que si *eyeless* estuviera presente: se desarrolla un ojo en la región del cuerpo donde se expresó el gen. Este tipo de estudios son evidencia de que animales tan distantes, en términos morfológicos y evolutivos, provienen de un ancestro común.

### Afinando detalles del plan corporal

Conforme un embrión se desarrolla, sus células diferenciadas forman tejidos, órganos y partes del cuerpo. Algunas células que de forma alternada migran y se adhieren a otras células, se diferencian en nervios, vasos sanguíneos u otras estructuras que se desarrollan entre los tejidos. Este tipo de eventos completa los detalles del cuerpo y todos ellos son dirigidos por cascadas de expresión bajo el control de genes maestros.

El **patrón de formación** es el proceso mediante el cual un conjunto de procesos locales que ocurren en un embrión,

**bloqueo (knockout) de genes** Experimento en el cual se inactiva de manera deliberada un gen de un organismo vivo.

**patrón de formación** Proceso del desarrollo embrionario mediante el cual se forma un cuerpo complejo a partir de procesos locales.

**gen homeótico** Tipo de gen maestro cuya expresión controla la formación de partes específicas del cuerpo.

**gen maestro** Gen que codifica un producto que afecta la expresión de muchos otros genes.

**Figura 10.6** La segmentación en las moscas permite entender cómo el control de la expresión génica conduce al desarrollo de un individuo. La expresión de genes maestros distintos se muestra a través de imágenes de microscopía de fluorescencia de embriones completos de *Drosophila* en etapas sucesivas de su desarrollo. Los puntos brillantes son núcleos celulares.

**A, B** El gen maestro *even-skipped* se expresa (rojo) sólo donde se superponen dos de los productos génicos maternos (azul y verde).

**C-E** Los productos de varios genes maestros, incluyendo los dos mostrados en verde y azul, confinan la expresión del gen *even-skipped* (rojo) en siete franjas definidas del embrión.

**F** Al día siguiente, se desarrollan siete segmentos en las zonas que corresponden a dichas franjas.

dan lugar a la formación de un cuerpo complejo. Un patrón de formación comienza cuando los ARNm maternos son enviados hacia los extremos opuestos de un óvulo no fertilizado mientras se desarrolla. Una vez localizados, los ARNm maternos son traducidos de inmediato después de la fertilización y sus productos proteínicos se difunden formando gradientes a lo largo del embrión. Las células del embrión en desarrollo traducen diferentes genes maestros dependiendo de la región de los gradientes en que se localicen. Las proteínas traducidas a partir de los genes maestros también forman patrones que se superponen. Las células que se encuentran en estos gradientes también pueden expresar otros genes maestros.

Durante el desarrollo, la expresión génica regional resulta en un mapa de tres dimensiones que consiste en la sobreposición de gradientes de concentración de los productos de genes maestros. Este mapa se modifica de forma continua porque los genes maestros activos cambian con el transcurso del tiempo. Algunos productos de los genes maestros inducen la diferenciación de células no diferenciadas, lo que concluye en la formación de tejidos especializados. La formación de segmentos del cuerpo en un embrión de mosca es un ejemplo de cómo actúan los patrones de formación (figura 10.6).

### Para repasar en casa ¿Qué mecanismos regulan la expresión génica?

- La investigación en moscas de la fruta ha producido hallazgos muy importantes sobre los mecanismos de regulación génica en eucariontes.
- El desarrollo de los embriones es orquestado por cascadas de expresión de genes maestros.
- La expresión de genes homeóticos durante el desarrollo dirige la formación de partes específicas del cuerpo. Los genes homeóticos que realizan funciones similares en taxones distintos son una evidencia de la existencia de ancestros comunes.



## 10.4 Algunas consecuencias de la regulación génica

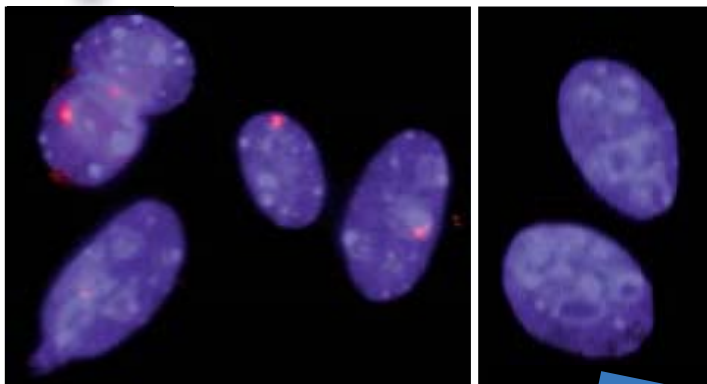
- › La expresión selectiva de genes resulta en diferentes caracteres.
- ◀ Vínculos a Cromosomas y determinación sexual 8.2, Mutaciones 9.6

Muchos de los caracteres distintivos de los humanos y de otros organismos eucariontes surgen como consecuencia de la regulación de la expresión génica, como ilustran los siguientes ejemplos.

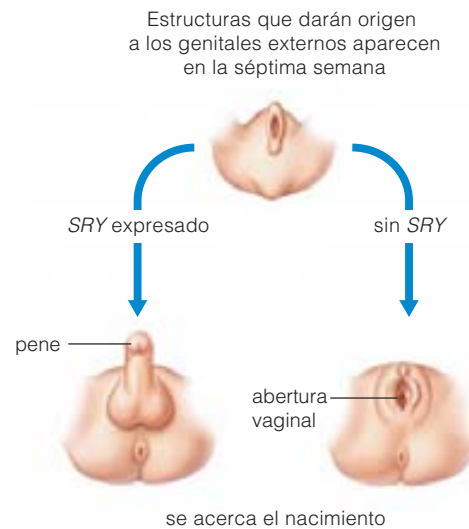
### Inactivación del cromosoma X

En humanos y en otros mamíferos, cada una de las células femeninas contiene dos cromosomas X, uno heredado de la madre y otro del padre. Uno de los dos cromosomas X es condensado de manera compacta (figura 10.7). Estos cromosomas condensados son conocidos como “cuerpos de Barr”, en reconocimiento a su descubridor Murray Barr. La ARN polimerasa es incapaz de acceder a la mayoría de los genes en los cromosomas condensados. Esta **inactivación del cromosoma X** asegura que sólo uno de los dos cromosomas X de una célula femenina esté activo. De acuerdo con la teoría de la **dosis de compensación**, la inactivación iguala la expresión de genes del cromosoma X entre los dos sexos. Las células masculinas de mamíferos (XY) tienen un solo conjunto de genes del cromosoma X. Las células femeninas (XX) tienen dos conjuntos, pero sólo expresan uno de ellos. El desarrollo normal de los embriones femeninos depende de la realización de este tipo de procesos de regulación.

La inactivación del cromosoma X ocurre cuando un embrión es un conglomerado de alrededor de 200 células. En humanos y otros mamíferos, ocurre de manera independiente en cada célula del embrión femenino. Es decir, en algunas células puede estar inactivado el cromosoma X materno, mientras que en otras el inactivado puede ser el paterno. Una vez que se hace la selección en una de las células, toda su descendencia tendrá la misma selección, conforme continúe dividiéndose y formando tejidos. Como resultado de la inactivación, un mamífero femenino adulto es un “mosaico”



**Figura 10.7** Inactivación del cromosoma X. Los cuerpos de Barr se observan como puntos rojos en el núcleo de cuatro células XX del lado izquierdo. Compara los núcleos de las dos células XY del lado derecho.



**Figura 10.8** Desarrollo de órganos reproductivos en un embrión humano. Un embrión humano en su etapa temprana no ha definido su sexo. La expresión génica determina qué tipo de órganos reproductivos desarrollará.

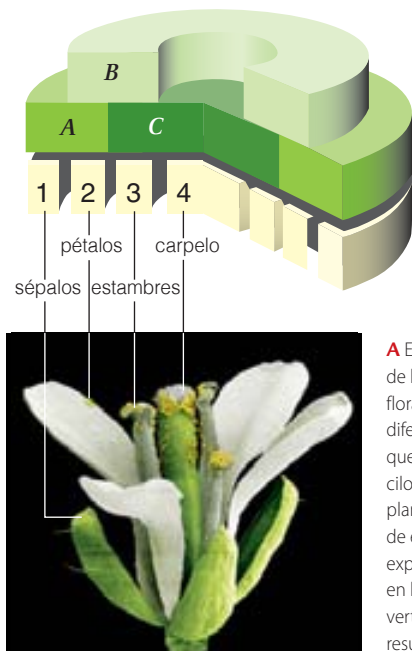
Un embrión XY desarrollará testículos, gónadas masculinas que secretan testosterona como consecuencia de la expresión del producto del gen *SRY*. La testosterona es responsable también del desarrollo de otros caracteres masculinos. En un embrión XX, los ovarios se desarrollan en ausencia del cromosoma Y y del gen *SRY*.

en lo que respecta a la expresión de genes del cromosoma X. Es decir, existen porciones de tejido en donde se expresan genes del cromosoma X materno y porciones en donde se expresan los genes del cromosoma X paterno.

¿Cómo se inactiva sólo uno de los dos cromosomas X? Un gen del cromosoma X llamado *XIST* es el responsable de la selección. Este gen se transcribe en sólo uno de los dos cromosomas X. El producto del gen es un ARN largo que se adhiere al cromosoma que expresa el gen. El ARN envuelve al cromosoma y provoca que se condense en un cuerpo de Barr. Por lo tanto, la transcripción del gen *XIST* evita que se transcriban los genes de este cromosoma. El otro cromosoma no expresa el gen *XIST*, por lo tanto no es envuelto por el ARN y sus genes pueden ser transcritos. Aún no sabemos cómo es que la célula decide cuál de los dos cromosomas expresará su gen *XIST*.

### Determinación del sexo masculino en humanos

El cromosoma X humano contiene 1336 genes. Algunos de esos genes están asociados con caracteres sexuales, como la distribución de grasa y cabello. Sin embargo, la mayoría de ellos dirigen caracteres no sexuales, como la coagulación sanguínea y la percepción del color. Este tipo de genes se expresa tanto en individuos masculinos como femeninos. Recuerda que los masculinos heredan un cromosoma X de la madre.



**A** El patrón de expresión de los genes de identidad floral *A*, *B* y *C* afecta la diferenciación de células que crecen en los verticilos de la punta de una planta. Los productos de estos genes guían la expresión de otros genes en las células de cada verticilo, que dan como resultado una flor.



**B** Mutaciones en los genes *ABC* de *Arabidopsis* ocasionan flores malformadas.

Parte superior izquierda y derecha: las mutaciones del gen *A* conducen a la formación de flores sin pétalos y sin estructuras que reemplacen los pétalos faltantes.

Parte inferior izquierda: mutaciones en el gen *B* conducen al desarrollo de flores con sépalos, en lugar de pétalos.

Parte inferior derecha: mutaciones en el gen *C* conducen a flores con pétalos, en lugar de sépalos y carpelos. Compara con la flor normal en **A**.

**Figura 10.9 Animada** Control de la formación floral, revelada por mutaciones en *Arabidopsis thaliana*.

El cromosoma humano Y contiene sólo 307 genes, entre ellos el gen *SRY*, el gen maestro para la determinación sexual en mamíferos. Su expresión en embriones XY desencadena la formación de testículos o gónadas masculinas (figura 10.8). Algunas de las células de estos órganos reproductivos masculinos producen testosterona, una hormona sexual que controla el surgimiento de caracteres sexuales secundarios, como el vello facial, mayor musculatura y la voz grave. Sabemos que el *SRY* es el gen maestro que controla el desarrollo de caracteres sexuales masculinos, porque mutaciones en él causan que individuos XY desarrollen genitales externos que a simple vista parecen órganos femeninos. Un embrión XX no tiene cromosoma Y y, por lo tanto, tampoco gen *SRY*, ni mucho menos testosterona; como consecuencia, se desarrollan órganos reproductivos femeninos (ovarios), en lugar de testículos. Los ovarios producen estrógenos y otras hormonas sexuales que dirigen el desarrollo de caracteres sexuales femeninos, como los senos y depósitos de grasa alrededor de caderas y muslos.

## Formación floral

Cuando es tiempo de que una planta desarrolle una flor, las poblaciones de células, que de otra manera darían lugar a hojas, se diferencian en las partes de una flor: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. ¿Cómo ocurre este cambio? Los estudios sobre mutaciones en la *Arabidopsis thaliana* mostraron cómo ocurre la especialización de las partes de la flor. Tres conjuntos de genes maestros

**dosis de compensación** Teoría que propone que la inactivación del cromosoma X iguala la expresión génica entre individuos masculinos y femeninos.

**inactivación del cromosoma X** Cese de la actividad de uno de los dos cromosomas X de las células de hembras de mamíferos.

denominados *A*, *B* y *C* conducen el proceso de la formación floral. Estos grupos de genes se encienden dando respuesta a estímulos ambientales, como cambios estacionales en la duración de la noche, como verás en la sección 27.9.

En la punta de un brote, las células forman verticilos de tejido, uno sobre otro, como las capas de una cebolla. Las células de cada verticilo dan lugar a diferentes tejidos dependiendo de cuál de los genes *ABC* se activen (figura 10.9A). En el verticilo exterior, sólo los genes *A* son expresados y sus productos desencadenan eventos que conducen a la formación de los sépalos. Las células del verticilo adyacente expresan los genes *A* y *B*, dando origen a los pétalos. Las células del siguiente verticilo expresan los genes *B* y *C*, dando lugar a los estambres, las estructuras que producen las células reproductivas masculinas. Las células del verticilo más interno sólo expresan los genes *C* y son los precursores de los carpelos, las estructuras que producen células reproductivas femeninas. Los efectos fenotípicos de las mutaciones en los genes *ABC* apoyan este modelo (figura 10.9B).

### Para repasar en casa ¿Cuáles son algunos ejemplos de mecanismos de regulación génica en eucariotes

- ▶ La inactivación del cromosoma X balancea la expresión de los genes localizados en el cromosoma X entre mamíferos femeninos (XX) y masculinos (XY). El balance es vital para el desarrollo adecuado de embriones femeninos.
- ▶ En mamíferos, la expresión del gen *SRY* desencadena el desarrollo de caracteres masculinos.
- ▶ La regulación génica también guía la formación floral. Los genes maestros *ABC* que son expresados de manera diferencial en tejidos del brote, conducen el desarrollo de las partes de la flor.

## 10.5 Regulación génica en bacterias

- › La regulación de la expresión génica en bacterias se realiza en especial al ajustar la tasa de transcripción.
- ◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3, Controles sobre el metabolismo 5.5, Fermentación láctica 7.6

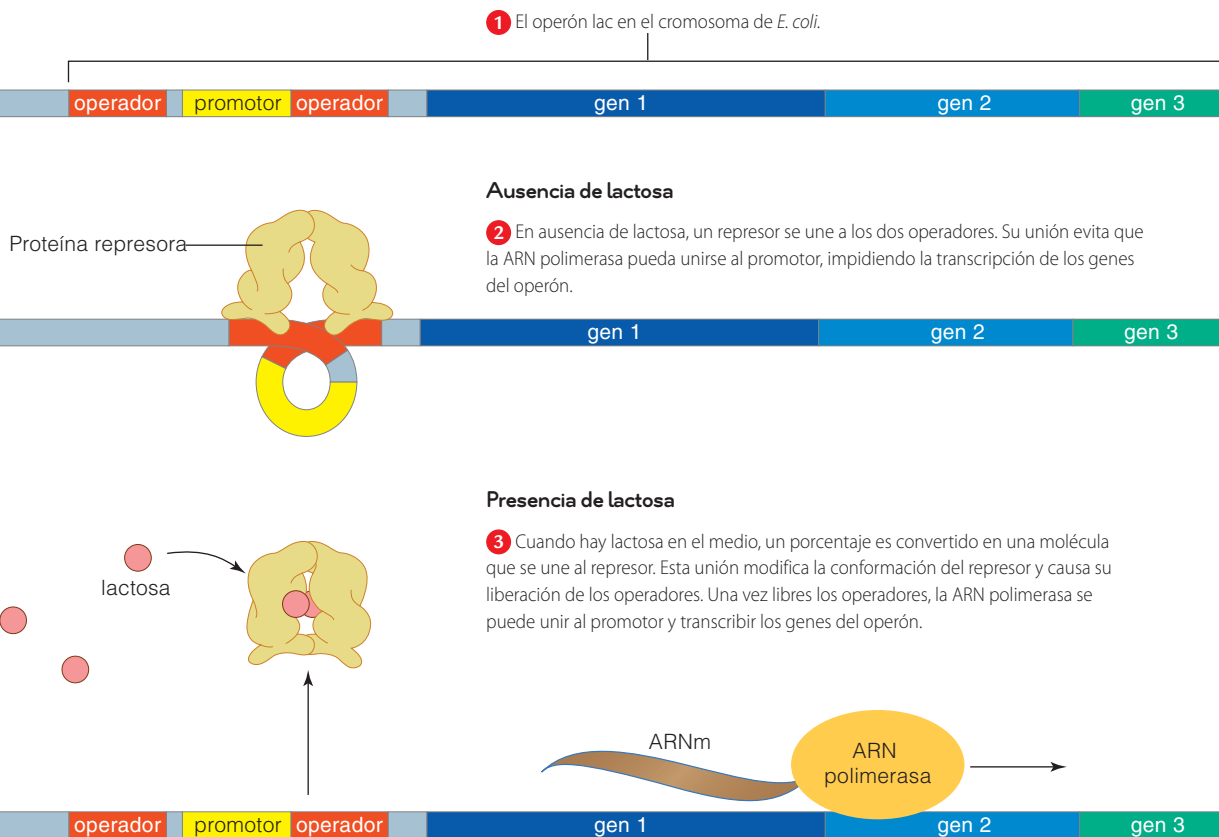
Bacterias y arqueas no experimentan procesos del desarrollo que las conviertan en organismos pluricelulares, por ello, estas células no utilizan genes maestros. Sin embargo, sí tienen mecanismos de regulación génica. Al ajustar la expresión de sus genes, pueden responder a los cambios en las condiciones ambientales. Por ejemplo, cuando un cierto nutriente está disponible, la célula bacteriana comenzará a transcribir genes, cuyos productos permiten a la célula asimilar dicho nutriente. Cuando el nutriente se agota, la transcripción de esos genes se detiene. De esta forma, la célula no desperdicia energía ni recursos, sintetizando productos de genes que no son necesarios en un momento determinado.

Las bacterias, ante todo, regulan su expresión génica al ajustar la tasa de transcripción. Los genes que son utilizados de manera conjunta por lo general se localizan en la misma región del cromosoma, uno seguido del otro. Todos ellos son transcritos

juntos en una única cadena de ARN, por lo cual su transcripción se puede controlar en un solo paso.

### El operón lactosa

*Escherichia coli* habita en el intestino de mamíferos, en donde se alimenta de los nutrientes que viajan por el tracto digestivo. Su carbohidrato predilecto es la glucosa, pero puede utilizar otros azúcares, como la lactosa de la leche. Para extraer la subunidad de glucosa de la lactosa, las células de *E. coli* utilizan un conjunto de tres enzimas. Sin embargo, a menos de que haya lactosa en el intestino, *E. coli* mantiene apagados los genes de esas tres enzimas. Un solo promotor controla los tres genes. Flanqueando al promotor se encuentran dos **operadores**, regiones de ADN que sirven como sitio de unión para un represor. (Recuerda que los represores detienen la transcripción.) Un **operón** consta de un promotor y uno o más operadores que controlan la transcripción de varios genes de manera colectiva. Los operones son comunes en bacterias, arqueas y eucariontes. El que controla el metabolismo de lactosa en *E. coli* se llama operón lac (figura 10.10 1).



**Figura 10.10 Animada** Ejemplo de regulación génica en bacterias: el operón lactosa en un cromosoma bacteriano. El operón está formado por un promotor flanqueado por dos operadores y por tres genes que codifican enzimas que metabolizan lactosa.

›› **Adivina:** ¿A qué parte del operón se une la ARN polimerasa cuando hay lactosa en la célula?

Respuesta: Al promotor.



Cuando no hay lactosa, los represores del operón lac se unen al ADN de *E. coli* y mantienen apagados los genes cuyos productos metabolizan lactosa. Una molécula represora se une a los dos operadores, de tal manera que la región del ADN en donde se localiza el promotor se tuerce para formar un asa **2**. La ARN polimerasa no puede unirse al promotor torcido y, por lo tanto, no puede transcribir los genes del operón.

Cuando la lactosa está en el intestino, algunas moléculas son convertidas a alolactosa, otro tipo de azúcar. La alolactosa se une al represor y cambia su conformación. El represor alterado ya no puede unirse a los operadores. La forma de asa del ADN se desdobla y el promotor ahora es accesible para la ARN polimerasa, la cual inicia la transcripción **3**.

Las células de *E. coli* necesitan más enzimas para metabolizar la lactosa que la glucosa, es decir, para ellas es más eficiente utilizar glucosa. En consecuencia, cuando ambos azúcares coinciden en la célula, *E. coli* agotará primero la glucosa disponible antes de activar el metabolismo de lactosa.

## Intolerancia a la lactosa

Al igual que los infantes de otros mamíferos, los niños humanos beben leche. Las células de la pared del intestino delgado secretan lactasa, una enzima que corta la lactosa de la leche en sus subunidades de monosacáridos. En la mayoría de las personas, la producción de lactasa comienza a declinar a partir de los cinco años de edad.

A partir de ese momento, se vuelve cada vez más difícil digerir la lactosa de los alimentos, una condición denominada intolerancia a la lactosa. Debido a que la lactosa no es absorbida de forma directa por el intestino, la que no ha sido metabolizada en el intestino delgado pasa al intestino grueso, en donde habitan *E. coli* y otras bacterias. En respuesta a los suministros abundantes en azúcares, estos organismos encienden sus operones lac. En el intestino se acumulan productos de las diferentes reacciones de fermentación, como dióxido de carbono, metano, hidrógeno y otros gases. La acumulación de gases dilata las paredes del intestino y causa dolor. Los otros productos de su metabolismo (carbohidratos no digeridos) alteran el equilibrio entre el agua y solutos dentro del intestino grueso, provocando diarrea. No todas las personas son intolerantes a la lactosa, algunas de ellas tienen una mutación en uno de los genes responsables de apagar la expresión de la lactasa. Estas personas producen suficiente lactasa para continuar digiriendo leche sin ningún problema durante su vida adulta.

**operador** Parte de un operón; un sitio de unión para un represor en el ADN.

**operón** Grupo de genes adyacentes a una secuencia de ADN que funciona como promotor-operador y que controla su transcripción.

## Entre tú y la eternidad (una vez más)

Las mutaciones en algunos genes predisponen a los individuos a que desarrollen algunos tipos de cáncer. Los genes supresores de tumores son nombrados de acuerdo con los tumores que más probablemente ocurren cuando estos genes están mutados. Dos ejemplos son los genes *BRCA1* y *BRCA2*: una versión mutada de cualquiera de los dos genes es encontrada en forma habitual en células de cáncer de mama y ovarios. Puesto que las mutaciones en genes como *BRCA* pueden ser heredadas, el cáncer no sólo es una enfermedad de la vejez, tal como lo ilustra la historia de Robin Shoulla. Robin es una de las personas desafortunadas cuyos cromosomas presentan mutaciones en ambos genes.



Si uno de los dos genes *BRCA* muta en una de las tres formas particularmente peligrosas, una mujer tiene 80 por ciento de probabilidades de desarrollar cáncer de mama antes de los 60 años. Los genes *BRCA* son genes maestros cuyos productos proteínicos ayudan a mantener la estructura y número de cromosomas en una célula que se divide. Las múltiples funciones de estas proteínas aún permanecen sin descifrarse. Sabemos que participan en la reparación del daño al ADN (sección 8.6), por lo cual las mutaciones que alteren dicha función también modificarán la capacidad de las células para reparar su ADN. La probabilidad de que las mutaciones se acumulen aumenta, lo cual abre paso a la posible formación de cáncer.

Las proteínas que codifican los genes *BRCA* también se unen a los receptores de las hormonas estrógeno y progesterona, las cuales son abundantes en las células del tejido de senos y ovarios. La unión de estas proteínas suprime la transcripción de los genes de factores del crecimiento en estas células. Entre otras cosas, los factores del crecimiento estimulan la división celular durante ciclos normales de renovación de los tejidos de senos y ovarios. Cuando una mutación modifica un gen *BRCA*, su producto ya no puede unirse a los receptores de hormonas y las células producen un exceso de factores del crecimiento. La división celular se sale de control y el crecimiento del tejido se vuelve desorganizado. En otras palabras, se desarrolla el cáncer.

Dos grupos de investigadores, uno en el Instituto Dana-Farber del Cáncer, en Harvard y otro en la Universidad de Milán, recientemente encontraron que el RNA producto del gen *XIST* se localiza de forma anormal en las células de cáncer de mama. En estas células, ambos cromosomas X son activos. Tiene sentido que dos cromosomas X activos estén relacionados con la expresión génica anormal, pero la razón por la cual el RNA producto de un gen *XIST* sin mutaciones no se localiza de manera adecuada en las células cancerígenas sigue siendo un misterio.

Las mutaciones en el gen *BRCA1* pueden ser parte de la respuesta. Los investigadores de Harvard encontraron que la proteína que codifica el gen *BRCA1* se asocia de forma física con el producto de ARN del gen *XIST*. Al restaurar las funciones del producto génico de *BRCA1* en células cancerígenas, lograron restaurar la localización adecuada del ARN de *XIST* y, por lo tanto, la inactivación del cromosoma X.

**¿Cómo votarías?** Algunas mujeres con alto riesgo de desarrollar cáncer de mama optan por una extirpación preventiva del seno. Sin embargo, algunas de ellas nunca hubieran desarrollado cáncer. ¿Debe restringirse la cirugía para el tratamiento de cáncer? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

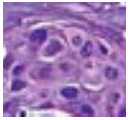
\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Para repasar en casa ¿Las bacterias controlan su expresión génica?

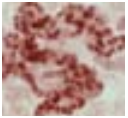
► En las bacterias, los principales mecanismos de control regulan la transcripción en respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes y otras condiciones extracelulares.



## Resumen



**Sección 10.1** Los controles sobre la expresión génica son parte fundamental del desarrollo embrionario y del funcionamiento adecuado de los cuerpos pluricelulares. Cuando un mecanismo de regulación génica falla como consecuencia de mutaciones, puede conducir al desarrollo de **cáncer**.



**Sección 10.2** Los genes que expresa una célula dependen del tipo de organismo, el tipo de célula, los factores al interior y exterior de la célula, y en las especies pluricelulares complejas, de la etapa del desarrollo del organismo.

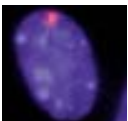
Los mecanismos que regulan la expresión génica mantienen la homeostasis en todos los organismos. También dirigen el desarrollo en los eucariontes pluricelulares. Todas las células de un embrión comparten los mismos genes. Los linajes celulares se diferencian durante el desarrollo, conforme van utilizando diferentes subconjuntos de genes, en un proceso llamado **diferenciación**. Las células especializadas forman tejidos y órganos en los adultos.

Diferentes moléculas y procesos dirigen cada paso entre la transcripción de un gen y la entrega de su producto a su destino final. La mayoría de los mecanismos de regulación génica opera a nivel de la transcripción; los **factores de transcripción**, como **activadores** y **represores**, influyen en la transcripción al unirse a promotores, **potenciadores** y otras secuencias en el ADN cromosómico.



**Sección 10.3** Los **bloqueos (knockouts) de genes homeóticos** en moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*) revelaron que los controles locales sobre la expresión génica guían el desarrollo de todos los cuerpos pluricelulares complejos, en un proceso denominado

**patrón de formación**. Diversos **genes maestros** se expresan en diferentes regiones durante el desarrollo de un embrión. Sus productos se difunden a través del embrión y afectan la expresión de otros genes maestros, los cuales, a su vez, afectan la expresión de otros, etc. Estas cascadas de productos de genes maestros forman un mapa espacial dinámico de gradientes que se superponen en distintas regiones del embrión. Las células se diferencian de acuerdo con su localización en el mapa.



**Sección 10.4** En las hembras de mamíferos, la mayoría de los genes de uno de los dos cromosomas X está inaccesible de manera permanente. La **inactivación del cromosoma X** mantiene el equilibrio de la expresión génica entre los sexos. Esta **dosis de compensación** surge porque el gen *XIST* sólo es transcrito en uno de los dos cromosomas X. El ARN, producto del gen, inactiva el cromosoma que lo transcribe.

Estudios sobre mutaciones en *Arabidopsis thaliana* demostraron que tres conjuntos de genes maestros (*A*, *B* y *C*) guían la diferenciación celular en los verticilos de los brotes florales; como consecuencia se forman sépalos, pétalos, estambres y carpelos.



**Sección 10.5** Las células bacterianas no tienen una gran complejidad estructural y no experimentan procesos de desarrollo. Como respuesta a cambios ambientales y, en particular, a cambios en la disponibilidad de nutrientes, la mayoría de sus mecanismos de regulación génica ajusta de manera reversible la tasa de transcripción. Los **operones** son ejemplos de control génico en bacterias. El operón lactosa gobierna la

expresión de tres genes, cuyos tres productos permiten que la bacteria metabolice lactosa. Los dos **operadores** que flanquean el promotor son sitios de unión para el represor que bloquea la transcripción.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- La expresión de un gen puede depender del (las) \_\_\_\_\_.
  - tipo de organismo
  - condiciones ambientales
  - tipo de célula
  - todas las anteriores
- La expresión génica en células de organismos eucariontes pluricelulares complejos cambia en respuesta a \_\_\_\_\_.
  - condiciones extracelulares
  - productos de los genes maestros
  - operones
  - a y b
- La unión de los \_\_\_\_\_ a los \_\_\_\_\_ en el ADN puede aumentar la tasa de transcripción de genes específicos.
  - activadores; promotores
  - activadores; potenciadores
  - represores; operadores
  - a y b
- Las proteínas que influyen en la expresión génica al unirse al ADN se conocen como \_\_\_\_\_.
  - activadores; promotores
  - represores; operadores
  - activadores; potenciadores
  - a y b
- Los cromosomas politénicos se forman en algunos tipos de células, las cuales \_\_\_\_\_.
  - tienen muchos cromosomas
  - producen una gran cantidad de proteína
  - se están diferenciando
  - b y c son correctas
- Los mecanismos de regulación génica en eucariontes controlan \_\_\_\_\_.
  - la transcripción
  - el procesamiento de ARN
  - el transporte de ARN
  - la degradación de ARNm
  - la traducción
  - la modificación sobre las proteínas
  - desde a hasta e
  - todas las anteriores
- Los mecanismos de regulación génica en eucariontes guían \_\_\_\_\_.
  - la selección natural
  - la disponibilidad de nutrientes
  - el desarrollo
  - todos los anteriores
- La expresión de los genes *ABC* \_\_\_\_\_.
  - se realiza en capas
  - controla la formación floral
  - causa mutaciones en flores
  - a y b
- La diferenciación celular \_\_\_\_\_.
  - ocurre en todos los organismos pluricelulares complejos
  - requiere genes específicos en células diferentes
  - involucra la expresión génica selectiva
  - a y c
  - todas las anteriores
- Durante la inactivación del cromosoma X \_\_\_\_\_.
  - se apagan las células femeninas
  - el ARN se une a los cromosomas
  - se forman pigmentos
  - a y b
- Una célula con un cuerpo de Barr es \_\_\_\_\_.
  - una bacteria
  - una célula sexual
  - de un mamífero femenino
  - una célula infectada por el virus de Barr

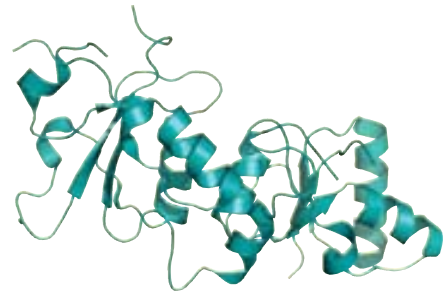
## Mutaciones en los genes *BRCA* de mujeres diagnosticadas con cáncer de mama

Tratar de encontrar una correlación entre mutaciones específicas que causan cáncer y el riesgo de mortalidad en humanos es un gran reto; en parte, porque cada paciente de cáncer recibe el tratamiento más adecuado para la etapa de su enfermedad, porque no existen pacientes de cáncer que sean “controles sin tratamiento” pero, sobre todo, porque las ideas acerca de qué tratamiento es el mejor cambian muy rápido, junto con el desarrollo y disponibilidad de nuevos medicamentos.

La **figura 10.11** muestra los resultados de un estudio realizado por Pal Moller y colaboradores en el 2007. Los investigadores buscaron mutaciones en los genes *BRCA* de 442 mujeres quienes habían sido diagnosticadas con cáncer de mama. Siguieron su tratamiento y progreso durante varios años.

Todas las mujeres que participaron en el estudio tenían al menos dos parientes cercanos con el mismo padecimiento, por lo que su riesgo de desarrollar cáncer debido a factores hereditarios (como una mutación en *BRCA*) fue estimado como mayor que los de la población en general.

- De acuerdo con este estudio, ¿cuál es el riesgo de muerte a causa de cáncer para una mujer que tiene dos parientes cercanos con cáncer de mama?
- ¿Cuál es su riesgo de morir de cáncer si ella tiene una mutación en el gen *BRCA1*?
- De acuerdo con estos resultados, ¿en los casos de cáncer de mama, son más peligrosas las mutaciones en *BRCA1* o en *BRCA2*?
- ¿Qué otros datos necesitarías para llegar a una conclusión acerca de la eficiencia de la mastectomía u ooforectomía preventivas?



	<i>BRCA1</i>	<i>BRCA2</i>	Sin mutaciones en <i>BRCA</i>	Total
Número total de pacientes	89	35	318	442
Edad promedio de diagnóstico	43.9	46.2	50.4	
Mastectomía preventiva	6	3	14	23
Ooforectomía preventiva	38	7	22	67
Número de muertes	16	1	21	38
Porcentaje de muertes	18.0	2.8	6.9	8.6

**Figura 10.11** Resultados de un estudio realizado en el 2007, sobre las mutaciones en los genes *BRCA* en mujeres diagnosticadas con cáncer de mama. Todas las mujeres del estudio tenían un historial familiar de la enfermedad.

Algunas de las mujeres se realizaron mastectomía preventiva (extirpación de un seno no canceroso) durante el curso del tratamiento. Otras se realizaron una ooforectomía preventiva (extirpación de los ovarios) para prevenir la posibilidad de sufrir cáncer de ovarios.

Parte superior, modelo de la proteína *BRCA1* sin mutaciones.

- Los productos de los genes homeóticos \_\_\_\_\_.
  - flanquean un operón bacteriano
  - trazan el plan corporal general en los embriones
  - controlan la formación de partes del cuerpo específicas
- Un gen bloqueado (*knockout*) es aquél que ha sido \_\_\_\_\_.
  - eliminado
  - inactivado
  - expresado
  - a o b
- Un promotor y un conjunto de operadores que controlan el acceso a dos o más genes es \_\_\_\_\_.
  - una molécula de lactosa
  - un operón
  - un compensador de dosis
  - un bloqueo de genes
- Correlaciona el término con la descripción más adecuada.
 

___ genes <i>ABC</i>	a. su producto es un ARN largo
___ gen <i>XIST</i>	b. sitio de unión para un represor
___ operador	c. las células se especializan
___ cuerpo de Barr	d. adición de grupos $-\text{CH}_3$ al ADN
___ diferenciación	e. cromosoma X inactivado
___ metilación	f. guía el desarrollo floral

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en [CENGAGENOW](#).\*

Animaciones e interacciones en [CENGAGENOW](#)\*:

► Puntos de control sobre la expresión génica; Modelo *ABC* para la floración; Inactivación del cromosoma X; Estructura y función del operón lac.

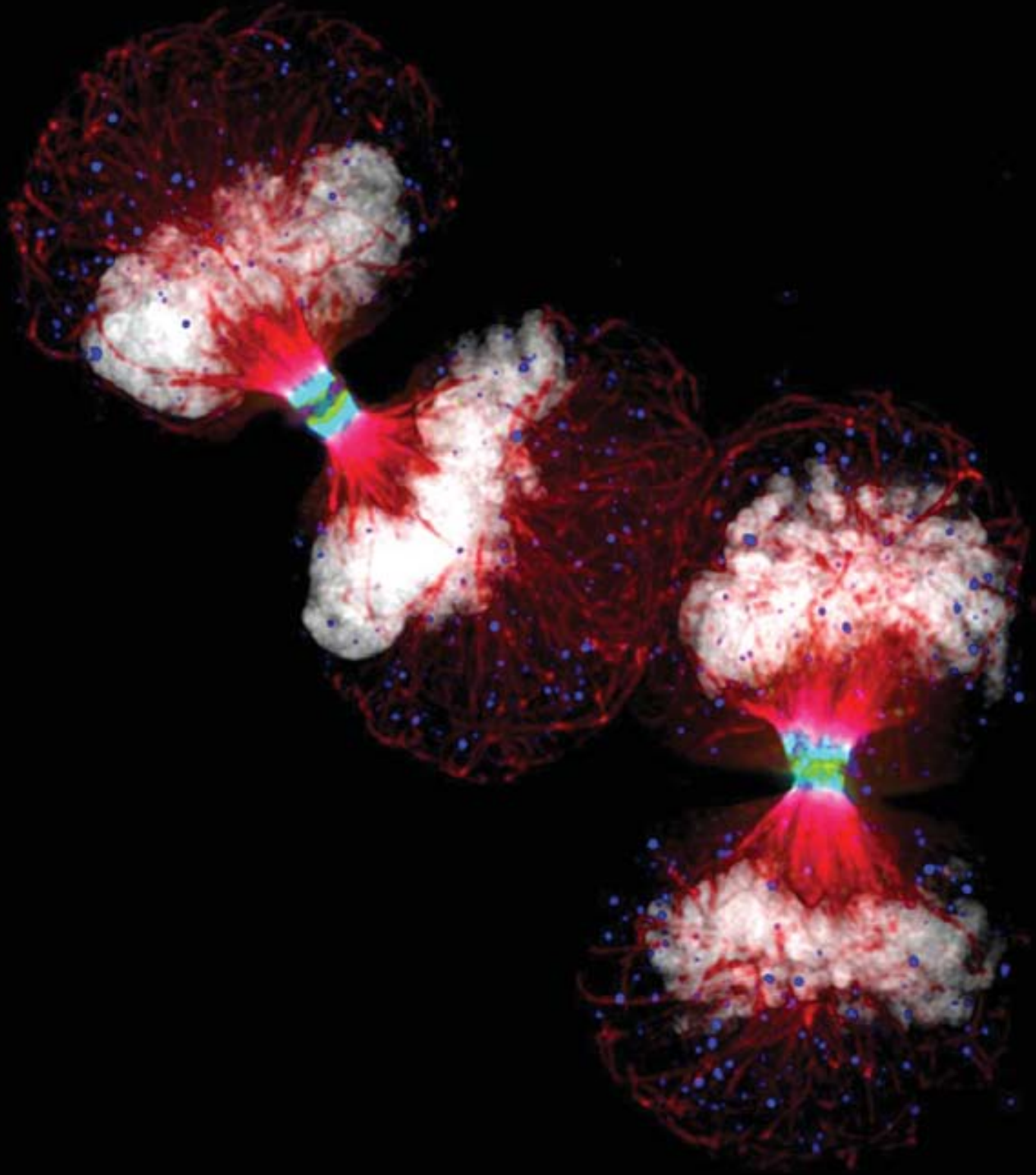
## Pensamiento crítico

- ¿Por qué una célula regula su expresión génica?
- ¿Operan los mismos mecanismos de control en células bacterianas y en células eucariontes? ¿Por qué?
- A diferencia de otros roedores, los cobayos o conejillos de indias están bien desarrollados al nacer. Tras los primeros días del nacimiento, pueden comer grasa, verduras y otro tipo de material vegetal.
 

Supón que un criador quiere separar los cobayos bebés de sus madres a las tres semanas de su nacimiento. Quiere criar los machos y hembras en jaulas diferentes. Sin embargo, el criador tiene problemas para identificar el sexo en los cobayos jóvenes. Sugiere una forma rápida para identificar a las hembras utilizando un microscopio.
- Geraldo aisló una cepa de *E. coli*, en la cual una mutación ha mermando la capacidad del activador AMPc de unirse al promotor del operón lactosa. ¿Cómo afectará esta mutación la transcripción del operón lactosa cuando las células de *E. coli* estén expuestas a las siguientes condiciones?

- Disponibilidad de lactosa y glucosa.
- Sólo la lactosa está disponible.
- Ambas, lactosa y glucosa, están ausentes.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Antes de leer este capítulo debes estar seguro de comprender la estructura de los cromosomas y el número cromosómico (sección 8.2). Revisarás una vez más la estructura de las células eucariontes (4.2, 4.10, 4.11) y en particular del núcleo (4.7). Tu conocimiento sobre radicales libres (5.4) y mutaciones (9.6), receptores y proteínas de reconocimiento (4.4), fosforilación (5.3), fermentación (7.6) y regulación génica en eucariontes (10.2) te ayudará a entender el cáncer y cómo se desarrolla.



### Ciclo celular

El ciclo celular comienza cuando una célula nueva se forma por la división de una célula parental y culmina cuando la célula se ha dividido. El ciclo celular típico prosigue a través de la interfase, la mitosis y la división citoplásmica.



### Mitosis

En la mitosis el núcleo se divide y mantiene el número cromosómico. Se divide en cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase. Un huso distribuye los cromosomas duplicados de la célula en dos núcleos independientes.

# 11 Cómo se reproducen las células

## 11.1 Células inmortales de Henrietta

Cada vida humana comienza como un óvulo fertilizado. Al momento del nacimiento, el cuerpo humano está formado por cerca de un billón de células, todas ellas descendientes de la misma célula. Aun en la etapa adulta, miles de millones de células se dividen cada día para reemplazar las células que envejecen. Sin embargo, las células humanas tienden a dividirse sólo unas cuantas veces y mueren en pocas semanas cuando son cultivadas en el laboratorio.

Desde mediados del siglo XIX, algunos investigadores comenzaron a manipular células humanas para volverlas inmortales, es decir, poder mantenerlas fuera del cuerpo en constante división. ¿Por qué? Porque muchas enfermedades se desarrollan de manera exclusiva en células humanas. Los linajes o líneas celulares inmortales permitirían a los investigadores estudiar las enfermedades humanas (y su cura potencial) sin la necesidad de experimentar en personas.

George y Margaret Gey de la Universidad Johns Hopkins, intentaron cultivar células humanas. Habían realizado experimentos durante 30 años hasta que, en 1951, su asistente Mary Kubicek preparó una muestra de células humanas de cáncer. Mary llamó a las células HeLa por la abreviación de las dos primeras letras del nombre y apellido de la paciente de quien fueron obtenidas.

Las células HeLa comenzaron a dividirse una y otra vez. Las células eran sorprendentemente vigorosas, recubrían el interior del tubo y consumían muy rápido los nutrientes del medio de cultivo en donde crecían. Cuatro días después, había tantas células que los investigadores tuvieron que transferirlas a varios tubos. Las poblaciones celulares aumentaban a una tasa espectacular. Las células se dividían cada 24 horas y cubrían el interior de los tubos en unos cuantos días.

Por desgracia, las células cancerígenas se dividían tan rápido en los pacientes como en los tubos. Tan sólo seis meses después de haber sido diagnosticada con cáncer cervicouterino, células malignas invadieron los tejidos del cuerpo de la paciente que las donó. Dos meses después, Henrietta Lacks, una joven mujer afroamericana de Baltimore, había fallecido.

Aunque Henrietta falleció de manera prematura, sus células seguían dividiéndose en el laboratorio de los Gey (figura 11.1). La pareja de

investigadores logró reproducir el poliovirus en las células HeLa, un método que les permitió aislar la cepa del virus que causa la polio. Este trabajo fue esencial para el desarrollo de las vacunas de la polio, las cuales, desde entonces, han logrado salvar millones de vidas.



**Figura 11.1** Células HeLa, un legado de Henrietta Lacks (*derecha*), víctima del cáncer. En la página *opuesta*, una micrografía de fluorescencia de dos células HeLa dividiéndose. En *azul y verde*, dos proteínas que facilitan la unión entre los microtúbulos (*rojo*) y los cromosomas (*blanco*). Defectos en estas y otras proteínas que orquestan la división celular resultan en células descendientes con muchos o pocos cromosomas, un resultado que puede ser la antesala del cáncer.

Las células de Henrietta Lacks siguen siendo intercambiadas, congeladas en pequeños tubos y empacadas en cajas de unicel, entre laboratorios de investigación alrededor de todo el mundo. Los investigadores las utilizan para investigar cáncer, infecciones virales, síntesis de proteínas y los efectos de la radiación. Ayudaron a varios investigadores a ganar el premio Nobel por sus trabajos en química y medicina. Las células HeLa incluso viajaron al espacio exterior en el satélite Discoverer XVII para algunos experimentos.

A los 31 años, edad en que falleció a causa de cáncer, Henrietta Lacks era esposa y madre de cinco hijos. Su legado: sus células que aún siguen dividiéndose una y otra vez, continúa ayudando a las personas a más de 60 años de su muerte. Entender por qué las células cancerígenas son inmortales, cuando nosotros no lo somos, comienza por la comprensión de las estructuras y mecanismos que la célula usa durante la división celular.



### División citoplásmica

El citoplasma se separa después de la división nuclear. Por lo general, cada una de las dos células descendientes contiene un núcleo.

El citoplasma de una célula animal se divide en dos. En las células vegetales, se forma una pared en el citoplasma y lo divide.



### Ciclo celular distorsionado

Mecanismos específicos y complejos, diseñados a la medida, supervisan y regulan los tiempos y la tasa de la división celular. En raras

ocasiones, los mecanismos de inspección fallan y las células se dividen sin control. La consecuencia es la formación de tumores y el desarrollo posterior del cáncer.



## 11.2 Multiplicación por división

- › Las células se reproducen al dividirse.
- › En general, la división de una célula eucarionte sucede en dos pasos: una división nuclear seguida de una división citoplásmica.
- › La secuencia de pasos por los que atraviesa una célula durante su vida se conoce como ciclo celular.
- ◀ Vínculos a Estructura de la célula 4.2, Núcleo 4.7, Cromosomas 8.2, Replicación del ADN 8.6, Regulación de la expresión génica 10.2

### Vida de una célula

Al igual que la serie de sucesos en la vida de un animal es llamado ciclo de vida, los eventos que ocurren desde que una célula se forma hasta que se divide se conocen como **ciclo celular** (figura 11.2). Una célula típica pasa la mayor parte de su vida en la **interfase**. Durante esta fase, la célula aumenta su masa hasta casi duplicar en número sus componentes citoplasmáticos y, además, replica su ADN como preparación para la división. La interfase se divide en tres etapas:

- 1 Fase G1, primer intervalo de crecimiento celular previo a la replicación.
- 2 Fase S, periodo de síntesis (replicación del ADN).
- 3 Fase G2, segundo intervalo en el cual la célula se prepara para dividirse.

Los intervalos G1 y G2 también se conocen como huecos porque parecían ser periodos de inactividad. En la actualidad, la mayoría de las células con un metabolismo muy activo son las que se encuentran en la fase G1. Las células que se preparan para dividirse entran en la fase S cuando copian su ADN. Durante la fase G2, la célula sintetiza las proteínas que conducirán la división celular. Una vez que inicia la fase S, la replicación del ADN prosigue a una tasa predecible y culmina antes de que la célula se divida 4.

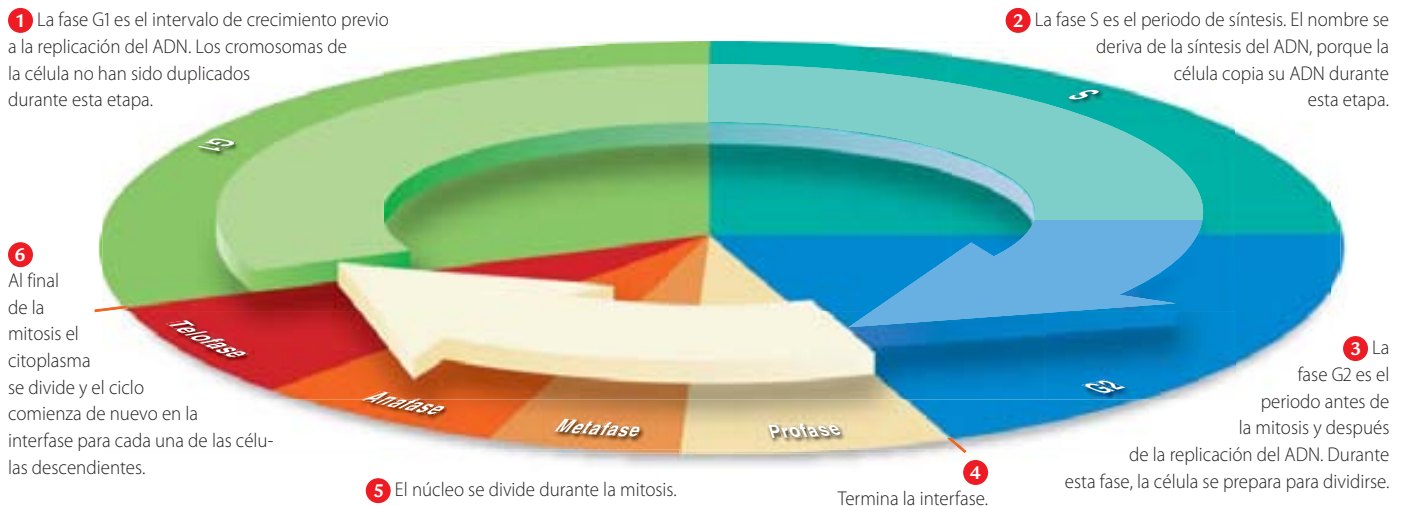
Lo que resta del ciclo es la división. Cuando la célula se divide, las dos células resultantes llevan consigo ADN y citoplasma.

Cada una de las células eucariontes descendientes hereda el ADN empacado dentro de un núcleo. De ese modo, el núcleo de la célula progenitora debe dividirse 5 antes que el citoplasma 6.

Existen dos procesos por los cuales un núcleo puede dividirse. Como descubrirás en este y en el siguiente capítulo, estos dos procesos (mitosis y meiosis) tienen mucho en común, pero su resultado es distinto. La **mitosis** es el mecanismo de división nuclear que mantiene el número cromosómico. Debes recordar que las células diploides tienen dos juegos de cromosomas, por ejemplo, las células del cuerpo humano tienen 46 cromosomas, dos de cada tipo (sección 8.2). Con excepción del par de cromosomas sexuales, XY en varones, los cromosomas de cada par son homólogos. Los **cromosomas homólogos** (*hom*, "igual") tienen la misma longitud, forma y genes. Generalmente cada miembro de un par es heredado de uno de los dos progenitores.

Después de la mitosis se realiza la división citoplásmica, que es el proceso por el cual una célula parental diploide produce dos células descendientes también diploides. Ambas células descendientes tienen el mismo número cromosómico que la célula parental. Sin embargo, no sólo es relevante el número cromosómico. Si sólo eso fuera importante, una célula pudiera tener, por decir algo, dos pares del cromosoma 22 y ningún par del cromosoma 9. Sin un complemento íntegro del ADN, una célula no puede funcionar de manera adecuada, lo que significa que debe tener una copia de cada cromosoma. De este modo, cada célula descendiente recibe una copia de cada cromosoma.

Cuando una célula está en la fase G1, cada uno de sus cromosomas está conformado por una molécula de doble hebra de ADN (figura 11.3A). La célula replica su ADN en la fase S, por lo cual, al llegar a la fase G2, cada uno de los cromosomas se compone de dos moléculas de ADN de doble hebra (figura 11.3B). Las dos moléculas permanecen unidas en el centrómero como cromátidas hermanas casi hasta que la mitosis ha terminado. La siguiente sección describe cómo la mitosis distribuye las cromátidas hermanas

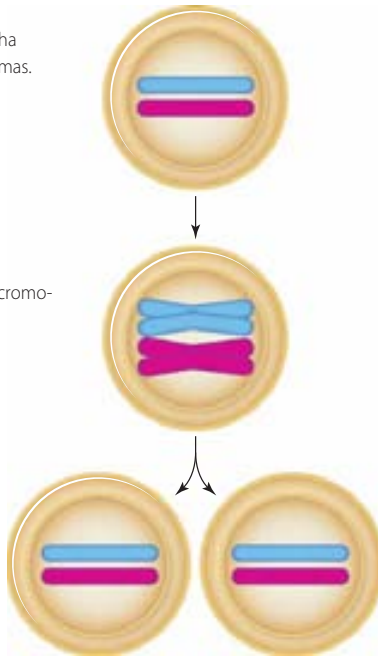


**Figura 11.2 Animada** El ciclo celular en eucariontes. La duración de los intervalos varía entre cada célula. Las fases G1, S y G2 forman parte de la interfase.

**A** Una célula en la fase G1 no ha duplicado su par de cromosomas.

**B** Al alcanzar la fase G2, cada cromosoma ha sido duplicado.

**C** La mitosis distribuye una copia de cada cromosoma en cada una de las dos células nuevas.



**Figura 11.3** Cómo la mitosis mantiene el número cromosómico.

en núcleos separados. Cuando el citoplasma se divide, los dos núcleos son empacados en células separadas (figura 11.3C). Cada célula nueva tiene un complemento íntegro de cromosomas sin duplicar y cada una comienza un nuevo ciclo celular desde la fase G1 de la interfase.

### Imagen más detallada de la división celular

La división celular es un proceso muy complicado, ya que requiere la participación coordinada de miles de moléculas. Un ejército de mecanismos de regulación de la expresión génica (sección 10.2) dirige el proceso. Como verás en la sección 11.5, varios de estos mecanismos de regulación funcionan como frenos durante el ciclo celular. Si se aplican los frenos durante la fase G1, el ciclo se detendrá en G1. Si se liberan los frenos, el ciclo proseguirá de nuevo. En ocasiones, los frenos nunca son liberados. Por ejemplo, las células nerviosas de una persona adulta permanecen en la fase G1 de la interfase, como el ciclo celular de este tipo de células está detenido, no pueden dividirse. Por lo tanto, las células nerviosas

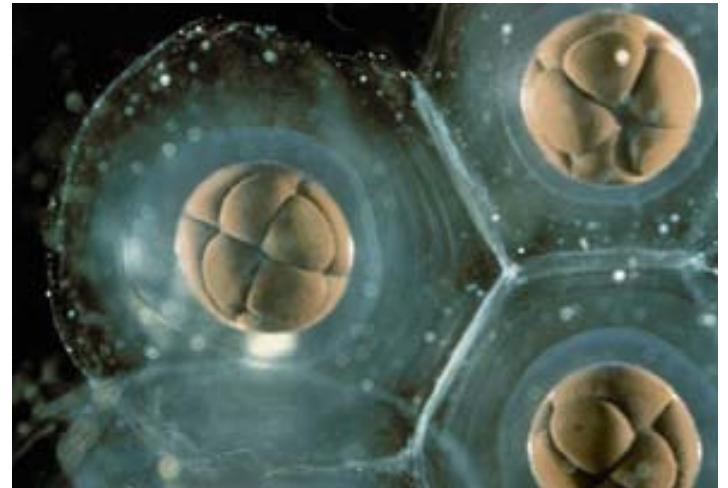
**ciclo celular** Serie de eventos que ocurren desde que una célula se forma hasta que su citoplasma se divide.

**cromosomas homólogos** Cromosomas con la misma longitud, forma y conjunto de genes.

**interfase** Intervalo del ciclo celular eucarionte entre cada división mitótica; fase durante la cual la célula replica su ADN y crece hasta casi duplicar el número de componentes de su citoplasma.

**mitosis** Mecanismo de la división nuclear que mantiene el número cromosómico. Es la base del crecimiento del cuerpo y de la reparación de tejidos en eucariontes pluricelulares, también es el mecanismo de reproducción asexual en algunas plantas, animales, hongos y protistas.

**reproducción asexual** Modo de reproducción en el cual la descendencia proviene de un progenitor.



**Figura 11.4** Un eucarionte pluricelular se desarrolla por medio de divisiones celulares repetidas. Esta imagen muestra embriones de rana en etapa temprana, cada embrión es producto de tres divisiones mitóticas de un cigoto.

**>> Adivina:** ¿Cuántas células conforman cada uno de estos embriones?  
Respuesta: Ocho

dañadas no pueden ser reparadas. La tasa o frecuencia de división de otras células depende del tipo celular. Las células troncales de tu médula ósea roja se dividen cada 12 horas. Estas células se convierten en los glóbulos rojos de tu sangre, los cuales cada segundo sustituyen entre 2 millones y 3 millones de glóbulos rojos desgastados. Las células de la punta de la raíz de la planta de frijol se dividen cada 19 horas. En cambio, las células de un embrión de la mosca de la fruta se dividen cada 10 minutos.

La mitosis y la división citoplásmica son la base del aumento del tamaño del cuerpo durante el desarrollo (figura 11.4) y del proceso de sustitución de células muertas o dañadas. Los individuos de varias especies de plantas, animales, hongos y protistas se reproducen por medio de mitosis, durante un proceso llamado **reproducción asexual**. Las bacterias y las arqueas también se reproducen de manera asexual, pero lo hacen mediante la fisión binaria, un mecanismo distinto que discutiremos en la sección 19.6.

### Para repasar en casa ¿Qué es la división celular y por qué se realiza?

- ▶ La secuencia de etapas por las que atraviesa una célula durante todo su tiempo de vida (interfase, mitosis y división citoplásmica) se conoce como ciclo celular.
- ▶ Una célula eucarionte se reproduce por medio de divisiones: primero del núcleo y después del citoplasma. Cada célula descendiente recibe un conjunto de cromosomas y una porción de citoplasma.
- ▶ El proceso de la división nuclear de la mitosis es la base del incremento en el tamaño del cuerpo y del proceso de reparación tanto de las células como de los tejidos pluricelulares eucariontes. Es también la base de la reproducción asexual en organismos eucariontes unicelulares y algunos pluricelulares.

- › Cuando un núcleo se divide por mitosis, se producen dos nuevos que contienen el mismo número cromosómico que la célula parental.
- › Las cuatro fases de la mitosis son profase, metafase, anafase y telofase.
- ◀ Vínculos a Elementos del citoesqueleto 4.10, Condensación cromosómica 8.2, Regulación de la transcripción 10.2

Durante la interfase, los cromosomas de una célula se extienden para permitir la transcripción y la replicación del ADN (figura 11.5). Como preparativo para la división nuclear, los cromosomas se condensan de forma gradual 1. La transcripción y la replicación del ADN se detienen cuando los cromosomas han alcanzado su nivel máximo de condensación y presentan su característica forma de “X” (sección 8.2). La célula alcanza la **profase**, la primera etapa de la mitosis, cuando sus cromosomas se han condensado tanto que pueden observarse en el microscopio óptico 2. El nombre de “mitosis” proviene del griego *mitos*, “hebra”, una referencia a la apariencia de los cromosomas durante la división nuclear.

La mayoría de las células animales tienen un centrosoma, una estructura cercana al núcleo que organiza el ensamblado de los microtúbulos. Un centrosoma está conformado normalmente por dos centriolos, organelos en forma de barril que facilitan el ensamblado de los microtúbulos (sección 4.10). El centrosoma se duplica antes de iniciar la profase. Durante la profase, uno de los dos centrosomas se desplaza hacia el lado opuesto de la célula. Los microtúbulos que comienzan a extenderse a partir de los dos centrosomas forman el **huso**, una red dinámica de microtúbulos que moviliza los cromosomas durante la división nuclear. Algunas proteínas motoras viajan a lo largo de los microtúbulos para controlar que la extensión del huso se realice en las direcciones adecuadas. Las células vegetales no tienen centrosomas, pero sí tienen huso y otro tipo de estructuras que las organizan.

En la profase, el huso penetra en la región nuclear cuando la membrana nuclear se ha roto. Algunos microtúbulos del huso detienen su crecimiento cuando alcanzan la mitad de la célula. Otros continúan alargándose hasta alcanzar un cromosoma y unirse con él por sus centrómeros. Al final de la profase, una cromátida hermana de cada cromosoma se ha unido con los microtúbulos que se extienden desde uno de los polos del huso, mientras que su hermana se une con los microtúbulos que se extienden desde el polo opuesto del huso 3.

Los microtúbulos opuestos se contraen y extienden al liberar o añadir subunidades de tubulina, empujando y jalando los cromosomas. Cuando todos los microtúbulos tienen la misma longitud,

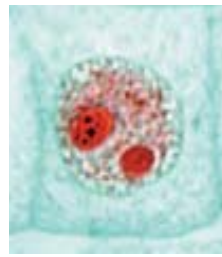
**anafase** Fase de la mitosis durante la cual se separan las cromátidas hermanas y se mueven hacia polos opuestos del huso.

**huso** Red dinámica de armado y desarmado de microtúbulos que mueven los cromosomas durante la división nuclear.

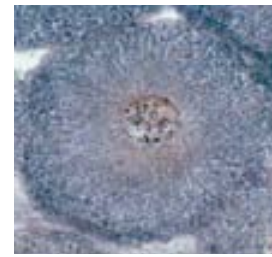
**metafase** Fase de la mitosis durante la cual los cromosomas de la célula son alineados entre los dos polos del huso.

**profase** Fase de la mitosis durante la cual los cromosomas se condensan y se unen con el huso recién formado.

**telofase** Fase de la mitosis durante la cual los cromosomas alcanzan los polos del huso, disminuyen su grado de condensación y se forman nuevos núcleos.



Célula de raíz de cebolla



Célula del embrión del pez blanco

**Figura 11.5 Animada** La mitosis. Las micrografías de esta y la siguiente página muestran células vegetales (raíz de cebolla, izquierda) y animales (embrión del pez blanco, derecha). En esta página se muestran las células en la interfase. La interfase no forma parte de la mitosis.

En la página siguiente puedes observar las fases de la mitosis. Las imágenes muestran una célula diploide animal ( $2n$ ). Para mayor claridad, sólo se ilustran dos pares de cromosomas, pero casi todas las células eucariontes tienen más de dos. Dos de los cromosomas del par, heredado por un progenitor, son *rosas*; los dos cromosomas *azules* provienen del otro progenitor.

los cromosomas están alineados en medio de los polos del huso

4. La alineación de los cromosomas indica el inicio de la **metafase** (de *meta*, la antigua palabra griega para “entre”).

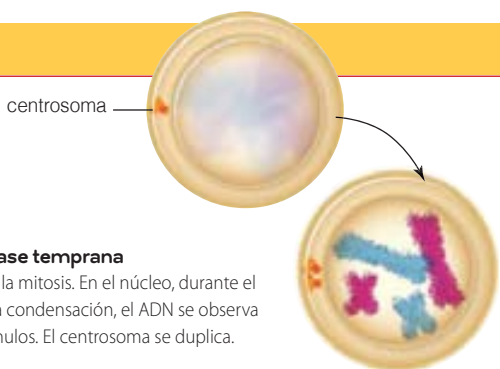
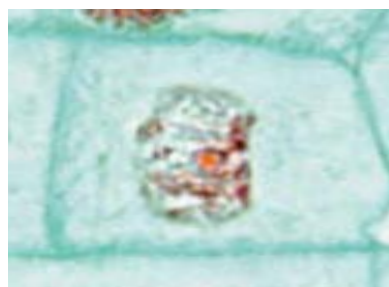
Durante la **anafase**, los microtúbulos del huso separan las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado y las mueven hacia polos opuestos del huso 5. Cada molécula de ADN ahora es un cromosoma individual.

La **telofase** comienza cuando los dos conjuntos de cromosomas se localizan en los polos del huso 6. Si la célula parental era diploide, cada conjunto será también diploide y tendrá el mismo número y tipo de cromosomas que la célula parental. Se forma un núcleo nuevo alrededor de cada conjunto de cromosomas, los cuales extienden de manera gradual su nivel de condensación. Una vez que los dos núcleos se han formado, la telofase ha concluido y, por lo tanto, también la mitosis.

### Para repasar en casa ¿Cuál es la secuencia de eventos que se desarrollan durante la mitosis?

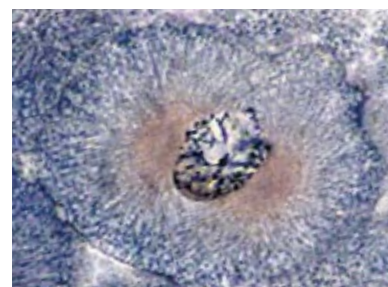
- › Cada cromosoma del núcleo de una célula se duplica antes de iniciar la mitosis, de esta manera cada cromosoma consiste de dos moléculas de ADN (cromátidas hermanas).
- › En la profase, los cromosomas se condensan y se forma el huso. Los microtúbulos del huso se unen a los cromosomas después de romperse la membrana nuclear.
- › En la metafase, los cromosomas duplicados se alinean en medio de los dos polos del huso.
- › En la anafase, los microtúbulos separan las cromátidas hermanas de cada cromosoma y los conducen hacia polos opuestos del huso. Ahora, cada molécula de ADN es un cromosoma separado.
- › En la telofase, dos grupos de cromosomas alcanzan los polos del huso. Alrededor de cada grupo se forma una nueva membrana nuclear.
- › Dos nuevos núcleos se forman al final de la mitosis, cada uno con el mismo número de cromosomas que el núcleo de la célula parental.





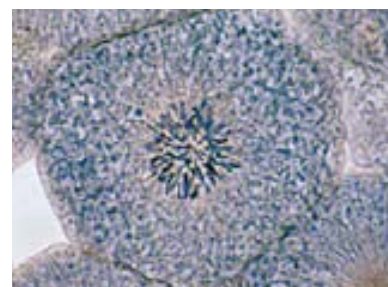
**1 Profase temprana**

Comienza la mitosis. En el núcleo, durante el inicio de la condensación, el ADN se observa como gránulos. El centrosoma se duplica.



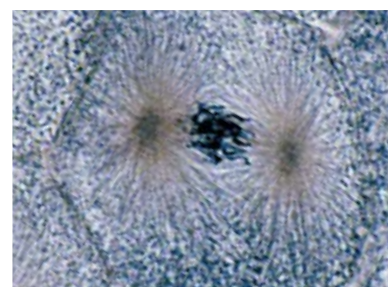
**2 Profase**

Los cromosomas duplicados se vuelven visibles conforme van condensándose. Uno de los dos centrosomas se desplaza hacia el lado opuesto del núcleo. La membrana nuclear se fragmenta.



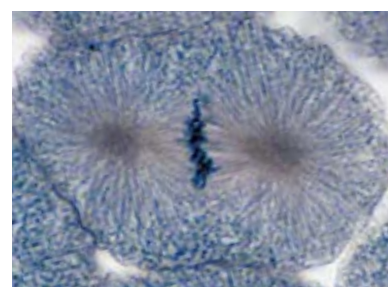
**3 Transición a la metafase**

La membrana nuclear ha desaparecido y los cromosomas se encuentran en el nivel máximo de condensación. Los microtúbulos del huso se ensamblan y se unen con los cromosomas en la región del centrómero. Las cromátidas hermanas se unen con microtúbulos de polos opuestos del huso.



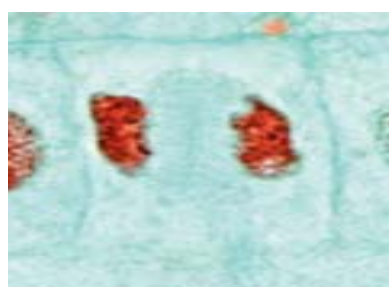
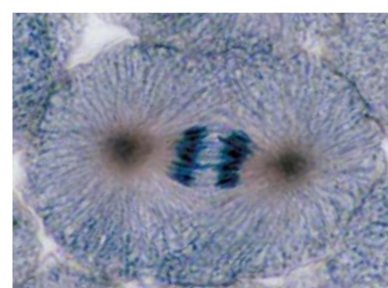
**4 Metafase**

Todos los cromosomas están alineados en medio de los dos polos del huso.



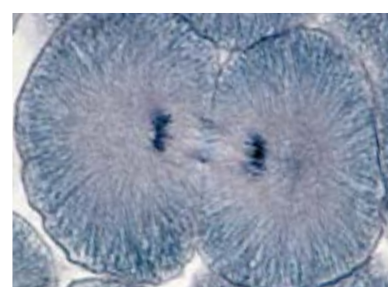
**5 Anafase**

Los microtúbulos del huso separan las cromátidas hermanas y las mueven hacia lados opuestos del huso. Cada cromátida hermana se convierte en un cromosoma individual no duplicado.



**6 Telofase**

Los cromosomas alcanzan los polos del huso y el ADN relaja su grado de condensación. Se forma la membrana nuclear alrededor de cada conjunto de cromosomas y concluye la mitosis.





## 11.4 Citocinesis: división del citoplasma

- En la mayoría de los eucariontes, la división del citoplasma de la célula ocurre entre la anafase tardía y el final de la telofase. El mecanismo de división es distinto entre plantas y animales.
- Vínculos a Citoesqueleto 4.10, Pared primaria 4.11

Por lo general, el citoplasma de la célula se divide después de la mitosis para formar dos nuevas células. El mecanismo de la división citoplásmica, llamada **citocinesis**, varía entre los eucariontes.

El mecanismo de división del citoplasma de una célula animal que da lugar a dos nuevas células (figura 11.6). ¿Cómo ocurre? El huso comienza a desarmarse durante la telofase **1**. La corteza celular, un entramado de elementos del citoesqueleto localizado justo debajo de la membrana celular, incluye una banda de filamentos de actina y miosina, estructurada en la región media de la célula. Esta banda se conoce como anillo contráctil porque se contrae cuando las proteínas que lo componen utilizan la energía que proporciona el ATP. Cuando el anillo se contrae, acerca las regiones opuestas de la membrana **2**. La membrana contraída se observa como una hendidura en la porción media del exterior de la célula, justo en medio de los polos del huso **3**. Esta hendidura se conoce como **surco de segmentación**. El surco de segmentación se hace más profundo en forma gradual, hasta juntar las dos regiones anteriormente opuestas de la membrana, las cuales se fusionan causando la división de la membrana y produciendo dos nuevas células **4**. Cada una de las dos células formada tras esta división tiene su propio núcleo y una porción del citoplasma de la célula parental, además, cada una está rodeada por una membrana celular propia.

La división de las células vegetales enfrenta un reto particular porque éstas tienen una pared celular alrededor de la membrana celular (sección 4.11). Por lo tanto, las células vegetales no pueden sólo contraer su membrana para dividirse, sino que requieren

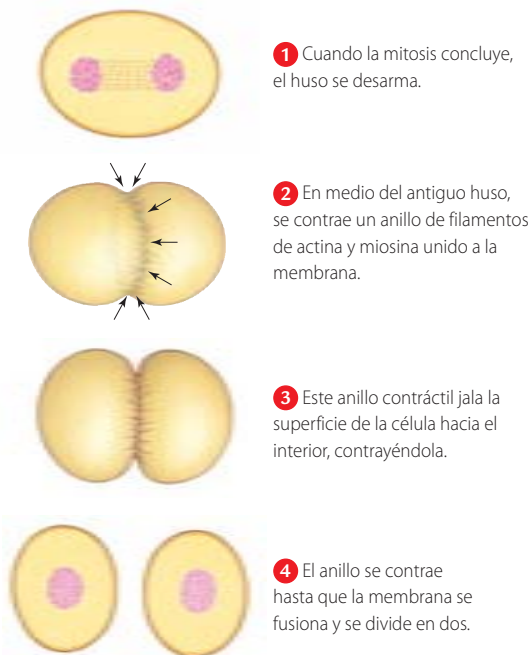


Figura 11.6 Animada División citoplásmica de una célula animal.



Figura 11.7 Animada División citoplásmica de una célula vegetal.

un mecanismo de división citoplásmica distinto (figura 11.7). Cerca del final de la anafase de una célula vegetal, un conjunto de microtúbulos cortos se ha formado en cada lado de lo que serán los planos de división. Estos microtúbulos guían vesículas enviadas desde el aparato de Golgi y la superficie celular, hacia los futuros planos de división **5**. Ahí, las vesículas que contienen el material para formar una pared celular comienzan a fusionarse en una **placa celular** en forma de disco **6**. La placa celular se expande hasta que sus bordes alcanzan la membrana **7**. Dicha placa se une con la membrana y divide el citoplasma en dos partes. Después, la placa celular se diferencia en una pared celular primaria que se fusiona con la pared de la célula parental. De esta manera, al final de la división, cada célula descendiente estará rodeada por su propia membrana celular y su propia pared celular **8**.

**citocinesis** División citoplásmica.

**placa celular** Estructura en forma de disco que en una célula vegetal, después de la división nuclear, crea una pared entre los dos nuevos núcleos.

**surco de segmentación** Hendidura formada en el sitio en donde se realiza la división citoplásmica de una célula animal.

### Para repasar en casa ¿Cómo se dividen las células?

- Después de la mitosis, el citoplasma de la célula parental se divide formando dos células descendientes, cada una con su propio núcleo.
- El proceso de la división citoplásmica es distinto entre plantas y animales.
- En las células animales, un anillo contráctil divide el citoplasma en dos partes. En las células vegetales, una placa celular, formada entre los polos del huso, divide en dos partes el citoplasma cuando se fusiona con la pared celular parental.

## 11.5 Controles sobre la división celular

- › En raras ocasiones, los mecanismos de control sobre la división celular se pierden.
- ◀ Vínculos a Receptores proteicos 4.4, Fosforilación 5.3, Radicales libres 5.4, Luz UV y mutaciones 9.6, Regulación génica en eucariontes 10.2

Cada segundo, millones de células de tu piel, médula ósea, epitelio intestinal, hígado y cualquier otra parte se dividen y sustituyen a sus predecesoras muertas o desgastadas. Las células no se dividen de manera aleatoria. La replicación del ADN y la división celular en células eucariontes es controlada por varios mecanismos de regulación génica.

¿Qué sucede cuando algo falla? Supón que una de las cromátidas hermanas no se separa durante la mitosis. El resultado sería una célula con exceso de cromosomas y otra con cromosomas faltantes. O supón que el ADN se daña durante la duplicación de un cromosoma, por la acción de radicales libres (sección 5.4) o por factores ambientales como agentes químicos y radiación UV (sección 9.6). Este tipo de problemas es frecuente e inevitable, pero una célula no puede funcionar de manera adecuada si no son identificados y reparados rápidamente.

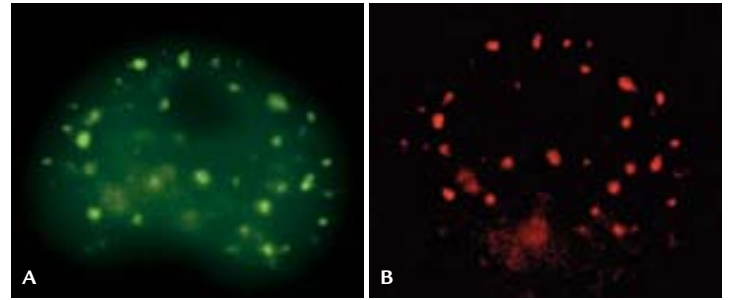
El ciclo celular tiene varios puntos de control que permiten corregir los problemas antes de continuar con el ciclo. Las proteínas codificadas por los genes de “puntos de control” supervisan el ADN de una célula para verificar que ha sido copiado por completo, identifican si éste está dañado e incluso, son capaces de comprobar si la célula tiene a su disposición suficientes nutrientes para soportar la división. Este tipo de proteínas se relaciona para retrasar o detener el ciclo celular y potencia la transcripción de genes que participan en la reparación del cromosoma (figura 11.8). Si los problemas no pueden corregirse, los productos de los genes de los puntos de control provocan la autodestrucción de la célula. (Aprenderás más sobre este tipo de muerte celular, llamado apoptosis, en la sección 28.9.)

En algunas ocasiones, un gen de alguno de los puntos de control muta de tal manera que la proteína que codifica ya no funciona de forma adecuada. En otros casos, los controles que regulan la síntesis de estas proteínas fallan y una célula produce demasiadas o muy pocas moléculas. Cuando fracasan varios mecanismos de los puntos de control, una célula pierde el control sobre su ciclo celular. La célula puede saltarse la interfase y dividirse de manera consecutiva sin un periodo intermedio. Los mecanismos de señalización que inducen la muerte de una célula anormal también pueden dejar de funcionar. El problema se complica porque los errores en los puntos de control son heredados a las células descendientes, los cuales forman un neoplasma o **neoplasia**, es decir, una acumulación de células que han perdido el control sobre su crecimiento y división.

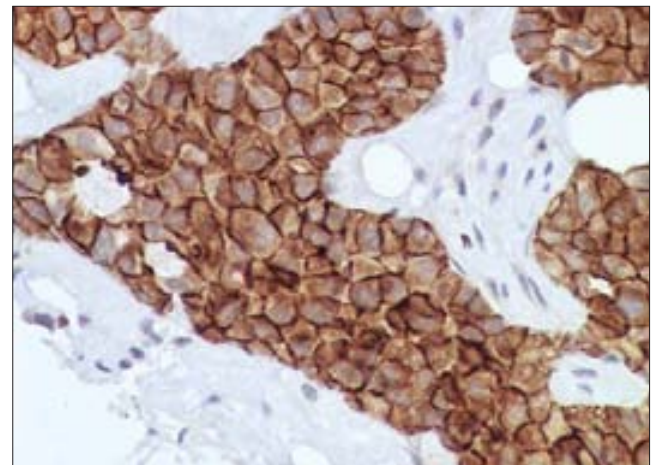
Piensa en los **factores de crecimiento**, los cuales son moléculas que estimulan la división y diferenciación celular. Un

**factor de crecimiento** Molécula que estimula la mitosis.

**neoplasma o neoplasia** Acumulación de células que se dividen de forma anormal.



**Figura 11.8** Productos de los genes de los puntos de control en acción. El ADN al interior del núcleo ha sido dañado por exposición a un tipo de radiación. **A** Los puntos verdes señalan la localización del producto del gen *53BP1*, y **B** los puntos rojos indican la localización del producto del gen *BRCA1*. Ambas proteínas se agrupan alrededor del mismo cromosoma afectado; ambas proteínas reclutan enzimas que reparan el ADN. La acción integrada de estos y otros productos de genes de los puntos de control detienen la mitosis hasta que el ADN dañado es reparado.



**Figura 11.9** Los neoplasmas o neoplasias se asocian con mutaciones en los genes de los puntos de control. En este corte de tejido humano de seno, el receptor de FCE fosforilado está teñido en café. Las células normales son las más claras. Las células teñidas forman un neoplasma; el exceso de receptor de FCE fosforilado significa que la mitosis es estimulada sin interrupción en estas células. En la mayoría de los neoplasmas, el receptor de FCE se produce en exceso o su actividad es excesiva.

tipo de estos factores, el factor de crecimiento epidérmico (FCE), estimula la mitosis de una célula al unirse con un receptor localizado en la membrana celular. La unión de FCE cambia la conformación del receptor, que activa su función enzimática y se autofosforila. La fosforilación activa el receptor de FCE y desencadena una cascada de eventos intracelulares que aparta el ciclo celular de la interfase y lo llevan hacia la mitosis. El receptor de FCE es el producto del gen de un punto de control; las células de la mayoría de los neoplasmas tienen mutaciones que provocan un exceso de actividad o de abundancia de este tipo de proteínas (figura 11.9).

### Para repasar en casa ¿Cómo “sabe” una célula cuándo dividirse?

- › En respuesta a condiciones internas o externas, los mecanismos de regulación de la expresión génica continúan, interrumpen o bloquean el ciclo celular.
- › Las fallas de los puntos de control del ciclo celular resultan en divisiones celulares sin control.

## 11.6 Cáncer: cuando se ha perdido el control

- › El cáncer se desarrolla como células de un neoplasma que se vuelve maligno.
- ◀ Vínculos a Proteínas de adhesión 4.4, Fermentación 7.6

Un **tumor** es un neoplasma que forma una protuberancia en el cuerpo. Ambos términos, tumor y neoplasma o neoplasia, se utilizan indistintamente. Las mutaciones que alteran los productos de los genes de un punto de control o su tasa de síntesis están asociadas con un aumento del riesgo en la formación de un tumor. Los genes cuyas mutaciones causan tumores son conocidos como oncogenes. Un **oncogén** (del griego *onkos*, "masa o tumor") es cualquier gen capaz de transformar una célula normal en un tumor celular. Una de las principales razones por las que algunos tipos de tumores se desarrollan en distintos integrantes de una familia, es que las células descendientes heredan las mutaciones que conducen a la formación de tumores.

Los genes de los puntos de control que codifican proteínas que promueven la mitosis se llaman **proto-oncogenes**, porque las mutaciones pueden convertirlos en oncogenes. El gen que codifica el receptor de FCE es ejemplo de un proto-oncogén.

En cambio, los productos de los genes de los puntos de control que inhiben la mitosis se llaman supresores de tumores porque cuando fallan se desarrollan los tumores. Los productos de los genes *BRCA1* y *BRCA2* (capítulo 10) son ejemplos de supresores de tumores. Estas proteínas regulan, entre otras cosas, la expresión de enzimas que reparan el ADN. Las mutaciones en los genes *BRCA* son comunes en las células de los neoplasmas. Otro ejemplo son las proteínas que producen algunos virus como el virus del papiloma humano (VPH), las cuales interfieren la actividad de los supresores de tumores de la célula hospedera. Las infecciones de VPH causan el desarrollo de protuberancias no cancerígenas en la piel llamadas, por lo común, verrugas. Algunos tipos de verrugas están asociados con neoplasmas que se desarrollan en el cuello del útero.

Los neoplasmas benignos, como los lunares ordinarios de piel, no son peligrosos (figura 11.10). Crecen de manera muy lenta y sus células retienen las proteínas de adhesión localizadas en la membrana celular que las mantienen unidas con otras células del tejido local **1**.

Un neoplasma maligno es aquél que se agrava conforme progresa, y además es peligroso para la salud. El **cáncer** es una enfermedad debida a trastornos físicos y metabólicos de los tejidos del cuerpo, causados por la división anormal de las células de un neoplasma maligno. Las células malignas se pueden identificar por las siguientes características:

Primero, al igual que las células de todos los neoplasmas, las células malignas crecen y se dividen de manera anormal. Los mecanismos de control, que normalmente evitan que las células superpueblen los tejidos, se pierden y cuando las divisiones celulares son muy rápidas, las poblaciones celulares pueden alcanzar densidades extremas. El número de capilares o vasos sanguíneos pequeños que transportan la sangre a las masas celulares en crecimiento también aumenta de manera anormal.

Segundo, el citoplasma y la membrana de las células malignas están alterados, porque el citoesqueleto suele contraerse o desorganizarse. Con frecuencia, las células malignas tienen un número cromosómico anormal, algunas contienen copias múltiples de algunos cromosomas y otras tienen cromosomas dañados o ausentes. El equilibrio del metabolismo suele desplazarse hacia el aumento de la producción de ATP mediante la fermentación, en lugar de producirlo por la vía de la respiración aerobia.

Las proteínas alteradas o ausentes modifican la función de la membrana de las células malignas. Por ejemplo, estas células no permanecen unidas en los tejidos porque las proteínas de adhesión

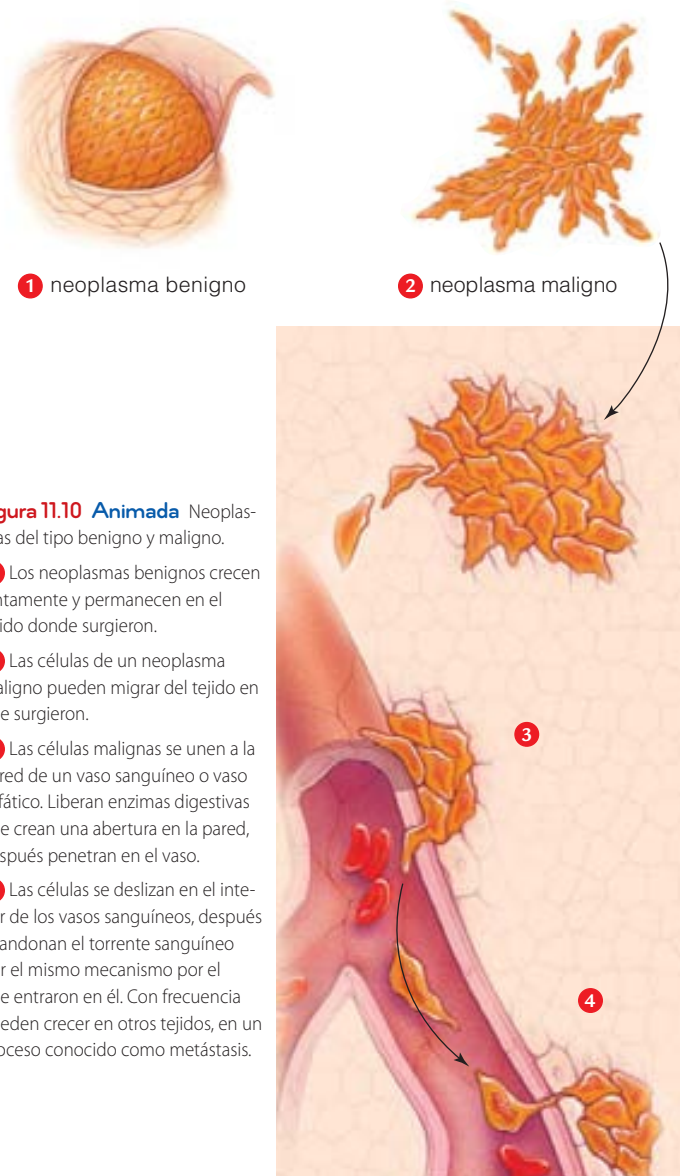
**cáncer** Enfermedad que se desarrolla cuando un neoplasma causa trastornos físicos y metabólicos en un tejido del cuerpo.

**metástasis** Proceso mediante el cual las células cancerígenas migran desde una región del cuerpo hacia otra.

**oncogén** Gen que tiene el potencial de transformar una célula normal en una célula tumoral.

**proto-oncogén** Gen que puede convertirse en un oncogén.

**tumor** Neoplasma que forma una protuberancia.



**Figura 11.10 Animada** Neoplasmas del tipo benigno y maligno.

- 1 Los neoplasmas benignos crecen lentamente y permanecen en el tejido donde surgieron.
- 2 Las células de un neoplasma maligno pueden migrar del tejido en que surgieron.
- 3 Las células malignas se unen a la pared de un vaso sanguíneo o vaso linfático. Liberan enzimas digestivas que crean una abertura en la pared, después penetran en el vaso.
- 4 Las células se deslizan en el interior de los vasos sanguíneos, después abandonan el torrente sanguíneo por el mismo mecanismo por el que entraron en él. Con frecuencia pueden crecer en otros tejidos, en un proceso conocido como metástasis.



**A** Carcinoma de células basales. Es el más común de todos los tipos de cáncer de piel. Estas protuberancias de lento crecimiento pueden ser incoloras, de color café rojizo o negro.



**B** El segundo tipo de cáncer de piel más común es el carcinoma de células escamosas. Este crecimiento de color rosa, firme al contacto, crece debajo de la superficie de la piel.



**C** El melanoma se propaga de manera más rápida. Las células de las protuberancias incrustadas, de color oscuro, suelen dar comezón o sangrar con facilidad.



**Figura 11.11** El cáncer de piel es uno de los tipos de cáncer que puede ser detectado en etapas tempranas mediante inspecciones periódicas.

de su membrana son defectuosas o no están presentes **2**. Las células malignas pueden deslizarse muy fácil al interior o exterior de los vasos de los sistemas circulatorio y respiratorio **3**. Al migrar a través de los vasos, las células pueden establecer neoplasmas en cualquier parte del cuerpo **4**. El proceso mediante el cual las células malignas se separan de su tejido e invaden otras partes del cuerpo, se conoce como **metástasis**. La metástasis es la tercera característica de las células malignas.

Si la quimioterapia, la cirugía u otro proceso no eliminó todas las células malignas del cuerpo, éstas pueden llevar a un individuo hacia un doloroso camino hacia la muerte. Cada año, el cáncer causa entre 15 y 20 por ciento de todas las muertes humanas en países desarrollados. Las buenas noticias son que las mutaciones en múltiples genes de los puntos de control son necesarias para transformar una célula normal en una maligna, y estas mutaciones pueden tardar toda una vida en acumularse. La elección de diferentes estilos de vida, como no fumar y evitar la exposición de la piel sin protección al sol, puede reducir el riesgo de adquirir mutaciones. Algunos neoplasmas pueden detectarse mediante procedimientos de exploración, como las pruebas del papiloma o exámenes dermatológicos (figura 11.11). Los neoplasmas detectados en etapas tempranas pueden ser removidos antes de que ocurra la metástasis.

## Células inmortales de Henrietta

### (una vez más)

El cáncer es un proceso de muchos pasos. Los investigadores han identificado muchas de las mutaciones que ocurren durante la enfermedad. En la actualidad, trabajan en el desarrollo de fármacos que tengan como objetivo la destrucción de células malignas o la interrupción de su división. Algunas investigaciones pueden producir fármacos que detengan el progreso del cáncer.

Las células HeLa han demostrado ser indispensables en la investigación sobre el cáncer. Por ejemplo, fueron utilizadas en las primeras pruebas del taxol, una droga que evita que los microtúbulos se desarmen y, por lo tanto, interfiere con la mitosis. Las divisiones frecuentes de las células cancerígenas las hacen más vulnerables al efecto de este fármaco que las células normales.

La imagen de la *derecha* muestra un ejemplo más reciente de investigación sobre el cáncer que depende de las células HeLa. En estas células en telofase, la proteína identificada por la tinción azul, INCENP, ayuda a que las cromátidas hermanas permanezcan unidas una con otra en el centrómero.

En células normales, el INCENP se asocia con enzimas identificadas por la tinción verde, Aurora B, sólo en tiempos específicos durante la mitosis. Aurora B ayuda con la unión de los microtúbulos con los centrómeros, por lo cual, defectos en esta enzima o en su expresión resultan en una segregación desigual de los cromosomas en las células descendientes. Recientemente, los investigadores han relacionado la sobreexpresión de Aurora B en células cancerígenas con periodos más cortos de supervivencia en los pacientes. De este modo, algunos fármacos que inhiben la función de Aurora B están siendo probados por ahora como terapias potenciales para el cáncer.

A pesar del legado invaluable de Henrietta Lacks, su cuerpo descansa en una tumba de un cementerio desconocido. En estos días, los médicos y los investigadores necesitan de un consentimiento firmado para obtener muestras de tejido de un paciente. Esos requisitos no eran necesarios en la década de 1950. En ese tiempo, era común que los doctores experimentaran en pacientes sin que ellos lo supieran. Por ello, la joven residente que trataba el cáncer cervical de Henrietta Lacks, quizá nunca pensó en pedir el permiso de la paciente



antes de tomarle una muestra. Esa muestra fue la que permitió a los Gey, el establecimiento de la línea celular HeLa. Ningún familiar de Henrietta supo de las células hasta 25 años después de su muerte. Las células HeLa aún son vendidas a nivel mundial, pero su familia no ha recibido ninguna compensación.

**¿Cómo votarías?** Puedes donar, pero no vender legalmente tus órganos y tejidos. Sin embargo, algunas compañías lucran a partir de la investigación en órganos o tejidos donados, así como de las líneas celulares derivadas de ellos. Las compañías que lo hacen no están obligadas a compartir sus ganancias con los donadores. ¿Deberían ser compartidas las ganancias derivadas de tejidos o de células donadas, con los donadores o con sus familiares? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

### Para repasar en casa ¿Qué es el cáncer?

- El cáncer es una enfermedad provocada por trastornos físicos y metabólicos en los tejidos del cuerpo, causados por la división sin control de células de un neoplasma.
- Un neoplasma maligno es consecuencia de múltiples mutaciones en genes de los puntos de control.
- Aunque algunas mutaciones son heredadas, la elección del estilo de vida y la detección e intervención oportuna pueden reducir el riesgo de cáncer.



## Resumen

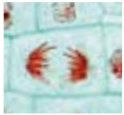


**Sección 11.1** Una línea celular de células inmortales cancerígenas es el legado de Henrietta Lacks, una víctima del cáncer. Las células HeLa han sido una herramienta muy valiosa para la investigación científica en todo el mundo e inclusive en el espacio exterior. Los investigadores continúan utilizando estas células para descifrar los mecanismos del cáncer.



**Sección 11.2** El **ciclo celular** abarca todas las etapas por las cuales atraviesa una célula eucarionte durante su vida: **interfase**, **mitosis** y división citoplásmica. La mayoría de las actividades celulares, incluida la replicación de los  **cromosomas homólogos**, se realizan durante la interfase. Una célula se reproduce al dividirse: primero su núcleo y después su citoplasma. Cada una de las dos células descendientes recibe un conjunto completo de cromosomas y una porción del citoplasma.

Los mecanismos de división nuclear distribuyen los cromosomas duplicados en dos nuevos núcleos. La mitosis mantiene el número cromosómico. Es también la base del crecimiento, sustitución celular y reparación de tejidos en organismos pluricelulares, así como de la **reproducción asexual** en muchas especies.



**Sección 11.3** Durante la mitosis, los cromosomas homólogos duplicados se alinean en la región media de la célula, de donde serán después apartados. Se forman las membranas nucleares alrededor de los dos

conjuntos de cromosomas y se producen dos núcleos con el mismo número cromosómico de la célula parental. La mitosis se realiza en cuatro etapas:

**Profase.** Los cromosomas duplicados comienzan a condensarse. Los microtúbulos se ensamblan formando un **huso** y la membrana nuclear se rompe. Los microtúbulos que se extienden desde uno de los polos del huso se unen a una cromátida de cada cromosoma; los microtúbulos que se extienden desde el polo opuesto del huso se unen a su cromátida hermana. Los microtúbulos del huso arrastran los cromosomas hacia el centro de la célula.

**Metafase.** Todos los cromosomas se alinean en medio del huso.

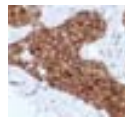
**Anafase.** Las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan y los microtúbulos del huso las mueven hacia polos opuestos del huso. Los movimientos son dirigidos por proteínas motoras.

**Telofase.** Cada conjunto formado por un juego completo de cromosomas alcanza un polo distinto del huso. La membrana nuclear se forma alrededor de cada conjunto, formando dos núcleos nuevos. Ambos núcleos tienen el número cromosómico parental. La mitosis termina cuando estos núcleos se forman.



**Sección 11.4** En la mayoría de los casos, las células se dividen en dos después de que sus núcleos se dividen. Los mecanismos de **citocinesis** difieren entre células distintas. En las células animales, un anillo contráctil

de microfilamentos, que forma parte de la corteza celular, atrae la membrana celular hacia dentro formando un **surco de segmentación**. La contracción continúa hasta que el citoplasma se divide en dos. En las células vegetales, una banda de microtúbulos y microfilamentos se forma alrededor del núcleo antes de la mitosis. Esta banda indica el sitio en donde se formará la **placa celular**. Ésta se expande hasta que se fusiona con la pared celular parental, de esta manera se produce una pared que divide el citoplasma en dos partes.



**Sección 11.5** Los productos de genes de los puntos de control, incluyendo los receptores de **factores de crecimiento**, forman parte de un ejército de mecanismos de control génico que gobiernan el ciclo celular. Estos mecanismos de control avanzan, se interrumpen o se

detienen en respuesta a las condiciones del interior y exterior de la célula. Algunas moléculas que trabajan en conjunto para supervisar la integridad del ADN celular, pueden interrumpir el ciclo hasta que las rupturas u otros problemas sean reparados. Cuando falla un mecanismo de un punto de control, la célula pierde el control de su ciclo celular y las células descendientes forman un **neoplasma** o **neoplasia**.



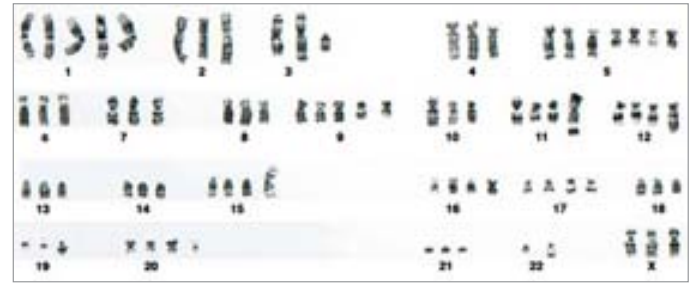
**Sección 11.6** Las mutaciones pueden convertir los **proto-oncogenes** en **oncogenes**. Normalmente, dichas mutaciones trastornan la expresión de los genes de los puntos de control o modifican las proteínas que éstos codifican y pueden resultar en el desarrollo de neoplasmas. Los neoplasmas pueden formar protuberancias llamadas **tumores**. Las mutaciones en múltiples genes de los puntos de control pueden transformar los neoplasmas benignos en malignos. Las células de los neoplasmas malignos pueden separarse de sus tejidos y colonizar otras partes del cuerpo en un proceso llamado **metástasis**. El **cáncer** se desarrolla cuando los neoplasmas malignos causan trastornos físicos y metabólicos en los tejidos del cuerpo.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- La mitosis y la división citoplásmica se realizan en \_\_\_\_\_.
  - la reproducción asexual de eucariontes unicelulares
  - el crecimiento y reparación en especies pluricelulares
  - la formación de gametos en bacterias y arqueas
  - a y b
- Un cromosoma duplicado tiene \_\_\_\_\_ cromátida(s).
  - una
  - dos
  - tres
  - cuatro
- Con la excepción del par de cromosomas sexuales, los cromosomas homólogos \_\_\_\_\_.
  - contienen los mismos genes
  - tienen la misma longitud
  - tienen la misma forma
  - todas las anteriores
- La mayoría de las células pasa la mayor parte de su vida en la \_\_\_\_\_.
  - profase
  - metafase
  - anafase
  - telofase
  - interfase
  - a y c
- Los cromosomas se alinean en medio del huso durante la \_\_\_\_\_.
  - profase
  - metafase
  - anafase
  - telofase
  - interfase
  - citocinesis
- El huso se une a los cromosomas en el \_\_\_\_\_.
  - centriolo
  - anillo contráctil
  - centrómero
  - centrosoma
- Sólo la \_\_\_\_\_ no es una etapa de la mitosis.
  - profase
  - interfase
  - metafase
  - anafase
- En las fases de la interfase, la G significa \_\_\_\_\_.
  - hueco/intervalo
  - crecimiento
  - Gey
  - gen

## Actividades de análisis de datos

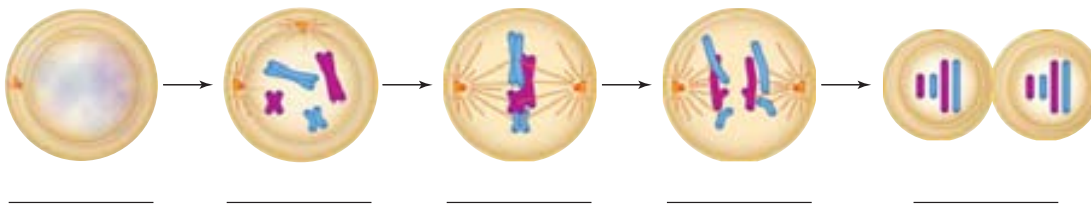
**Las células HeLa son un lío genético** Las células HeLa continúan siendo una herramienta muy útil en la investigación sobre el cáncer. Uno de los primeros descubrimientos realizados con ellas fue que el número cromosómico de las células de esta línea celular era variable. El panel de cromosomas en la **figura 11.12**, publicado originalmente en 1989 por Nicholas Popescu y Joseph DiPaolo, muestra todos los cromosomas de una célula HeLa en metafase.



**Figura 11.12** Cromosomas en una célula HeLa.

1. ¿Cuál es el número cromosómico de esta célula HeLa?
2. ¿Cuántos cromosomas adicionales tiene esta célula en comparación con una célula normal del cuerpo?
3. ¿Puedes decir si esta célula viene de una mujer? ¿Cómo?

9. Completa con el nombre de cada fase, los espacios en el diagrama del núcleo de la parte inferior.



10. La interfase es la parte del ciclo celular en la cual \_\_\_\_\_.
  - a. una célula deja de funcionar
  - b. se forma el huso
  - c. una célula crece y duplica su ADN
  - d. precede la mitosis
11. Después de la mitosis, el número cromosómico de una célula descendiente es \_\_\_\_\_ de la célula parental.
  - a. el mismo
  - b. la mitad
  - c. modificado en comparación con el
  - d. el doble en comparación
12. Menciona el nombre de algún punto de control genético.
13. ¿Cuál de las siguientes definiciones abarca a las otras dos?
  - a. cáncer
  - b. neoplasma
  - c. tumor
14. Relaciona las columnas.
 

___ placa celular	a. protuberancia de células
___ huso	b. hecho de microfilamentos
___ tumor	c. divide las células vegetales
___ surco de segmentación	d. organiza el huso
___ anillo contráctil	e. células metastásicas
___ cáncer	f. hecho de microtúbulos
___ centrosomas	g. hendidura
15. Relaciona cada fase con los eventos enlistados.
 

___ metafase	a. las cromátidas hermanas se separan
___ profase	b. los cromosomas comienzan a condensarse
___ telofase	c. se forman dos nuevos núcleos
___ anafase	d. todos los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador del huso

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Cuando una célula se reproduce por mitosis y división citoplásmica, ¿concluye su vida?



2. La célula eucarionte de la imagen del lado izquierdo está en el proceso de división citoplásmica. ¿Es una célula vegetal o animal? ¿Cómo lo sabes?
3. La exposición a radioisótopos u otras fuentes de radiación puede dañar el ADN. Las personas que se exponen a altos niveles de radiación enfrentan una condición denominada envenenamiento por radiación. ¿Por qué crees que la pérdida del cabello y el daño a la pared del intestino son síntomas tempranos de este padecimiento? Especula sobre por qué la radiación se utiliza como terapia para tratar algunos tipos de cáncer.
4. Supón que tienes una forma de cuantificar la cantidad de ADN en una célula durante todo el ciclo celular. Si tu primera medida fuera en la fase G1, ¿en qué puntos del resto del ciclo observarías cambios en la cantidad de ADN por célula?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Ciclo celular; Mitosis; División citoplásmica; Neoplasmas; Ciclo celular y cáncer.

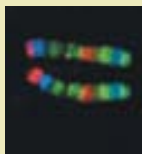
\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Antes de iniciar este capítulo sobre las bases celulares de la reproducción sexual, asegúrate de tener claros los conceptos de organización estructural de los cromosomas (sección 8.2) y comprender cómo funcionan los genes (9.2). Emplearás tu conocimiento sobre la replicación del ADN (8.6), la división citoplásmica (11.4) y los controles del ciclo celular (11.5) cuando comparemos la meiosis con la mitosis (11.2). También verás una vez más los microtúbulos (4.10), los organismos genéticamente idénticos (8.7) y los efectos de las mutaciones (9.6).



### Reproducción sexual frente a reproducción asexual

En la reproducción asexual, un solo progenitor transmite sus genes a la descendencia. En la reproducción sexual, la descendencia hereda sus genes

de dos progenitores que normalmente difieren en algún número de alelos. Las diferencias en los alelos son la base de las diferencias en los caracteres.



### Etapas de la meiosis

La meiosis es el mecanismo de división celular que sólo se realiza en las células especializadas en la reproducción sexual. La meiosis reduce el número cromosómico al distri-

buir en cuatro nuevos núcleos los cromosomas de las células reproductoras.

# 12 Meiosis y reproducción sexual

## 12.1 ¿Por qué existe el sexo?

Si la función de la reproducción fuera sólo la perpetuación de los genes, entonces la reproducción asexual ganaría la carrera evolutiva. En la reproducción asexual, todos los genes de un individuo son heredados a su descendencia. En la **reproducción sexual**, en cambio, se combinan los genes de dos progenitores (**figura 12.1**) de tal forma que sólo la mitad de la información genética de cada progenitor es heredada a la descendencia.

¿Entonces por qué existe el sexo? La variación en la forma y la combinación de los caracteres heredables son características de las poblaciones que se reproducen sexualmente. Algunos de estos caracteres permiten que sus portadores se desarrollen de manera óptima en ambientes particulares. Todos los descendientes de los organismos que se reproducen por la vía asexual son clones de sus progenitores, por lo cual están adaptados de la misma forma a un ambiente particular y son igualmente vulnerables a los cambios en el mismo. En contraste, la descendencia de los organismos que se reproducen por la vía sexual tiene combinaciones únicas de varios caracteres. Su diversidad como grupo les proporciona flexibilidad: una mayor oportunidad de sobrevivir a cambios en el ambiente que la que tienen los clones asexuales. Algunos de ellos pueden tener una combinación particular de caracteres que los adapte perfectamente al ambiente cambiante.

Otros organismos forman parte del ambiente y, como tales, también son susceptibles al cambio. Piensa en un depredador y su presa, por ejemplo los zorros y los conejos. Si un conejo es más veloz que otros, podrá escapar más fácilmente de sus depredadores zorros y tendrá una mayor oportunidad de sobrevivir y heredar los genes que lo convierten en una presa más difícil de capturar. De esta manera, los conejos serían más veloces y podrían escapar de sus depredadores con el paso de las generaciones. Por otra parte, si un zorro es mejor que otros para capturar conejos, incluso a los más veloces, tendrá más posibilidades de alimentarse, sobrevivir y de heredar los genes que le ayudaron en la caza a su descendencia. Con el transcurso de las generaciones, los zorros tenderían a ser mejores depredadores. Conforme una especie evoluciona, también lo hacen las demás, una idea conocida como la hipótesis de la

**reproducción sexual** Mecanismo reproductivo mediante el cual la descendencia surge a partir de dos progenitores y hereda los genes de ambos.

Reina Roja, en referencia al libro *Alicia a través del espejo y lo que Alicia encontró allí*, de Lewis Carroll. En el libro, la Reina de Corazones dice a Alicia: "Hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio".

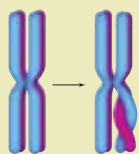
Un carácter adaptativo tiende a propagarse de manera más rápida en una población que se reproduce por la vía sexual que en una que lo hace por la vía asexual. ¿Por qué? En la reproducción asexual, el único mecanismo que permite el surgimiento de nuevas combinaciones de caracteres es la mutación. Un carácter adaptativo es transferido de una generación a la siguiente junto con el mismo conjunto de otros caracteres, ya sean adaptativos o no. En contraste, la reproducción sexual mezcla los genes de individuos que a menudo tienen diferentes formas de caracteres. Este tipo de reproducción genera nuevas combinaciones de caracteres en menos generaciones que las mutaciones por sí solas.



**Figura 12.1** Instantes de las etapas de reproducción sexual en los humanos (*página opuesta*) y en las plantas (*izquierda*). La reproducción sexual combina el material genético de dos organismos.

En las plantas con flor, los granos de polen (*naranja*) germinan en los carpelos de la flor (*amarillo*). Los tubos de polen que contienen los gametos masculinos se desarrollan desde los granos de polen hacia el interior de los tejidos del ovario, en donde se alojan los gametos femeninos de la flor.

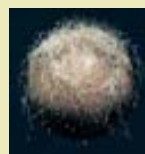
Sin embargo, aunque los organismos que se reproducen por la vía sexual sean más diversos genéticamente hablando, eso no significa que hayan ganado la carrera evolutiva. En términos de número de individuos y permanencia histórica de sus linajes, los organismos más exitosos en la Tierra son las bacterias, las cuales se reproducen por un mecanismo completamente distinto del sexual.



### Recombinación y distribución aleatoria

Durante la meiosis, los cromosomas homólogos se juntan e intercambian segmentos. Después se distribuyen de manera

aleatoria en núcleos independientes. Ambos procesos conducen hacia novedosas combinaciones de alelos entre la descendencia.



### Reproducción sexual en el contexto de los ciclos de vida

Los gametos de individuos masculinos y femeninos se forman por diferentes mecanismos, pero la

meiosis participa en ambos procesos. En la mayoría de las plantas, la formación de esporas y otros eventos se interponen entre la meiosis y la formación de gametos.



### Mitosis y meiosis comparadas

Algunas similitudes entre la mitosis y la meiosis sugieren que la meiosis pudo haber surgido por medio de la remodelación

de un mecanismo que ya existía para la mitosis y antes de ella para reparar el ADN dañado.



## 12.2 La meiosis divide el número cromosómico a la mitad

- › La reproducción asexual produce clones.
  - › La reproducción sexual combina alelos de dos progenitores.
  - › La meiosis es la base de la reproducción sexual; es un mecanismo de división nuclear que ocurre en las células reproductivas inmaduras de los eucariontes.
- ◀ Vínculos a Clones 8.1, Cromosomas eucariontes 8.2, Replicación del ADN 8.6, Organismos genéticamente idénticos 8.7, Genes 9.2, Cromosomas homólogos, reproducción asexual y mitosis 11.2

### Introducción a alelos

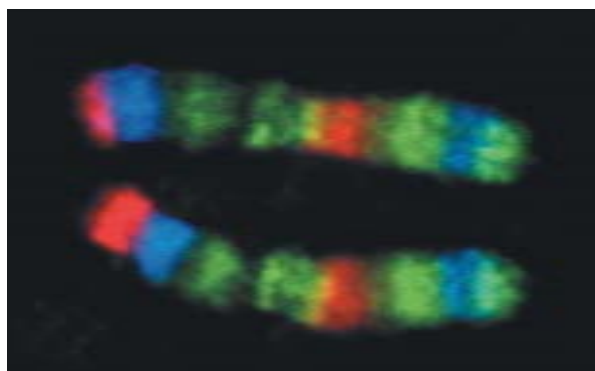
Los genes de un individuo contienen, en conjunto, la información necesaria para formar un nuevo individuo (sección 8.7). Toda la descendencia de un organismo asexual hereda el mismo número y tipo de genes; por lo tanto, con excepción de las mutaciones ocurridas, todos son clones del progenitor (sección 8.1).

La herencia es más complicada en la reproducción sexual porque dos progenitores aportan los genes de la descendencia. Las células **somáticas** (del cuerpo) de los organismos pluricelulares que se reproducen sexualmente contienen pares de cromosomas. Normalmente un cromosoma de cada par es de origen materno y el otro es de origen paterno (figura 12.2). Con excepción del par de cromosomas sexuales no idénticos, los dos cromosomas de cada par contienen el mismo conjunto de genes.

Si las secuencias de ADN de cada par de genes fueran idénticas, entonces la reproducción sexual produciría clones, como lo hace la reproducción asexual. Imagina lo que sucedería: toda la población humana podría estar compuesta por clones, en cuyo caso todos serían exactamente iguales en apariencia.

Pero los genes de cada par a menudo no son idénticos. ¿Por qué? Las mutaciones se acumulan de manera inevitable en el ADN y modifican su secuencia. De este modo, los genes de cada par difieren (al menos) un poco. Si las secuencias son suficientemente distintas, aquellos genes codificarán productos diferentes (sección 9.6). Las formas distintas del mismo gen son llamadas **alelos**.

Los alelos influyen sobre miles de caracteres. Por ejemplo, el gen de la beta globina, que discutimos en la sección 9.6, tiene más de



**Figura 12.2** Cromosomas homólogos. Normalmente un cromosoma de cada par se hereda de la madre y otro del padre. Los parches de colores en esta micrografía de fluorescencia indican las secuencias correspondientes de ADN en los cromosomas.

Estos cromosomas contienen el mismo conjunto de genes, pero las secuencias de ADN de cualquiera de estos genes pueden variar ligeramente de aquellas en el cromosoma homólogo. Las formas distintas de un gen son llamadas alelos.

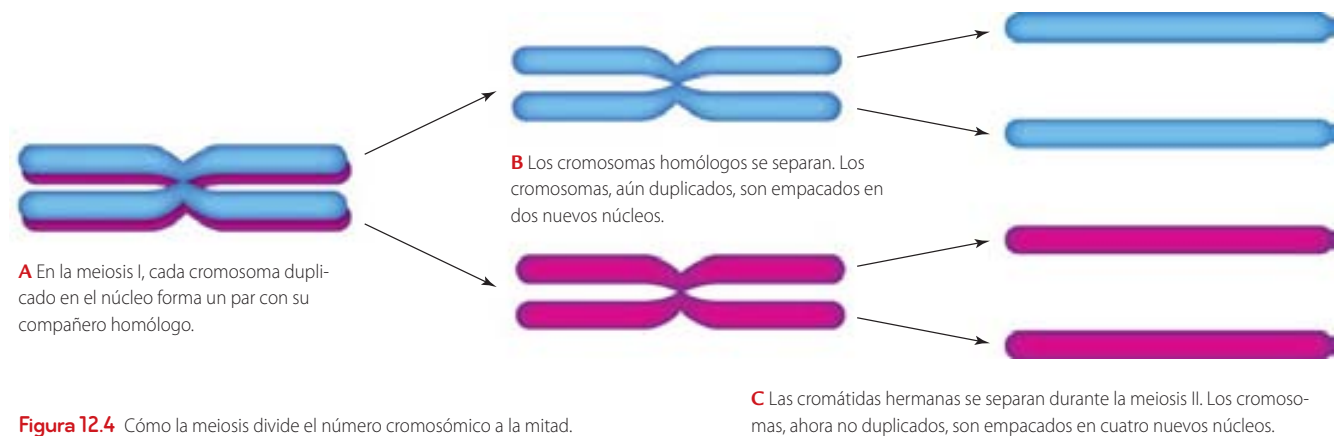
700 alelos: uno de ellos provoca la anemia falciforme, mientras que otro causa la beta talasemia y así sucesivamente. El gen de la beta globina es sólo uno de los cerca de 30 000 genes humanos, la mayoría de los cuales tienen múltiples alelos. Los alelos son una de las razones por las que los individuos de una especie de reproducción sexual no son física ni genéticamente idénticos. La descendencia de este tipo de organismos hereda nuevas combinaciones de alelos, que son la base de nuevas combinaciones de caracteres.

### En qué consiste la meiosis

La reproducción sexual involucra la fusión de células reproductivas que provienen de dos progenitores. Para realizarse requiere **meiosis**, un mecanismo de división nuclear que divide el número cromosómico a la mitad. El proceso de la reproducción sexual comienza con la meiosis de las **células germinales**, las cuales son células reproductivas inmaduras. La meiosis de las células



**Figura 12.3 Animada** Ejemplos de órganos reproductivos. En los órganos reproductivos, la meiosis de células germinales da lugar a gametos: óvulos y espermatozoides en los humanos, ovocélulas y células espermáticas en las plantas con flor.

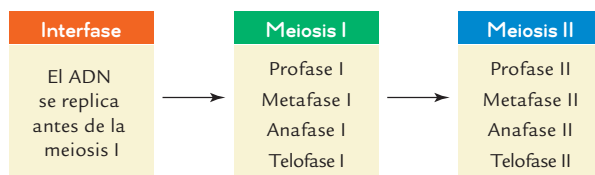


**Figura 12.4** Cómo la meiosis divide el número cromosómico a la mitad.

germinales produce células reproductivas maduras conocidas como **gametos**. Un espermatozoide es un ejemplo de un gameto masculino y un óvulo es ejemplo de uno femenino. Los gametos generalmente se forman dentro de órganos o estructuras reproductivas especiales (figura 12.3).

Los gametos tienen un solo conjunto completo de cromosomas, por lo cual son **haploides** ( $n$ ): su número cromosómico es la mitad del número diploide ( $2n$ ) (sección 8.2). Las células del cuerpo humano son diploides y tienen 23 pares de cromosomas homólogos. La meiosis de una célula germinal humana ( $2n$ ) normalmente produce gametos con 23 cromosomas: uno de cada par ( $n$ ). El número cromosómico diploide se restablece en la **fertilización**, cuando dos gametos haploides (un óvulo y un espermatozoide, por ejemplo) se fusionan para formar un **cigoto**, primera célula de un nuevo individuo.

La primera parte de la meiosis es similar a la mitosis. Una célula duplica su ADN antes de iniciar el proceso de división nuclear. Al igual que en la mitosis, los microtúbulos del huso mueven los cromosomas duplicados hacia los polos opuestos del mismo. Sin embargo, la meiosis distribuye los cromosomas en nuevos núcleos, pero lo hace en dos ocasiones, por lo cual se obtienen cuatro núcleos haploides. Las dos divisiones nucleares consecutivas son llamadas meiosis I y meiosis II:



En algunas células no hay un intervalo que separe estas dos etapas. En otras células, la interfase sin replicación de ADN se realiza entre la meiosis I y la meiosis II.

Durante la meiosis I, cada cromosoma duplicado se alinea con su homólogo correspondiente (figura 12.4A). Luego, los cromosomas homólogos son apartados uno del otro (figura 12.4B).

Después de la separación, cada cromosoma homólogo termina en un nuevo núcleo. En esta etapa, los cromosomas permanecen duplicados (las cromátidas hermanas se mantienen unidas una con otra).

Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas de cada cromosoma son separadas, de manera que cada una se convierte en un cromosoma individual no duplicado (figura 12.4C). Los cromosomas son distribuidos en cuatro nuevos núcleos. Los núcleos ahora son haploides ( $n$ ) porque contienen una versión no duplicada de cada cromosoma.

De esta manera, la meiosis divide los cromosomas de un núcleo diploide ( $2n$ ) en cuatro núcleos haploides ( $n$ ). En la siguiente sección se describe en mayor detalle este proceso.

**alelos** Formas de un gen que codifican versiones ligeramente distintas de una proteína.

**célula germinal** Célula reproductiva diploide que da lugar a gametos haploides por medio de meiosis.

**cigoto** Célula formada por la fusión de dos gametos; primera célula de un nuevo individuo.

**fertilización** Fusión de dos gametos para formar un cigoto.

**gameto** Célula reproductiva haploide madura; por ejemplo, un óvulo o un espermatozoide.

**haploide** Célula que contiene un cromosoma de cada tipo, característico de la especie.

**meiosis** Proceso de división nuclear que divide el número cromosómico a la mitad. Es la base de la reproducción sexual.

**somático** Relativo al cuerpo.

### Para repasar en casa ¿Por qué las poblaciones que se reproducen por la vía sexual suelen tener más variación en sus caracteres heredables?

- Los genes equivalentes de cromosomas homólogos que varían en secuencia son llamados alelos.
- Los alelos son la base los caracteres. La reproducción sexual combina alelos de dos progenitores.
- El proceso de división nuclear de la meiosis es la base de la reproducción sexual en los eucariontes y antecede la formación de gametos o esporas.
- La meiosis divide el número cromosómico diploide ( $2n$ ) a la mitad, dando como resultado una célula haploide ( $n$ ). Cuando dos gametos se fusionan en la fertilización, el número cromosómico se restablece. El cigoto que resulta tiene dos juegos de cromosomas, uno de cada progenitor.

## 12.3 Procesos de la meiosis

- La meiosis divide a la mitad el número cromosómico.
- Durante la meiosis, los cromosomas de un núcleo diploide se distribuyen en cuatro núcleos haploides.
- ◀ Vínculos a Número cromosómico diploide 8.2, Replicación del ADN 8.6, Mitosis 11.2

La replicación del ADN ocurre antes de la meiosis, por lo cual los cromosomas están duplicados en el momento en que inicia la meiosis I: cada cromosoma consta de dos cromátidas hermanas. El núcleo es diploide ( $2n$ ): contiene dos conjuntos completos de cromosomas, uno de cada progenitor. A continuación describiremos los eventos celulares que ocurren durante la meiosis.

**Figura 12.5 Animada** La meiosis. Dos pares de cromosomas son representados en una célula animal diploide ( $2n$ ). Los cromosomas homólogos son indicados en azul y rosa. Las micrografías muestran la meiosis en una célula vegetal de una azucena (*Lilium regale*).

➤➤ **Adivina:** ¿En qué fase de la meiosis se reduce el número cromosómico?  
Respuesta: En la anafase I

**Meiosis I** La primera etapa de la meiosis I es la profase I (figura 12.5). Durante esta fase, los cromosomas se condensan y los homólogos se alinean cercanamente e intercambian algunos segmentos (veremos más sobre el intercambio de segmentos en la siguiente sección). El centrosoma se duplica junto con sus dos centriolos. Cuando se rompe la membrana nuclear, un centriolo se mueve hacia el lado opuesto de la célula. Los microtúbulos del huso comienzan a extenderse desde los centrosomas 1.

Al final de la profase I, los microtúbulos del huso unen los cromosomas con los polos del huso. Cada cromosoma ahora está unido con un polo del huso y su homólogo correspondiente está unido con el otro polo. Los microtúbulos se extienden y acortan, empujando y jalando los cromosomas. En la metafase I, todas los microtúbulos tienen la misma longitud y los cromosomas están alineados justo en medio de los dos polos del huso 2.

En la anafase I, los microtúbulos del huso separan los cromosomas homólogos y los conducen hacia polos opuestos del huso 3.

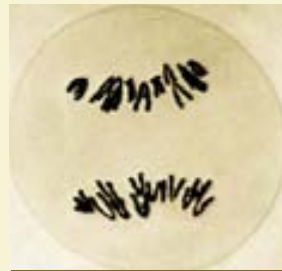
### Meiosis I Un núcleo diploide que genera dos núcleos haploides



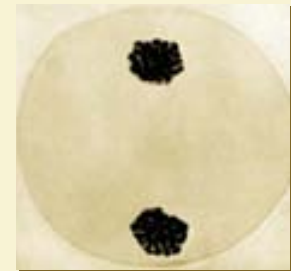
1 Profase I. Los cromosomas homólogos se condensan, se organizan en parejas e intercambian segmentos. Los microtúbulos del huso se unen con ellos cuando la membrana nuclear se rompe.



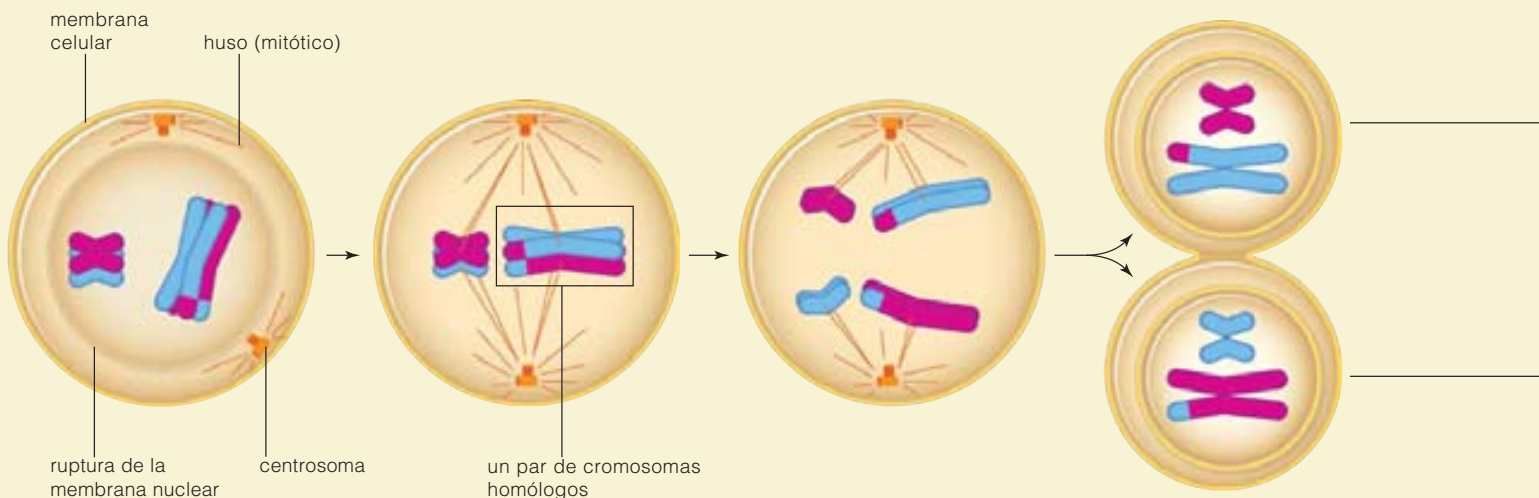
2 Metafase I. Los pares de cromosomas homólogos se alinean en medio de los polos del huso.



3 Anafase I. Los cromosomas homólogos se separan y comienzan a desplazarse hacia los polos del huso.



4 Telofase I. Dos grupos de cromosomas alcanzan los polos del huso. Una nueva membrana nuclear se forma alrededor de cada grupo, de tal manera que se forman dos núcleos haploides ( $n$ ).



. Durante la telofase I, los cromosomas alcanzan los polos del huso **4** y se forman nuevas membranas nucleares alrededor de los dos grupos de cromosomas, los cuales relajan su grado de condensación. Cada uno de los dos núcleos haploides ( $n$ ) que se forman contiene un conjunto de cromosomas (duplicados). En este punto, el citoplasma puede dividirse para formar dos células haploides. En algunas células la interfase ocurre al final de la meiosis I, pero el ADN no se replica antes de comenzar la meiosis II.

**Meiosis II** Durante la profase II, los cromosomas se condensan al tiempo que se forma el huso. Un centriolo se mueve hacia el lado opuesto de cada núcleo nuevo y la membrana nuclear se rompe. Al final de la profase II, los microtúbulos conectan los cromosomas con los polos del huso, de modo que cada cromátida está unida con uno de los polos, mientras que su hermana se une con el polo opuesto **5**. Los microtúbulos empujan y jalan los cromosomas conforme se extienden y acortan. En la metafase II, todos los microtúbulos tienen

la misma longitud y los cromosomas se alinean justo en medio de los dos polos del huso **6**.

En la anafase II, los microtúbulos del huso separan las cromátidas hermanas **7**. Ahora cada cromosoma está conformado por una molécula de ADN. Durante la telofase II, los cromosomas (ahora no duplicados) alcanzan los polos del huso **8**. Las nuevas membranas nucleares se forman alrededor de cuatro grupos de cromosomas y el ADN relaja su grado de condensación. Cada uno de los cuatro núcleos haploides ( $n$ ) que se forman contiene un conjunto de cromosomas no duplicados. El citoplasma puede dividirse, dando lugar a cuatro células haploides.

### Para repasar en casa ¿Qué ocurre en una célula durante la meiosis?

➤ Durante la meiosis, el núcleo de una célula diploide ( $2n$ ) se divide dos veces. Como resultado, se forman cuatro núcleos haploides ( $n$ ), cada uno con un conjunto íntegro de cromosomas, es decir, uno de cada tipo.

## Meiosis II Dos núcleos haploides que generan cuatro núcleos haploides



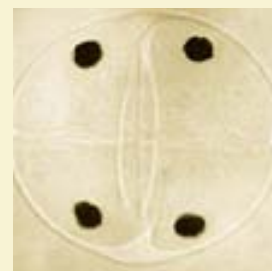
**5** Profase II. Los cromosomas se condensan. Cuando se rompe la membrana nuclear, los microtúbulos del huso se unen con cada una de las cromátidas hermanas.



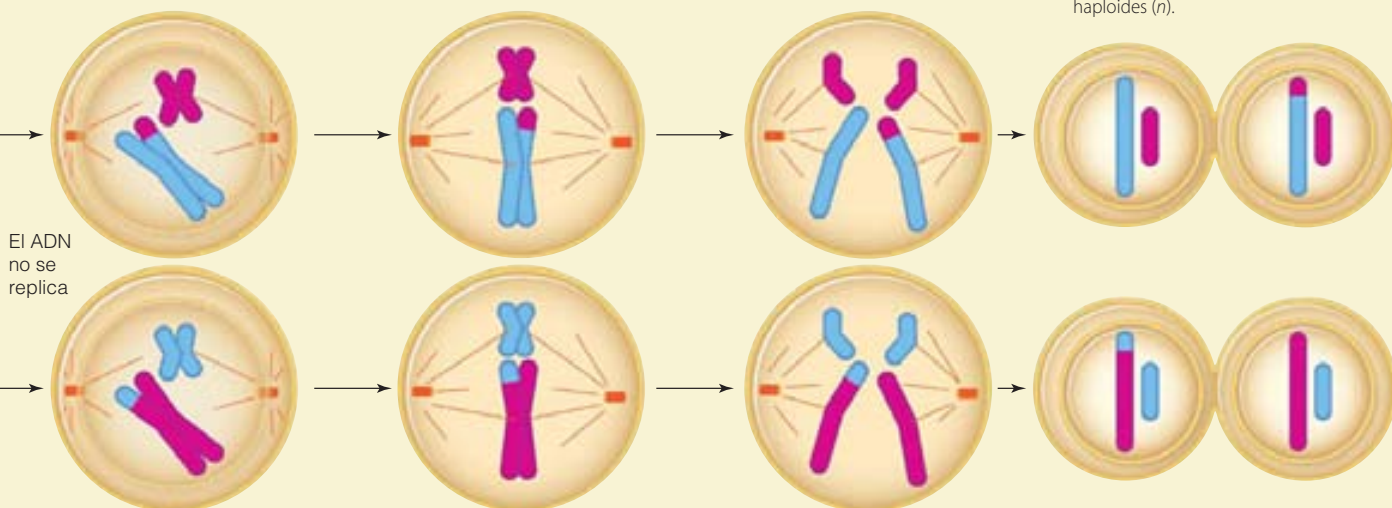
**6** Metafase II. Los cromosomas (aún duplicados) se alinean en medio de los dos polos del huso



**7** Anafase II. Todas las cromátidas hermanas se separan. Los cromosomas no duplicados se dirigen hacia los polos del huso.



**8** Telofase II. Cada uno de los grupos de cromosomas alcanza un polo del huso. Una nueva membrana nuclear rodea cada grupo, formando cuatro núcleos haploides ( $n$ ).





## 12.4 Cómo la meiosis introduce variaciones en los caracteres

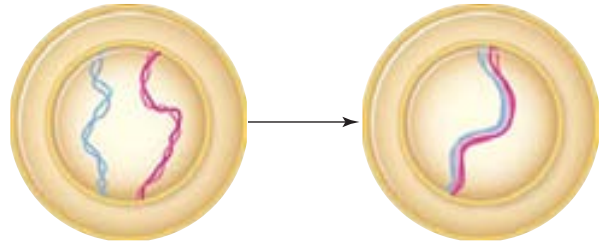
- ▶ El entrecruzamiento y la distribución aleatoria de cromosomas en los gametos producen nuevas combinaciones de caracteres entre la descendencia de los organismos de reproducción sexual.
- ◀ Vínculo a Estructura de los cromosomas 8.2

En la sección anterior mencionamos que los cromosomas duplicados intercambian segmentos con sus homólogos correspondientes durante la profase I. También describimos cómo se alinean los cromosomas homólogos para después separarse durante la anafase I. Ambos eventos introducen combinaciones novedosas de alelos en los gametos. Junto con la fertilización, estos eventos contribuyen

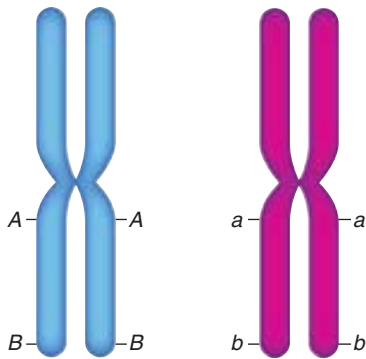
a la variación en las combinaciones de caracteres entre la descendencia de las especies que se reproducen por la vía sexual.

### Entrecruzamiento en la profase I

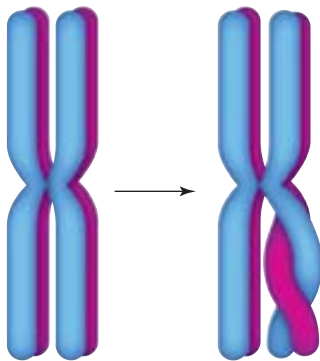
En la profase I de la meiosis, todos los cromosomas de una célula germinal se condensan. Cuando lo hacen, cada uno se reúne con su homólogo. Las cromátidas de un cromosoma homólogo se alinean estrechamente con las cromátidas del otro a todo lo largo:



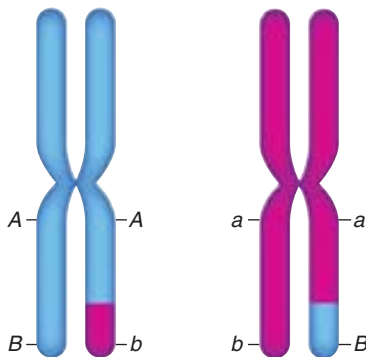
**A** Aquí nos enfocamos en sólo dos de los muchos genes de un cromosoma. En este ejemplo, un gen tiene los alelos *A* y *a*; el otro tiene los alelos *B* y *b*.



**B** La cercanía entre los cromosomas homólogos promueve el entrecruzamiento entre las cromátidas no hermanas. Las cromátidas de origen materno y paterno intercambian algunos fragmentos correspondientes.



**C** El entrecruzamiento combina alelos maternos y paternos de cromosomas homólogos.



Esta orientación estrecha favorece el **entrecruzamiento**, un proceso en el cual un cromosoma y su homólogo intercambian fragmentos correspondientes de ADN (figura 12.6). Los cromosomas homólogos pueden intercambiar cualquier segmento o segmentos de ADN a lo largo de su secuencia, aunque los entrecruzamientos suelen realizarse con mayor frecuencia en ciertas regiones.

El intercambio de segmentos de ADN distribuye de manera aleatoria los alelos entre los cromosomas homólogos. Modifica las combinaciones de alelos que ocurren en los cromosomas parentales y produce nuevas combinaciones en los cromosomas de los gametos. De esta manera, el entrecruzamiento introduce combinaciones novedosas de caracteres entre la descendencia. Éste es un proceso normal y frecuente en la meiosis, pero la tasa de entrecruzamiento varía entre las especies y entre los cromosomas. En los humanos, se realizan entre 46 y 95 entrecruzamientos en cada meiosis, es decir, en promedio un cromosoma se entrecruza por lo menos en una ocasión.

### Segregación de cromosomas en los gametos

Normalmente todos los nuevos núcleos formados en la meiosis I reciben el mismo número de cromosomas. Sin embargo, el núcleo puede contener los cromosomas maternos, paternos o una mezcla de ambos. Esta distribución ocurre mediante un proceso totalmente aleatorio. La probabilidad de que un cromosoma materno o paterno termine en un núcleo determinado es de 50 por ciento. ¿Por qué? La respuesta está relacionada con el mecanismo por el cual el huso segrega los cromosomas homólogos durante la meiosis I.

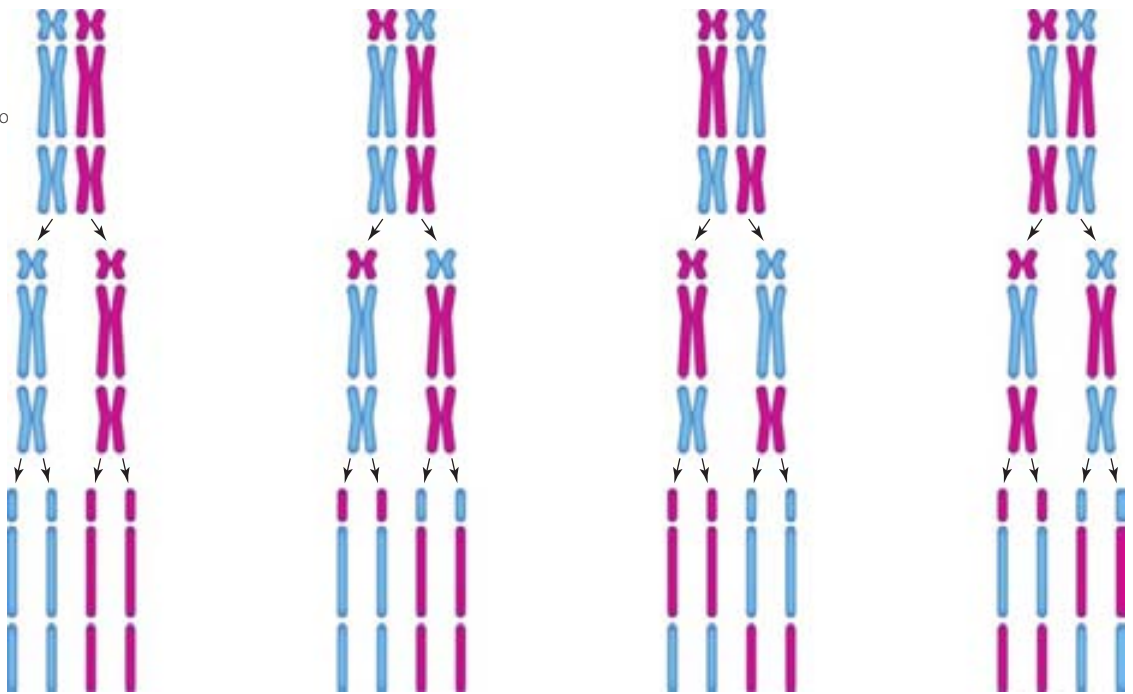
El proceso de la segregación de cromosomas inicia en la profase I. Imagina una de tus células germinales experimentando meiosis. Los entrecruzamientos han producido mosaicos genéticos de sus cromosomas, pero por simplicidad hagamos a un lado el entrecruzamiento por un momento. Sólo llama cromosomas maternos a los 23 cromosomas que heredaste de tu madre y cromosomas paternos a los 23 cromosomas de tu padre.

**Figura 12.6 Animada** Entrecruzamiento. El azul es el color del cromosoma paterno y el rosa el de su homólogo materno. Para mayor claridad, mostramos sólo un par de cromosomas homólogos y un entrecruzamiento, pero en realidad puede ocurrir más de un evento de este tipo entre cada par de cromosomas homólogos.

1 Los cuatro posibles alineamientos de tres pares de cromosomas en un núcleo durante la metafase I.

2 Resultado de las combinaciones entre cromosomas maternos y paternos en los dos núcleos formados en la telofase I.

3 Resultado de las combinaciones entre cromosomas de origen materno y paterno en los cuatro núcleos que se producen en la telofase II. Son posibles ocho diferentes combinaciones.



**Figura 12.7 Animada** Segregación hipotética de tres pares de cromosomas en la meiosis I. Los cromosomas maternos están representados en *rosa* y los paternos, en *azul*. Durante la telofase I, los cromosomas de cada par son empacados de manera aleatoria en cada núcleo. Por simplicidad, no incluimos eventos de entrecruzamiento en este ejemplo, por lo cual todas las cromátidas hermanas son idénticas.

Durante la profase I, los microtúbulos unen los cromosomas de tus células con los polos del huso mitótico. La probabilidad de que todos los cromosomas maternos o paternos se unan al mismo polo es muy baja. Los microtúbulos que se extienden desde un polo del huso se unen con el centrómero del primer cromosoma que encuentran, sin importar si éste es de origen materno o paterno. Cada miembro del par homólogo se une con un polo opuesto del huso. Por lo tanto, no existe un patrón para que la unión de los cromosomas maternos o paternos se realice en el mismo polo.

Ahora imagina que tus células germinales tienen tan sólo tres pares de cromosomas (figura 12.7). Cerca de la metafase I, esos tres pares de cromosomas son divididos entre los dos polos del huso en una de cuatro formas posibles 1. En la anafase I los cromosomas homólogos son separados y conducidos hacia polos opuestos del huso. Durante la telofase I, se forma un nuevo núcleo alrededor de cada conjunto de cromosomas agrupado en cada polo. Cada núcleo contiene una de las ocho combinaciones posibles de cromosomas maternos y paternos 2.

En la telofase II, cada uno de los dos núcleos se divide y da lugar a dos nuevos núcleos haploides. Los dos nuevos núcleos son idénticos porque no ocurrieron eventos de entrecruzamiento en nuestro ejemplo hipotético, por lo cual todas las cromátidas hermanas eran idénticas. De esta manera, al final de la meiosis de

esta célula, dos (2) polos del huso han separado tres (3) pares de cromosomas. Los cuatro núcleos producidos durante este proceso pueden tener ocho ( $2^3$ ) combinaciones posibles de cromosomas maternos y paternos 3.

Las células a partir de las cuales se forman los gametos humanos tienen no tres, sino 23 pares de cromosomas homólogos. Cada vez que una célula germinal humana experimenta meiosis, los cuatro gametos formados contienen una de las 8388608 (o  $2^{23}$ ) posibles combinaciones de cromosomas homólogos. Ese número no considera los eventos de entrecruzamiento, durante los cuales se combinan los alelos maternos y paternos de los cromosomas, ni la fusión con otro gameto durante la fertilización. ¿Te das cuenta del número de combinaciones de caracteres que existen entre las distintas generaciones de tu árbol genealógico?

### Para repasar en casa ¿Cómo son introducidas las variaciones en las combinaciones de caracteres durante la meiosis?

- El entrecruzamiento es la recombinación entre cromátidas no hermanas de cromosomas homólogos durante la profase I. Produce nuevas combinaciones de alelos parentales.
- En la profase I, los cromosomas homólogos se pueden unir a cualquiera de los dos polos del huso, así que cada miembro del par homólogo puede empacarse en cualquiera de los dos nuevos núcleos. En consecuencia, la distribución aleatoria de los cromosomas homólogos aumenta el número de combinaciones potenciales de alelos maternos y paternos en los gametos.

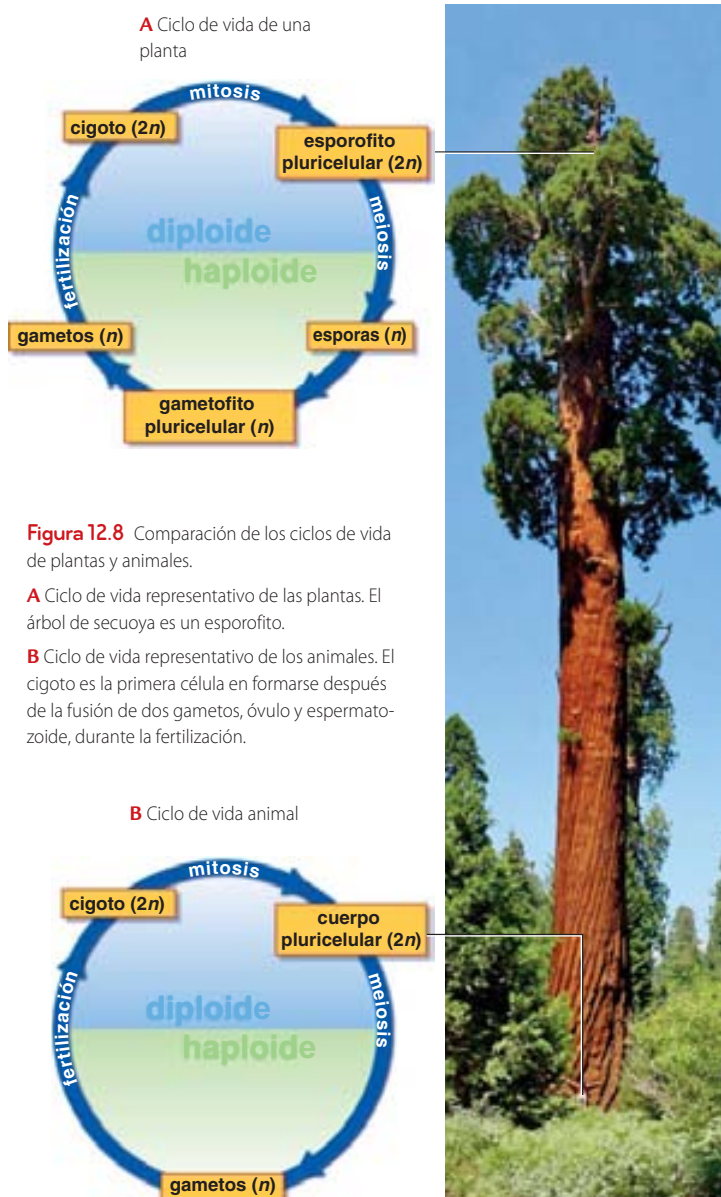
**entrecruzamiento** Proceso por el cual los cromosomas homólogos intercambian segmentos correspondientes durante la profase I de la meiosis.

## 12.5 De los gametos a la descendencia

- › Los detalles de la formación de gametos varían entre plantas y animales, pero la meiosis es un factor común.
- ◀ Vínculos a Flagelos 4.10 y División citoplásmica 11.4

Los gametos son las células reproductivas especializadas que son la base de la reproducción sexual. Todos los gametos son haploides, pero son distintos en algunos detalles. Por ejemplo, los gametos masculinos humanos (espermatozoides) tienen un flagelo (sección 4.10), los espermatozoides de las zarigüeyas tienen dos y los de los nemátodos no tienen ninguno. Los gametos masculinos de las plantas con flor consisten simplemente en un núcleo. En los capítulos siguientes revisaremos con mayor detalle la reproducción, pero antes de eso necesitarás conocer algunos conceptos útiles.

**Formación de gametos en las plantas** Durante el ciclo de vida de las plantas se forman dos tipos de cuerpos pluricelulares:



esporofitos y gametofitos. Un **esporofito** es generalmente diploide y sus esporas se forman por medio de meiosis en sus partes especializadas. Las esporas constan de una o varias células haploides. Estas células experimentan mitosis y se desarrollan en los **gametofitos**, cuerpos haploides pluricelulares en los cuales se producen uno o más gametos. El árbol de secuoya es un ejemplo de un esporofito (figura 12.8A). Los gametofitos masculino y femenino se desarrollan dentro de diferentes tipos de conos formados en cada árbol. En las plantas con flor, los gametofitos se forman en las flores, las cuales son brotes reproductivos especializados del cuerpo del esporofito.

**Formación de gametos en los animales** En el ciclo de vida de un animal común, un cigoto madura en un cuerpo pluricelular que produce gametos (figura 12.8B). Los gametos animales surgen por la meiosis de células germinales diploides. En los animales de sexo masculino (figura 12.9), las células germinales se desarrollan en un espermatozoides primario (1). Estas células experimentan la meiosis I, que produce dos espermatozoides secundarios haploides (2), los cuales experimentan meiosis II y se convierten en cuatro espermátidas (3). Finalmente, cada espermátida madura en un **espermatozoide** (4).

En los animales de sexo femenino (figura 12.10), una célula germinal se convierte en un ovocito primario, es decir, en un óvulo inmaduro (5). Al igual que los espermatozoides primarios, esta célula experimenta meiosis y división. Cuando el ovocito se divide después de la meiosis I, se forman dos células haploides. Sin embargo, el citoplasma del ovocito primario se divide de manera desigual, por lo que las células difieren en tamaño y función. Una de las células se conoce como primer cuerpo polar. La otra, mucho más grande porque recibió la mayor parte del citoplasma materno, se conoce como ovocito secundario (6). Esta célula experimenta meiosis II y división citoplásmica, la cual de nueva cuenta es desigual (7). Una de las células resultantes es un segundo cuerpo polar. La otra célula obtiene la mayor parte del citoplasma y se desarrolla en un gameto femenino llamado **óvulo**.

Debido a la división desigual, el citoplasma de los cuerpos polares es escaso, contiene pocos nutrientes y generalmente no funciona como gameto. Como consecuencia, degenerará al poco tiempo de haberse formado. Su formación simplemente asegura que el óvulo contenga un número cromosómico haploide y la maquinaria metabólica necesaria para soportar las divisiones tempranas de un nuevo individuo.

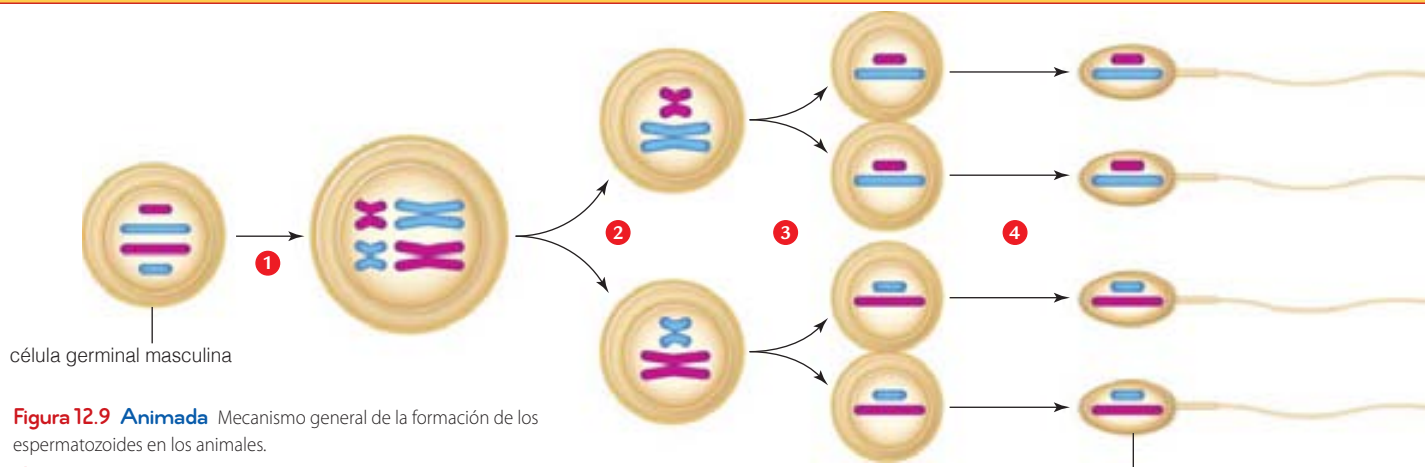
**Fertilización** La meiosis de una célula germinal diploide produce gametos haploides. Cuando dos gametos se fusionan durante la fertilización, el resultado es un cigoto diploide. Por lo tanto, la meiosis divide el número cromosómico a la mitad y la fertilización

**espermatozoide** Gameto masculino maduro.

**esporofito** Fase diploide y productora de esporas en el ciclo de vida de las plantas.

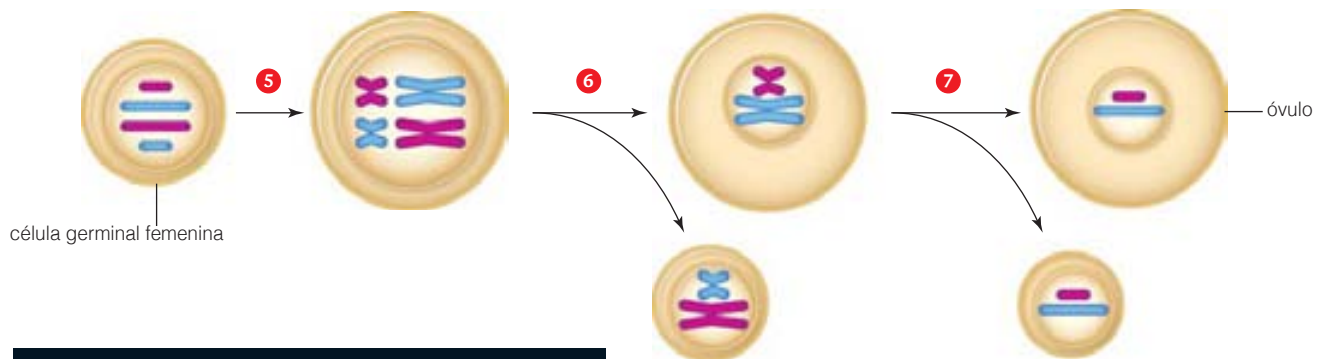
**gametofito** Cuerpo haploide pluricelular en el cual se producen los gametos durante el ciclo de vida de las plantas.

**óvulo** Gameto femenino maduro.



**Figura 12.9 Animada** Mecanismo general de la formación de los espermatozoides en los animales.

- 1 Una célula germinal masculina se desarrolla en un espermatocito primario cuando replica su ADN. Ambos tipos de células son diploides.
- 2 La meiosis I del espermatocito primario produce dos espermatocitos secundarios haploides.
- 3 Cuando los espermatocitos secundarios experimentan la meiosis II, se forman cuatro espermátidas haploides.
- 4 Las espermátidas maduran en espermatozoides (gametos masculinos haploides).



**Figura 12.10 Animada** Mecanismo general de la formación de óvulos en los animales. En el lado izquierdo, se ilustra un óvulo humano rodeado por espermatozoides durante la fertilización.

- 5 Cuando una célula germinal femenina (ovogonia) replica su ADN, se desarrolla en un ovocito primario. Ambos tipos de células son diploides.
- 6 El ovocito primario experimenta meiosis I, formando un ovocito secundario y el primer cuerpo polar. La división citoplásmica desigual provoca que el cuerpo polar sea mucho más pequeño que el ovocito. Ambas células son haploides. Los cuerpos polares generalmente se degeneran.
- 7 La meiosis II, seguida por una división citoplásmica desigual del ovocito secundario, resulta en un cuerpo polar y un óvulo. Ambas células resultantes son haploides.

lo restablece. Si la meiosis no ocurriera antes de la fertilización, el número cromosómico se duplicaría en cada generación. El conjunto de cromosomas de un individuo es como un manual que contiene las instrucciones detalladas, que deben ser seguidas exactamente página por página, para formar un cuerpo que funcione de manera normal. Como verás en el siguiente capítulo, los cambios en el número cromosómico tienen consecuencias drásticas, sobre todo en los animales.

**Para repasar en casa ¿En qué parte del ciclo celular de plantas y animales participa la meiosis?**

- » El desarrollo de gametos y esporas haploides en animales y plantas, respectivamente, es precedido por la meiosis y la división citoplásmica.
- » La unión de dos gametos haploides durante la fertilización resulta en un cigoto diploide.



## 12.6 Mitosis y meiosis: ¿una conexión ancestral?

- Aunque sus resultados son distintos, la mitosis y la meiosis son procesos fundamentalmente similares.
- ◀ Vínculos a Mitosis 11.3, Controles del ciclo celular 11.5

Este capítulo comenzó con una hipótesis sobre las ventajas evolutivas de la reproducción sexual y de la reproducción asexual. La diferencia entre ambos mecanismos parece ser un paso gigante entre la producción de clones y la de descendencia genéticamente variable, pero ¿en realidad lo fue?

Después de experimentar la mitosis y la división citoplásmica, una célula se convierte en dos nuevas células. Este proceso es la base del crecimiento y de la reparación de tejidos en todas las especies pluricelulares. Los eucariontes unicelulares (y algunos pluricelulares) también se reproducen de manera asexual por medio de la mitosis y la división citoplásmica. La reproducción mitótica (asexual) genera clones que son copias idénticas de su progenitor.

La meiosis también inicia con una célula diploide, un tipo de célula especializada en la reproducción. La meiosis de estas células produce gametos haploides. Los gametos de dos progenitores distintos se fusionan para formar un cigoto, el cual es una célula diploide de origen mixto. La reproducción meiótica (sexual) produce una descendencia genéticamente diferente del padre y entre sí.

Aunque su resultado es distinto, hay similitudes sorprendentes en las cuatro etapas que comprenden la mitosis y la meiosis II (figura 12.11). Un ejemplo de ello es la formación, en ambos procesos, de un huso que separa los cromosomas. A nivel molecular hay más similitudes.

Hace mucho tiempo, la maquinaria molecular que soporta la mitosis debió haber sido remodelada para dar lugar a la meiosis. La evidencia que sustenta esta hipótesis incluye un ejército de

moléculas, entre las que se encuentran los productos de los genes *BRCA* (capítulos 10 y 11), los cuales están presentes en todos los eucariontes modernos. Estas moléculas supervisan y reparan las rupturas en el ADN que pueden ocurrir, por ejemplo, durante la replicación del ADN previa a la mitosis. La actividad de los productos de estos genes mantiene la integridad de los cromosomas de una célula. Resulta que el mismo tipo de moléculas supervisan y reparan las rupturas en los cromosomas homólogos durante el entrecruzamiento realizado en la profase I de la meiosis. Algunas de éstas funcionan como proteínas de puntos de control tanto en la mitosis como en la meiosis, por lo que las mutaciones que afecten su función o su tasa de síntesis pueden tener consecuencias sobre los dos procesos de división nuclear.

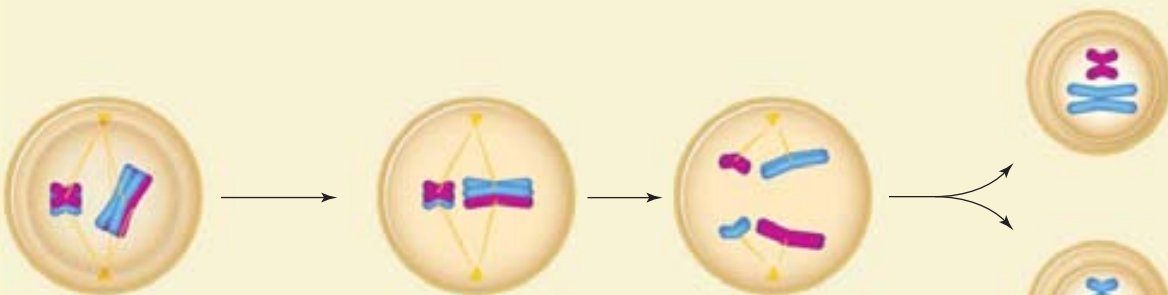
Durante la anafase de la mitosis, las cromátidas hermanas son separadas. ¿Qué pasaría si se mantuvieran juntas? Cada cromosoma duplicado sería conducido a uno o a otro de los polos del huso, que es lo que ocurre precisamente en la anafase I de la meiosis.

La reproducción sexual tal vez se originó por mutaciones que afectaron los procesos de la mitosis. Como verás en los capítulos posteriores, la modificación de procesos existentes es un mecanismo evolutivo común que da lugar a nuevos procesos biológicos.

### Para repasar en casa ¿Están relacionados los procesos de la mitosis y la meiosis?

- La meiosis pudo haber evolucionado a partir de la remodelación de los mecanismos existentes de la mitosis.

### Meiosis I Un núcleo diploide que genera dos núcleos haploides



#### Profase I

- Los cromosomas se condensan.
- Se organizan los pares de cromosomas homólogos.
- Se realiza el entrecruzamiento (no mostrado).
- Se forma el huso y une sus polos con los cromosomas.
- Se rompe la membrana nuclear.

#### Metafase I

- Los cromosomas se alinean justo en medio de los polos del huso.

#### Anafase I

- Los cromosomas homólogos se separan y se mueven hacia polos opuestos del huso.

#### Telofase I

- Cada grupo de cromosomas llega a un polo del huso.
- Se forma una nueva membrana nuclear.
- El grado de condensación de los cromosomas se reduce.

**Figura 12.11** Resumen comparativo de las características distintivas de la mitosis y la meiosis; ambas comienzan con una célula diploide.

Sólo se muestran dos cromosomas maternos y dos paternos. Todos ellos son duplicados en la interfase que precede a la división nuclear. Los microtúbulos del huso desplazan los cromosomas tanto en la mitosis como en la meiosis.

La mitosis no modifica el número cromosómico parental. En cambio, la meiosis lo reduce a la mitad, a un número haploide.

La división celular mitótica es la base de la reproducción asexual entre los eucariontes. También es la base del crecimiento y la reparación de tejidos en las especies eucariontes pluricelulares.

## ¿Por qué existe el sexo? (una vez más)

En la naturaleza existen algunas especies de peces, reptiles y aves, pero no de mamíferos, en las que todos los individuos son femeninos. En el 2004, un grupo de investigadores fusionó dos óvulos de ratón en un tubo de ensayo, formando un embrión sin ADN masculino. El embrión se desarrolló en Kaguya, el primer mamífero sin padre (*derecha*). El ratón creció saludable, se apareó con un ratón masculino y tuvo descendencia. Los investigadores querían saber si los espermatozoides eran necesarios para el desarrollo normal de un organismo.



**¿Cómo votarías?** Un grupo de investigadores obtuvo un ratón sin padre a partir de dos óvulos de ratón. ¿Crees que debería prohibirse este tipo de experimentos con células humanas? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

### Mitosis Un núcleo diploide que genera dos núcleos diploides



#### Profase

- Los cromosomas se condensan.
- El huso se forma y une los cromosomas con sus polos.
- Se rompe la membrana nuclear.



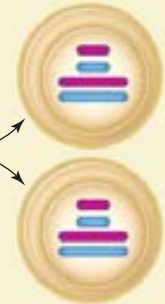
#### Metafase

- Los cromosomas se alinean justo en medio de los polos opuestos del huso.



#### Anafase

- Las cromátidas hermanas se separan y se desplazan hacia polos opuestos del huso.



#### Telofase

- Los dos grupos de cromosomas llegan a polos opuestos del huso.
- Se forman nuevas membranas nucleares.
- El grado de condensación de los cromosomas se reduce.

### Meiosis II Dos núcleos haploides que generan cuatro núcleos haploides



#### Profase II

- Los cromosomas se condensan.
- El huso se forma y une los cromosomas con sus polos.
- Se rompe la membrana nuclear.



#### Metafase II

- Los cromosomas se alinean justo en medio de los polos opuestos del huso.



#### Anafase II

- Las cromátidas hermanas se separan y se desplazan hacia polos opuestos del huso.



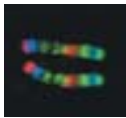
#### Telofase II

- Los dos grupos de cromosomas llegan a polos opuestos del huso.
- Se forman nuevas membranas nucleares.
- El grado de condensación de los cromosomas se reduce.

## Resumen



**Sección 12.1** La **reproducción sexual** combina la información genética de dos progenitores. Bajo ciertas condiciones, la variación de los caracteres entre la descendencia de organismos que se reproducen sexualmente representa una ventaja evolutiva sobre la descendencia genéticamente idéntica.



**Sección 12.2** La descendencia de los organismos que se reproducen por la vía asexual es genéticamente idéntica a su progenitor: son clones. La descendencia de organismos que se reproducen por la vía sexual es distinta de sus padres en los detalles de caracteres compartidos. También son distintos entre sí los individuos de la misma descendencia. La descendencia de los organismos de reproducción sexual hereda pares de cromosomas formados por un cromosoma paterno y otro materno. Los pares de genes equivalentes en cromosomas homólogos pueden variar en secuencia, en cuyo caso son conocidos como **alelos**.

La **meiosis**, un mecanismo de división nuclear que se realiza en **células germinales** eucariontes, precede a la formación de **gametos**. La meiosis disminuye el número cromosómico parental a la mitad. Además, distribuye los alelos parentales de manera aleatoria, de modo que la descendencia hereda nuevas combinaciones de alelos. La fusión de dos gametos **haploides** durante la **fertilización** restablece el número cromosómico parental en el **cigoto**, la primera célula de un nuevo individuo.



**Sección 12.3** Todos los cromosomas son duplicados durante la interfase, antes de la meiosis. Dos divisiones, la meiosis I y la meiosis II, reducen el número cromosómico a la mitad. Durante la meiosis I, la primera división nuclear, cada cromosoma duplicado se alinea con su homólogo correspondiente y después ambos son separados hacia polos opuestos del huso.

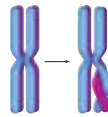
**Profase I.** Los cromosomas se condensan y se alinean estrechamente con sus homólogos. Por lo general, cada par de cromosomas homólogos experimenta entrecruzamiento. Los microtúbulos conforman el huso. Uno de los dos centriolos se mueve hacia el lado opuesto del núcleo. La membrana nuclear se rompe y permite que los microtúbulos que surgen de cada polo se extiendan hacia la región nuclear. Los microtúbulos surgidos de polos opuestos se unen con uno u otro cromosoma de cada par homólogo.

**Metafase I.** La extensión y contracción de los microtúbulos de cada polo localiza los pares de cromosomas homólogos en el ecuador del huso.

**Anafase I.** Los microtúbulos separan a cada cromosoma de su homólogo correspondiente y lo mueven hacia polos opuestos del huso. La anafase I culmina cuando cada grupo de cromosomas se aproxima a cada uno de los polos.

**Telofase I.** Se forman dos núcleos y normalmente el citoplasma se divide. Todos los cromosomas siguen duplicados, es decir, cada uno está formada por dos cromátidas hermanas.

La meiosis II, la segunda división nuclear, se realiza en los dos núcleos producidos durante la meiosis I. Los cromosomas se condensan en la profase II y se alinean durante la metafase II. Las cromátidas hermanas de cada cromosoma son separadas durante la anafase II y se convierten en cromosomas individuales. Cerca del final de la telofase II, se han formado cuatro núcleos haploides, cada uno con un conjunto de cromosomas.



**Sección 12.4** Los eventos ocurridos en la profase I y la metafase I producen combinaciones no parentales de alelos. Las cromátidas no hermanas de cromosomas homólogos experimentan **entrecruzamiento** durante

la profase I: intercambian segmentos correspondientes a lo largo de su extensión, de tal forma que cada uno termina con nuevas combinaciones de alelos que no existían en los cromosomas parentales.

El entrecruzamiento durante la profase I, junto con la segregación aleatoria de cromosomas maternos y paternos en nuevos núcleos, es una de las principales razones de la variación de caracteres entre la descendencia. Los microtúbulos de los polos del huso se pueden unir con los cromosomas maternos o paternos de cada par homólogo. Cada cromosoma puede terminar de manera indistinta en cualquier núcleo o gameto. Esta distribución aleatoria de los cromosomas, junto con los entrecruzamientos en profase I, son la base de la variación de los caracteres que observamos entre los individuos de especies de reproducción sexual.



**Sección 12.5** Los cuerpos pluricelulares diploides son típicos de los ciclos de vida de plantas y animales. Un **esporofito** diploide es el cuerpo vegetal pluricelular que produce esporas haploides. Las esporas se desa-

rollan en **gametofitos**, o cuerpos pluricelulares de una planta, en los cuales se forman los gametos. Las células germinales localizadas al interior de los órganos reproductivos de la mayoría de los animales producen **espermatozoides** u **óvulos**. La fusión de los gametos haploides durante la fertilización resulta en un cigoto diploide.



**Sección 12.6** Al igual que la mitosis, la meiosis requiere un huso que distribuya los cromosomas duplicados, pero la meiosis ocurre sólo en células especializadas en la reproducción. Algunos mecanis-

mos de la meiosis son similares a los que ocurren en la mitosis, lo cual sugiere que la meiosis pudo haber evolucionado a partir de la remodelación de los mecanismos de la mitosis.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

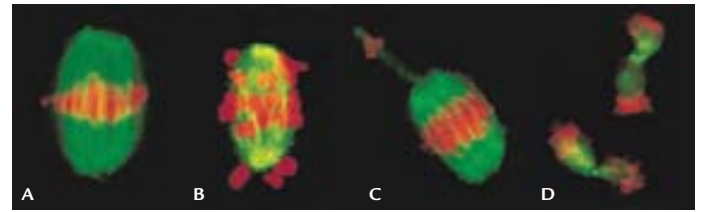
- La principal ventaja evolutiva de la reproducción sexual sobre la asexual es que la primera produce \_\_\_\_\_.
  - una descendencia mayor
  - más variaciones entre la descendencia
  - una descendencia más saludable
- La meiosis se realiza durante \_\_\_\_\_.
  - la reproducción asexual de eucariontes unicelulares
  - el crecimiento y la reparación en especies pluricelulares
  - la reproducción sexual
  - a y b
- La reproducción sexual en animales requiere \_\_\_\_\_.
  - meiosis
  - fertilización
  - formación de esporas
  - a y b
- La meiosis \_\_\_\_\_ el número cromosómico parental.
  - duplica
  - reduce a la mitad
  - no modifica
  - combina
- El entrecruzamiento combina \_\_\_\_\_.
  - cromosomas
  - alelos
  - cigotos
  - gametos

## BPA y las anomalías en la meiosis

En 1998, un grupo de investigadores de la Case Western University, en Estados Unidos, estudiaban la meiosis en ovocitos de ratón cuando observaron un aumento dramático e inesperado en los eventos de meiosis (figura 12.12). La segregación inadecuada de cromosomas durante la meiosis es una de las principales causas de trastornos genéticos, las cuales discutiremos en el capítulo 14.

Los investigadores descubrieron que el valor máximo de anomalías en la meiosis comenzaba inmediatamente después de que las jaulas de plástico de los animales y sus botellas de agua eran lavados con un nuevo detergente alcalino. El detergente había dañado el plástico, el cual a la vez comenzó a liberar bisfenol A (BPA). El BPA es una sustancia química sintética muy similar al estrógeno, la principal hormona sexual femenina en los animales. El BPA se utiliza para fabricar artículos de policarbonato plástico (incluyendo biberones y botellas de agua) y resinas epoxi (incluidas las capas que recubren las latas metálicas de alimento).

- ¿Qué porcentaje de los ovocitos de ratones que no estuvieron expuestos a las jaulas dañadas presentó anomalías en la meiosis?
- ¿Cuál de los grupos de ratones presentó un mayor número de anomalías meióticas en sus ovocitos?
- ¿Qué anomalías se observan en la metafase I de los ovocitos de la figura 12.12B, C y D?



Materiales de la jaula	Número total de ovocitos	Anormalidades
Control: jaulas nuevas con botellas de vidrio	271	5 (1.8%)
Jaulas dañadas con botellas de vidrio		
Daño medio	401	35 (8.7%)
Daño grave	149	30 (20.1%)
Botellas dañadas	197	53 (26.9%)
Jaulas dañadas con botellas dañadas	58	24 (41.4%)

**Figura 12.12** Anomalías en la meiosis asociadas con la exposición a jaulas de plástico dañadas. Las micrografías de fluorescencia muestran núcleos de ovocitos individuales de ratón en metafase I. **A** Metafase normal, **B–D** ejemplos de metafases anormales. Los cromosomas se observan en rojo y las fibras del huso en verde.

- ¿En qué fase de la meiosis se realiza el entrecruzamiento?
- La fase de la meiosis que produce células descendientes haploides es la \_\_\_\_\_.
  - profase I
  - profase II
  - anafase I
  - anafase II
  - metafase I
  - metafase II
- El número cromosómico diploide de los perros es de 78. ¿Cuántos cromosomas contienen sus gametos?
  - 39
  - 78
  - 156
  - 234
- \_\_\_\_\_ contribuye a la variación en los caracteres entre la descendencia de los organismos de reproducción sexual.
  - El entrecruzamiento
  - La unión aleatoria de los cromosomas con los polos del huso
  - La fertilización
  - a y b
  - todas las anteriores

- La célula del diagrama del lado *derecho* está en anafase I y no en anafase II, porque \_\_\_\_\_.



- ¿Cuál de las siguientes opciones es una diferencia muy importante entre la mitosis y la meiosis?
  - Sólo en la meiosis se alinean los cromosomas en medio de los dos polos del huso.
  - Sólo en la meiosis forman pares los cromosomas homólogos.
  - Sólo en la mitosis se replica el ADN.
  - Sólo en la meiosis se separan las cromátidas hermanas.
  - Sólo en la mitosis hay una interfase.

- Relaciona las columnas.

- |                |   |
|----------------|---|
| ___ interfase  | a. diferente forma molecular de un gen                    |
| ___ metafase I | b. no se realiza entre la meiosis I y la meiosis II       |
| ___ alelo      | c. todos los cromosomas se alinean en el ecuador del huso |
| ___ esporofito | d. haploide   |
| ___ gameto     | e. no ocurre en animales                                  |

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- Explica por qué puedes predecir que la meiosis tiende a producir una mayor diversidad genética entre la descendencia en menos generaciones que la reproducción asexual.
- Realiza un esquema de la meiosis partiendo de una célula diploide con un número cromosómico de 4. Después inténtalo con un número cromosómico de 3.
- El número cromosómico de las células diploides del cuerpo de una rana es 26. ¿Cuál sería su número cromosómico después de tres generaciones si la meiosis no ocurriera antes de la formación de gametos?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Órganos reproductivos; Meiosis paso a paso; Entrecruzamiento; Segregación aleatoria de cromosomas en la meiosis; Formación de óvulos y espermatozoides.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





Lindsay, 22



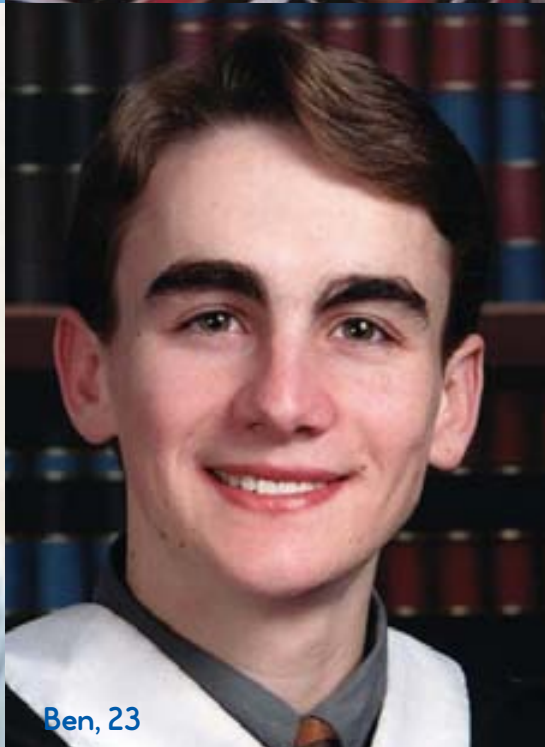
Savannah, 19



Cody, 23



Brandon, 18



Ben, 23



Jeff, 21

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

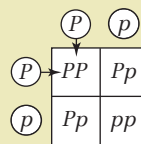
Para comenzar este capítulo conviene que revise los temas sobre caracteres (sección 1.5), cromosomas (8.2), ADN (8.3), mutación (8.6), genes (9.2) y alelos (12.2). Revisará de nuevo la probabilidad y errores de muestreo (1.8), leyes de la naturaleza (1.9), estructura de proteínas (3.5), pigmentos (6.2) y clones (8.7). Conforme avances en la lectura, te remitirás a las etapas de la meiosis (12.3) y considerarás el papel que desempeñan el entrecruzamiento y la segregación de cromosomas (12.4) en los gametos (12.5) en la transmisión de la herencia.



#### Bases de la genética moderna

Gregor Mendel reunió evidencias que le permitieron establecer las bases genéticas de la herencia. Su trabajo meticulo-

so le permitió postular que los caracteres heredables estaban especificados en unidades discretas. Estas unidades, que se distribuyen en los gametos mediante patrones predecibles, fueron identificadas después como los genes.



#### Evidencias a partir de cruce monohíbrida

Durante la meiosis, los pares de genes localizados en cromosomas homólogos se separan en diferentes gametos. Los

patrones de la herencia de los alelos asociados con diferentes formas de un carácter pueden utilizarse como evidencia de ese tipo de segregación génica.

# 13 Observación de patrones en caracteres heredados

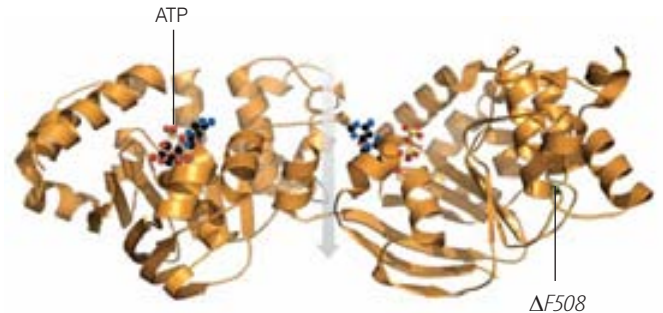
## 13.1 Amenaza de la mucosa

En 1988, un grupo de investigadores descubrió el gen que, al mutar, causa la fibrosis quística (FQ). La fibrosis quística es el trastorno genético letal más común en Estados Unidos. El gen en cuestión, el *CFTR*, codifica una proteína que transporta iones cloro hacia el exterior de las células epiteliales. Una capa delgada de estas células recubre los pasajes y conductos de pulmones, hígado, páncreas, intestinos, sistema reproductivo y piel. Cuando la proteína CFTR bombea los iones cloro al exterior de estas células, el agua también sale de las células por medio de ósmosis. Este proceso de dos pasos mantiene una película delgada de agua en la superficie de las capas de células epiteliales. La mucosidad se desliza con facilidad sobre la superficie hidratada de las células.

La mutación más común en los casos de FQ es una delección de tres bases de pares, o un codón, que especifican el aminoácido 508 (fenilalanina) de la proteína CFTR. Esta delección, la cual es conocida como  $\Delta F508$ , interrumpe el transporte de la proteína CFTR hacia la membrana y provoca que los nuevos polipéptidos ensamblados sean retenidos en el retículo endoplásmico. La proteína en sí misma es funcional, pero no puede alcanzar la superficie de la célula, que es el sitio donde realiza su trabajo.

La consecuencia de esta mutación es que el transporte de iones cloro hacia el exterior de la célula se altera. Si no se exportan suficientes iones cloro del interior de las células, tampoco se libera suficiente agua de ellas y la superficie de la capa de células epiteliales se seca. Entonces, la mucosa que solía resbalar a través de las paredes de los conductos del cuerpo ahora se adhiere a ellas. Masas amorfas de mucosa se acumulan y obstruyen los pasajes y conductos de todo el cuerpo. La respiración se dificulta conforme la mucosa acumulada va obstruyendo las vías respiratorias más delgadas de los pulmones.

La proteína CFTR también funciona como un receptor que alerta al cuerpo de la presencia de bacterias invasoras. Las bacterias se unen a la proteína CFTR y desencadenan su endocitosis, la cual acelera las respuestas de defensa del sistema inmune. Sin la proteína CFTR en la superficie externa de las células epiteliales, las bacterias que causan enfermedades pueden atravesar con facilidad los conductos y pasajes del cuerpo, donde pueden persistir y proliferar. Por lo tanto, las infecciones bacterianas crónicas en intestino y pulmones son síntomas de fibrosis quística.

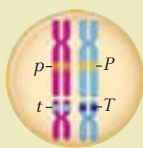


**Figura 13.1** La fibrosis quística. En la *página anterior*, algunas de las tantas víctimas de esta enfermedad, la cual se presenta con predominio en personas con antepasados originarios del norte de Europa. En Estados Unidos, al menos una persona joven muere cada día por complicaciones de esta enfermedad.

Arriba, un modelo de la proteína CFTR. Las partes representadas son motores que funcionan con ATP, que ensanchan o estrechan el canal (flecha gris) que forma la proteína en la membrana. El aminoácido eliminado en la mayoría de las personas con fibrosis quística está representado en color verde en el modelo.

Rutinas diarias de cambios de postura y golpes en el pecho y la espalda ayudan a retirar algunas mucosidades acumuladas en los pulmones, además el uso de antibióticos ayuda a controlar las infecciones, pero la enfermedad no tiene cura. Aun con un trasplante de pulmón, la mayoría de los pacientes con fibrosis quística no vive más de 30 años, tiempo en el cual los pulmones dañados comienzan a fallar (**figura 13.1**).

Más de 10 millones de personas portan la mutación  $\Delta F508$  en una de las dos copias de su gen *CFTR*, pero la mayoría no lo sabe porque no presenta síntomas. La fibrosis quística sólo se desarrolla cuando una persona hereda los dos genes mutados, uno de cada progenitor. Este desafortunado evento ocurre en 1 de cada 3300 nacimientos a nivel mundial. ¿Por qué las personas con una copia del gen *CFTR* mutado son sanas, pero las que tienen mutados ambos genes desarrollan fibrosis quística? ¿Por qué es la mutación que causa la fibrosis quística tan común si su efecto es tan devastador? En el transcurso de este capítulo, que introduce los principios de la herencia (o cómo los nuevos individuos semejan la imagen de sus padres) comenzarán a responder estas preguntas.



### Evidencias obtenidas a partir de cruces de dihíbridos

Los pares de genes localizados en distintos cromosomas están distribuidos en los

gametos independientemente de la distribución de otros pares de genes. Las cruces entre individuos con formas alternativas de dos caracteres no relacionados pueden utilizarse como evidencia de esa distribución independiente.



### Variaciones sobre un tema de Mendel

No todos los caracteres presentan patrones de herencia mendelianos. Un alelo puede ser parcialmente dominante sobre

su par no idéntico, o puede ser codominante con el mismo. También un carácter puede ser determinado por múltiples genes o varios genes pueden influir sobre varios caracteres. El ambiente es otro factor que influye sobre la expresión génica.



## 13.2 Mendel, los chícharos o guisantes y los patrones de la herencia

- › La herencia de algunos caracteres presenta patrones predecibles. Dichos patrones ofrecen información sobre los alelos que influyen sobre los caracteres.
- ◀ Vínculos a Caracteres 1.5, Cromosomas 8.2, Descubrimiento de la función del ADN 8.3, Mutaciones 8.6, Genes y expresión génica 9.2, Mutaciones 9.6, Alelos 12.2, Formación de gametos y fertilización 12.5

En el siglo XIX, la mayoría de las personas tenía la noción de que los dos padres contribuían con el material hereditario de su descendencia, pero nadie sabía cuál era ese material. Algunas personas pensaban que el material hereditario debía ser una especie de fluido y que los fluidos de los dos padres se mezclaban durante la fertilización, como el café con la leche. Sin embargo, la idea de la “herencia mezclada” no explicaba lo que la gente podía observar con sus propios ojos. En ocasiones los niños tienen caracteres que no se observan en sus padres, por ejemplo las pecas. Una cruce entre un caballo negro y un caballo blanco no produce una descendencia gris.

El naturalista Charles Darwin no aceptaba la idea de la herencia mezclada en esos términos, pero no pudo demostrar una teoría alternativa, aun cuando la herencia era un aspecto fundamental en su teoría de la selección natural. Darwin observó que las formas de los caracteres variaban con frecuencia entre los individuos de una

población. Darwin explicó que si algunas formas de los caracteres favorecían la sobrevivencia y la reproducción, éstas tendían a ser más frecuentes en una población a lo largo de las generaciones (retomaremos la teoría de la selección natural de Darwin en el capítulo 16). A pesar de estas ideas intuitivas, ni Darwin ni nadie más en esa época sabía que la información hereditaria (ADN) se divide en unidades discretas (genes), un concepto fundamental para entender cómo funciona la herencia.



Antes de que Darwin presentara su teoría de la selección natural, alguien ya había reunido evidencia que la apoyaría. Gregor Mendel, un monje austriaco (izquierda), había realizado con cuidado miles de cruces entre plantas de guisante. Al documentar meticulosamente cómo ciertos caracteres eran transmitidos de planta en planta, generación tras generación, Mendel obtuvo evidencia sobre cómo funciona la herencia.

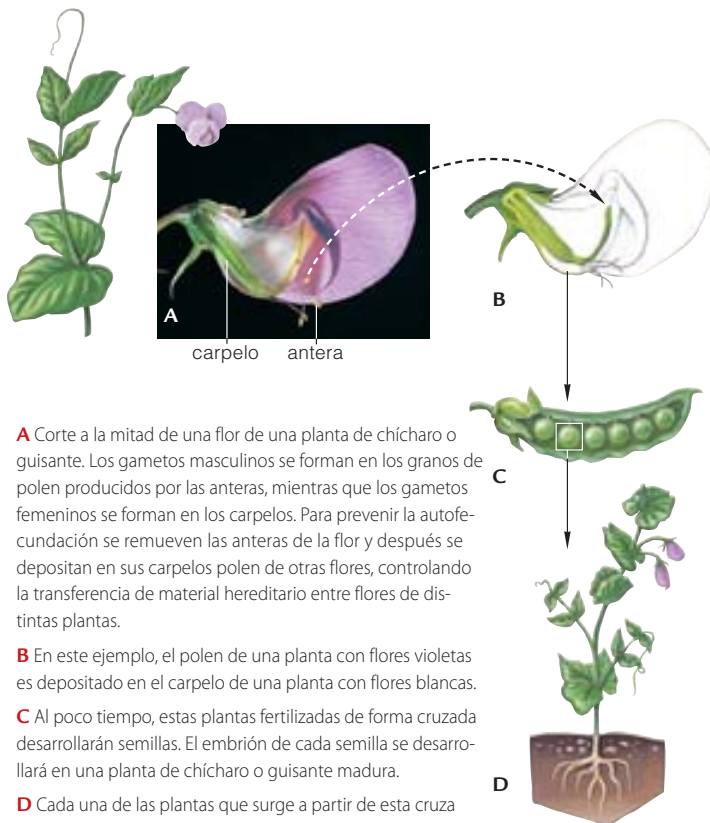
### Enfoque experimental de Mendel

Mendel estudió la variación en los caracteres de la planta del chícharo, o guisante, *Pisum sativum*. Esta planta se autofertiliza de manera natural, lo que quiere decir que sus flores producen gametos tanto masculinos (en el polen) como femeninos (en los carpelos) y que cuando éstos se combinan producen embriones viables.

Para estudiar la herencia, Mendel tuvo que controlar la reproducción entre individuos específicos y después observar y documentar los caracteres de su descendencia. El control sobre la reproducción de una planta individual comienza por evitar que se autofertilice. Mendel logró este objetivo quitando las anteras portadoras de polen de las flores y después colocando de forma manual el polen de otras flores en los carpelos de la planta sin anteras. Cuando la planta producía semillas, Mendel las colectaba, las plantaba y registraba los caracteres que observaba durante su desarrollo. La figura 13.2 muestra un ejemplo de este proceso.

Varios de los experimentos de Mendel involucraron plantas que resultaban ser una “línea pura” para un carácter particular. Una línea pura para un carácter, es aquella que tendrá, generación tras generación, en toda la descendencia el mismo estado de carácter que se presenta en los progenitores. Por ejemplo, toda la descendencia derivada de dos plantas de chícharo o guisante con flores blancas, resulta ser plantas con flores blancas.

Los criadores de plantas realizan la fertilización cruzada cuando transfieren polen entre individuos que tienen diferentes caracteres. Como verás en la siguiente sección, Mendel descubrió que los caracteres de la descendencia de plantas fertilizadas de manera cruzada aparecían con frecuencia con patrones predecibles. El trabajo meticuloso de Mendel al seguir los caracteres de las plantas de guisante lo condujeron a concluir (de manera correcta) que la información hereditaria se transfiere de una generación a otra en unidades discretas.



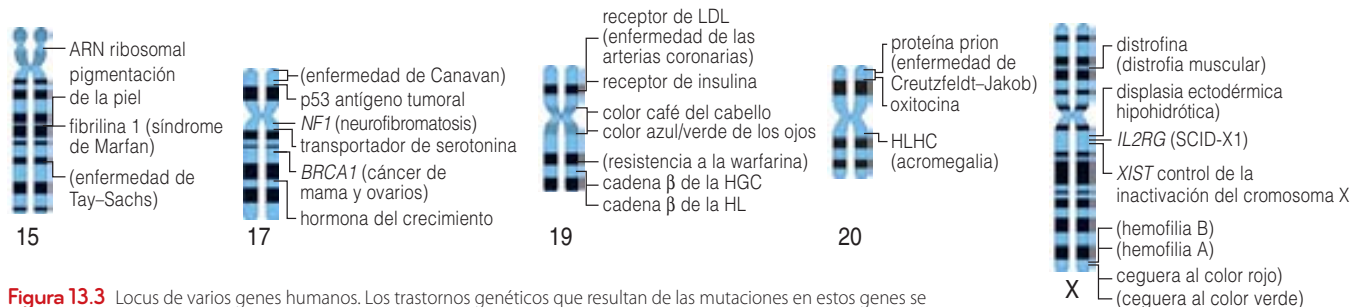
**A** Corte a la mitad de una flor de una planta de chícharo o guisante. Los gametos masculinos se forman en los granos de polen producidos por las anteras, mientras que los gametos femeninos se forman en los carpelos. Para prevenir la autofecundación se remueven las anteras de la flor y después se depositan en sus carpelos polen de otras flores, controlando la transferencia de material hereditario entre flores de distintas plantas.

**B** En este ejemplo, el polen de una planta con flores violetas es depositado en el carpelo de una planta con flores blancas.

**C** Al poco tiempo, estas plantas fertilizadas de forma cruzada desarrollarán semillas. El embrión de cada semilla se desarrollará en una planta de chícharo o guisante madura.

**D** Cada una de las plantas que surge a partir de esta cruce tiene flores violetas. Patrones predecibles como éstos nos proporcionan evidencia sobre cómo funciona la herencia.

**Figura 13.2 Animada** Plantas de guisante (*Pisum sativum*), las cuales pueden autofertilizarse o fertilizarse de manera cruzada.

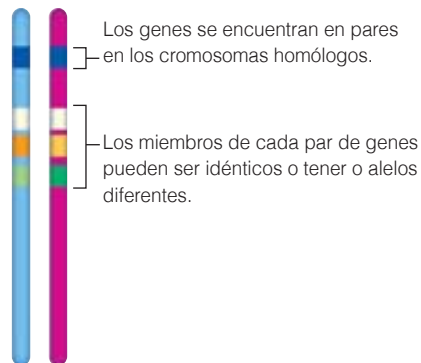


**Figura 13.3** Locos de varios genes humanos. Los trastornos genéticos que resultan de las mutaciones en estos genes se muestran entre paréntesis. El número o letra debajo de cada cromosoma es su nombre; el patrón de bandas característico de cada cromosoma se observa después de teñirlos. En el apéndice VII puedes consultar un mapa de los 23 cromosomas humanos.

## Herencia en términos modernos

En la década de 1950 se demostró que el ADN era el material hereditario (sección 8.3), aunque Mendel descubrió casi un siglo antes las unidades discretas que lo conforman y que ahora conocemos como genes. Hoy sabemos que los individuos de una especie comparten ciertos caracteres porque sus cromosomas tienen los mismos genes. La descendencia tiende a parecerse a sus progenitores porque contiene sus genes.

La secuencia de ADN de cada gen se localiza en una región específica del cromosoma, conocida como **locus** (figura 13.3). Las células somáticas de humanos y de otros animales son diploides, por lo que contienen pares de genes, localizados en pares de cromosomas homólogos (figura 13.4). En la mayoría de los casos, los dos genes del par se expresan (sección 9.2).



**Figura 13.4 Animada** Distribución de genes en los cromosomas. Cada par de genes homólogos puede variar en la unidad, llamadas alelos. Diferentes alelos pueden resultar en diversas versiones de un mismo carácter.

**dominante** Alelo que oculta el efecto del alelo recesivo con el que forma par.

**fenotipo** Caracteres visibles de un individuo.

**genotipo** Conjunto particular de alelos contenidos en los cromosomas de un individuo.

**heterocigoto** Célula o individuo que contiene dos alelos diferentes de un gen.

**híbrido** Descendencia de la cruce entre dos individuos de línea pura para diferentes formas de un carácter; individuo heterocigoto.

**homocigoto** Célula o individuo que contiene dos alelos idénticos de un gen.

**locus** Localización de un gen en un cromosoma.

**recesivo** Alelo cuyo efecto es ocultado por el alelo dominante del cromosoma homólogo.

Los dos genes de un par pueden ser idénticos o distintos. Las formas alternativas de un gen son llamadas alelos (sección 12.2). Los organismos de línea pura para un carácter específico tienen alelos idénticos que determinan ese estado de carácter. Un individuo con alelos idénticos de un par de genes es conocido como **homocigoto**. El **genotipo** es el conjunto de todos los alelos de un individuo.

Los alelos son la mayor fuente de variación en un carácter. Los alelos nuevos surgen por medio de mutaciones (sección 8.6). Una mutación puede modificar un carácter, por ejemplo el gen que causa que las flores violetas de una planta se conviertan en flores blancas. El color de una flor es un ejemplo de **fenotipo**, es decir, del carácter visible de un individuo. Cada gen mutado es un alelo, sin importar si modifica o no el fenotipo.

Los organismos **híbridos** son la descendencia de una cruce, o apareamiento, entre individuos de línea pura para dos formas distintas de un carácter. Los híbridos llevan diferentes alelos de un gen, por lo que son conocidos como **heterocigotos** para dicho alelo (*hetero*, desigual). En la mayoría de los casos, el efecto de un alelo influye en el efecto del otro y la interacción entre ambos produce el fenotipo del híbrido. Por otro lado, un alelo es **dominante** cuando su efecto oculta aquél de su par **recesivo**. En general, las letras itálicas mayúsculas, como la *A*, representan alelos dominantes, y las itálicas minúsculas, como la *a*, representan un alelo recesivo. Por lo tanto, un individuo homocigoto dominante contiene un par de alelos dominantes (*AA*). Un individuo homocigoto recesivo contiene un par de alelos recesivos (*aa*). Un individuo heterocigoto, o híbrido, contiene un par de alelos no idénticos (*Aa*).

### Para repasar en casa ¿Cómo participan los alelos en la determinación de los caracteres?

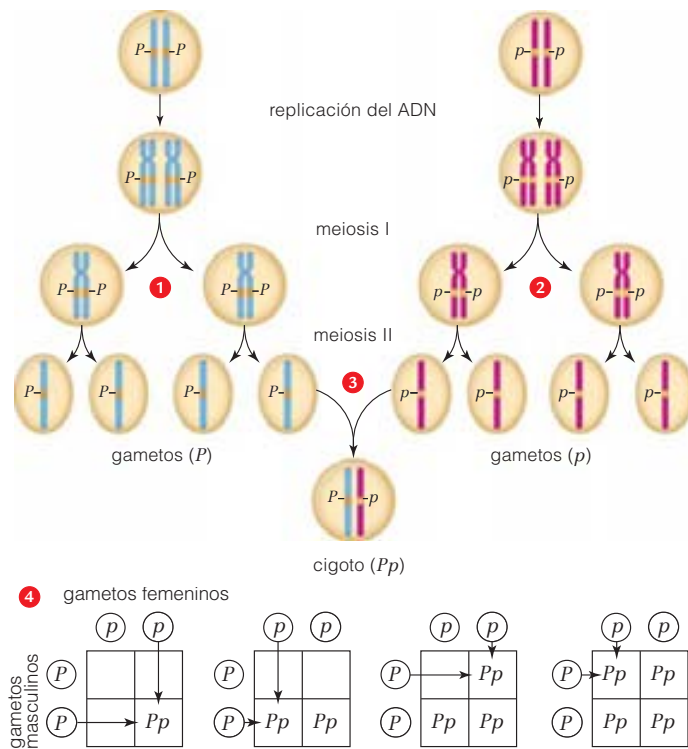
- ▶ Mendel descubrió el papel que desempeñan los genes en la herencia, al realizar cruces entre plantas de chícharo, o guisante, y seguir meticulosamente los caracteres de su descendencia.
- ▶ El genotipo es todo el conjunto de alelos que contienen los cromosomas de células somáticas de un individuo. El fenotipo es el conjunto de caracteres visibles de un individuo.
- ▶ El genotipo es la base del fenotipo.
- ▶ Los individuos homocigotos tienen alelos idénticos. Los individuos heterocigotos tienen alelos distintos.
- ▶ Los alelos dominantes ocultan el efecto de los alelos recesivos en un individuo heterocigoto.



## 13.3 Ley de la segregación de Mendel

- Los pares de genes localizados en cromosomas homólogos son separados durante la meiosis, por lo cual terminan en gametos distintos.
- Vínculos a Probabilidad y errores de muestreo 1.8, Leyes de la naturaleza 1.9, Meiosis 12.3, Segregación de cromosomas 12.4

Mendel realizó cruzas controladas entre plantas de línea pura para flores violetas y plantas de línea pura para flores blancas. Todos los individuos de la descendencia de estas cruzas tuvieron flores violetas, pero Mendel no sabía por qué obtenía este patrón. Ahora sabemos que un gen es el que determina el color violeta de las flores en las plantas de guisante. El alelo que especifica el color violeta (llamémoslo  $P$ ) es dominante sobre el alelo que codifica el color blanco ( $p$ ) de la flor. Por lo tanto, una planta de chícharo o guisante con dos alelos  $P$  ( $PP$ ) tendrá flores violetas, mientras que una planta con dos alelos  $p$  ( $pp$ ) tendrá flores blancas.



**Figura 13.5** La segregación de los genes. Los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis, por lo que los pares de genes que contienen también son separados. Cada gameto resultante porta sólo uno de los miembros de cada par de genes. Para mayor claridad, mostramos sólo un par de cromosomas homólogos.

- Todos los gametos producidos por un progenitor homocigoto para un alelo dominante contienen el mismo alelo.
- Todos los gametos producidos por un progenitor homocigoto para un alelo recesivo contienen el mismo alelo.
- Si se realizan cruces entre estos dos progenitores, la unión de cualquiera de sus gametos producirá un cigoto con las dos variantes de los alelos. Todos los individuos de la descendencia de esta cruce serán heterocigotos.
- Es más fácil entender este resultado mediante un cuadro de Punnett. Los gametos parentales se representan en los círculos de las partes superior e izquierda de la cuadrícula. Cada cuadro contiene la combinación de alelos que podría resultar si se combinan los gametos de cada columna con los de cada fila.

Durante la meiosis, cuando los cromosomas homólogos se separan, también se separan los pares de genes contenidos en dichos cromosomas. Cada gameto formado, contiene uno solo de los dos genes del par (figura 13.5). Por lo tanto, las plantas homocigotas para el alelo dominante ( $PP$ ) pueden producir sólo gametos que contienen el alelo dominante  $P$  1. Las plantas homocigotas para el alelo recesivo ( $pp$ ) sólo pueden producir gametos con el alelo recesivo  $p$  2. Si se realizan cruces entre los dos tipos de plantas homocigotas ( $PP \times pp$ ), sólo habrá un resultado posible: que un alelo  $P$  se reúna con un alelo  $p$  3. Todos los integrantes de la descendencia de esta cruce tendrán uno de los dos alelos posibles, por lo que su genotipo será  $Pp$ . La representación de la cruce en una cuadrícula, conocida como **cuadro de Punnett**, facilita la predicción del resultado genético 4. Debido a que todas las plantas de la descendencia portan un alelo dominante  $P$ , todas tendrán flores violetas.

Este patrón es tan previsible que puede utilizarse como ejemplo de una relación de dominancia entre alelos. Los experimentos de cruces utilizan este tipo de patrones para revelar los genotipos de los individuos involucrados. En una **cruza de prueba**, un individuo que tiene un carácter dominante (pero un genotipo desconocido) se cruza con un individuo que se sabe que es homocigoto recesivo. El patrón de caracteres que resulta entre la descendencia de la cruce puede revelar si el individuo de prueba es heterocigoto u homocigoto.

Por ejemplo, podemos hacer una cruce de prueba entre una planta de chícharo o guisante con flores violetas (que sabemos que puede tener un genotipo  $PP$  o  $Pp$ ) y una planta de chícharo o guisante de flores blancas ( $pp$ ). Si todas las plantas de la descendencia de esta cruce tienen flores violetas, sabemos que el genotipo de la planta parental era  $PP$ .

Una **cruza monohíbrida** es un experimento reproductivo que comprueba la relación de dominancia entre alelos de un único gen. Los individuos que son heterocigotos para un gen ( $Pp$ , por ejemplo) son cruzados entre sí mismos o autofertilizados. La frecuencia de aparición de los dos caracteres entre la descendencia de esta cruce puede mostrar si uno de los alelos es dominante sobre el otro.

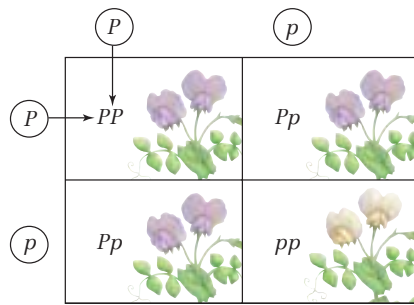
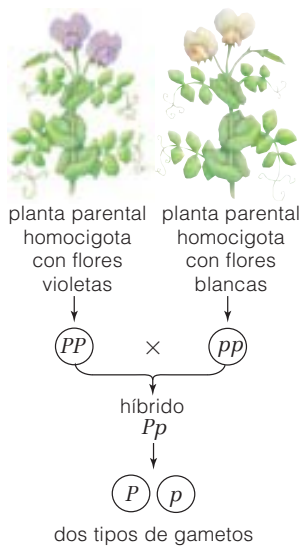
Para producir individuos heterocigotos idénticos mediante una cruce monohíbrida, debemos comenzar con dos individuos de línea pura para dos formas de un carácter (figura 13.6A). En las plantas de chícharos o guisantes, las flores violetas o blancas son ejemplo de un carácter con dos formas distintas, pero existen muchos otros. Mendel investigó siete de ellos: longitud del tallo (alto o bajo), color de las semillas (amarillo o verde), textura de la vaina

**cruza de prueba** Método de determinación del genotipo en el cual un individuo de genotipo conocido es cruzado con un homocigoto recesivo.

**cruza monohíbrida** Experimento reproductivo en el cual se cruzan individuos heterocigotos idénticos para un gen determinado. La frecuencia de los caracteres entre la descendencia ofrece información sobre las relaciones de dominancia entre los alelos.

**cuadro de Punnett** Diagrama empleado para predecir el resultado genético y fenotípico de una cruce.

**ley de la segregación** Durante la meiosis, los dos miembros de cada par de genes, localizados en los cromosomas homólogos, se separan en los distintos gametos.



**B** Una cruce entre miembros de la  $F_1$  es una cruce monohíbrida. La proporción del fenotipo de la descendencia de la  $F_2$  de este ejemplo es 3:1 (3 violetas por 1 blanca).

**A** Todos los individuos de la descendencia  $F_1$ , de una cruce entre dos plantas de línea pura para diferentes formas de un carácter, son heterocigotos iguales. Cada miembro de la descendencia porta dos tipos de gametos:  $P$  y  $p$ .

**Figura 13.6 Animada** Ejemplo de una cruce monohíbrida. **» Adivina:** En este ejemplo, ¿cuántos genotipos hay en la generación  $F_2$ ?

Respuesta: Tres:  $PP, Pp, pp$

(lisa o rugosa), etcétera (tabla 13.1). Una cruce entre dos individuos de línea pura produce descendencia híbrida: individuos heterocigotos idénticos para los alelos que determinan el carácter. Cuando los híbridos de la  $F_1$  (primera generación) se cruzan, la frecuencia de aparición de los caracteres en la descendencia de la generación  $F_2$  (segunda generación) proporciona información sobre las relaciones de dominancia. La letra  $F$  es la abreviación de filial, que significa relativo a la descendencia.

Un ejemplo de lo anterior es la cruce entre dos individuos heterocigotos ( $Pp$ ). Cada una de estas plantas puede producir dos tipos de gametos: uno que contiene el alelo  $P$  y otro que contiene el alelo  $p$ . Entonces, en una cruce monohíbrida entre dos plantas  $Pp$  ( $Pp \times Pp$ ), los dos tipos de gametos se pueden mezclar en cuatro formas posibles durante la fertilización:

Evento posible	Resultado posible
Un espermatozoido $P$ se reúne con un óvulo $P$	→ el genotipo del cigoto es $PP$
Un espermatozoido $P$ se reúne con un óvulo $p$	→ el genotipo del cigoto es $Pp$
Un espermatozoido $p$ se reúne con un óvulo $P$	→ el genotipo del cigoto es $Pp$
Un espermatozoido $p$ se reúne con un óvulo $p$	→ el genotipo del cigoto es $pp$

Tres de los cuatro resultados posibles de esta cruce contienen al menos una copia del alelo dominante  $P$ . En cada evento de fertilización, la probabilidad de obtener un individuo que heredará el alelo  $P$  y, por lo tanto, tendrá flores violetas, es de 3 de cada 4 individuos de la descendencia. Por otro lado, la probabilidad de obtener un individuo con dos alelos recesivos y, por lo tanto, con flores blancas, es de 1 de cada 4 individuos. Por lo tanto, la probabilidad de obtener una planta con flores violetas o blancas es de

**Tabla 13.1** Siete caracteres de las plantas de chícharo o guisante de Mendel

Carácter	Forma dominante	Forma recesiva
Forma de la semilla	Redonda	Rugosa
Color de la semilla	Amarilla	Verde
Textura de la vaina	Lisa	Rugosa
Color de la vaina	Verde	Amarilla
Color de la flor	Violeta	Blanca
Posición de la flor	Sobre el tallo	En la punta
Longitud del tallo	Alto	Corto

3 violetas por 1 blanca, la cual representa una proporción de 3:1 (figura 13.6B).

Si es difícil de imaginar la probabilidad de que un individuo herede un genotipo particular, imagina ahora la probabilidad en términos de fenotipos de varias descendencias. En este ejemplo, habrá aproximadamente tres plantas con flores violetas por cada planta con flores blancas. La proporción 3:1 es un indicador de que el color de las flores está especificado por alelos con una clara relación dominante-recesivo: el violeta es el dominante y el blanco es el recesivo.

La proporción de los fenotipos de la descendencia  $F_2$  de las cruces monohíbridas de Mendel fueron todas cercanas a una relación 3:1. Estos resultados fueron la base que lo condujo a postular la **ley de la segregación** de los caracteres, la cual expresamos aquí en términos modernos: las células diploides contienen pares de genes localizados en pares de cromosomas homólogos. Los dos genes de cada par son separados uno del otro durante la meiosis, por lo cual terminarán en gametos distintos.

### Para repasar en casa ¿Qué es la ley de la segregación de Mendel?

- » Las células diploides contienen pares de genes en cromosomas homólogos. Los dos genes de cada par son separados uno del otro durante la meiosis, de tal forma que terminarán en gametos diferentes.
- » Mendel descubrió patrones de la herencia en las plantas de chícharo o guisante al seguir minuciosamente los resultados de varias cruces de monohíbridos.

## 13.4 Ley de la distribución independiente de Mendel

- La distribución de muchos pares de genes en los gametos tiende a ser independiente de la distribución de otros pares de genes.
- Vínculo a Meiosis 12.3, Entrecruzamiento y segregación de los cromosomas 12.4

Una cruce monohíbrida nos permite rastrear los alelos de un par de genes. Pero ¿y los alelos de dos pares de genes? La forma en la cual dos pares de genes de un mismo cromosoma se distribuyen en los gametos depende de la localización de los dos genes en el cromosoma. Cuando los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis, cualquiera de los pares puede terminar en un núcleo particular. Por lo tanto, los pares de genes en un cromosoma se distribuyen en los gametos de manera independiente del par de genes de otros cromosomas (figura 13.7).

Los cuadros de Punnett son, en especial, útiles cuando se desea predecir los patrones de la herencia de dos o más genes de manera simultánea, como ocurre en la cruce dihíbrida. Una **cruce dihíbrida** prueba las relaciones de dominancia entre los alelos de dos genes distintos. En una cruce de dihíbridos representativa se cruzan individuos heterocigotos idénticos para dos pares de genes (dihíbridos) y se observan las características de la descendencia.

Para cruzar dihíbridos, debemos comenzar con individuos de líneas puras para dos caracteres distintos. Como ejemplos utilizemos el color de las flores (*P*, violeta; *p*, blanco) y la altura (*T*, alta; *t*, baja) de una planta de chícharo o guisante y supongamos que ambos genes se localizan en cromosomas distintos. La figura 13.8 muestra una cruce de dihíbridos entre una planta parental de línea pura para flores violetas y tallos altos (*PPTT*) y otra de línea pura

para flores blancas y tallos cortos (*pptt*). Cada individuo homocigoto produce un solo tipo de gametos 1. De esta forma, toda la descendencia producto de la cruce de estas dos plantas parentales (*PPTT* × *pptt*) serán dihíbridos (*PpTt*) y tendrán flores violetas y tallos altos 2.

Cuatro combinaciones de alelos son posibles en los gametos de los dihíbridos *PpTt* 3. Si se cruzan dos plantas *PpTt* (una cruce de dihíbridos, *PpTt* × *PpTt*), los cuatro tipos de gametos se pueden combinar de 16 formas posibles durante la fertilización 4. Esos 16 genotipos resultarán en cuatro fenotipos distintos. Nueve de ellos serán altos con flores violetas, tres serán bajos con flores violetas, tres más serán altos con flores blancas y uno será bajo con flores blancas. Por lo tanto, la proporción de los fenotipos es 9:3:3:1.

Mendel descubrió la proporción 9:3:3:1 de los fenotipos entre la descendencia de las cruces de dihíbridos, pero no sabía lo que significaba. Lo único que pudo decir al respecto fue que las “unidades” que especificaban un carácter (como el color de la flor) eran heredadas de manera independiente de las “unidades” que especifican otros caracteres (como la altura de la planta). Con el tiempo la hipótesis de Mendel se conoció como la **ley de la distribución independiente**, la cual postulamos en términos modernos: los pares de genes se distribuyen en los gametos de manera independiente de los demás pares de genes.

Mendel publicó sus resultados en 1866, pero aparentemente su trabajo fue leído por pocos y entendido por casi nadie. En 1871 se convirtió en abad de su monasterio, por lo que debió suspender sus experimentos. Gregor Mendel falleció en 1884 sin saber que había establecido las bases de la genética moderna.

**A** En este ejemplo sólo se representan dos pares de cromosomas homólogos en el núcleo de una célula reproductiva diploide (2n). Los cromosomas duplicados de origen materno y paterno se muestran en color rosa y azul respectivamente.

**B** Cualquier cromosoma de cada par puede unirse a cualquiera de los polos del huso durante la meiosis I. Para dos pares de cromosomas homólogos existen dos posibles formas por las cuales los cromosomas maternos y paternos pueden unirse a los polos opuestos del núcleo.

**C** En cualquiera de los escenarios, el resultado será la formación de dos núcleos, por lo tanto, hay cuatro posibles combinaciones de cromosomas parentales en los núcleos que se forman después de la meiosis I.

**D** Por lo tanto, cuando las hermanas cromátidas se separan durante la meiosis II, los gametos resultantes tienen una de las cuatro combinaciones posibles de cromosomas de origen materno y paterno.

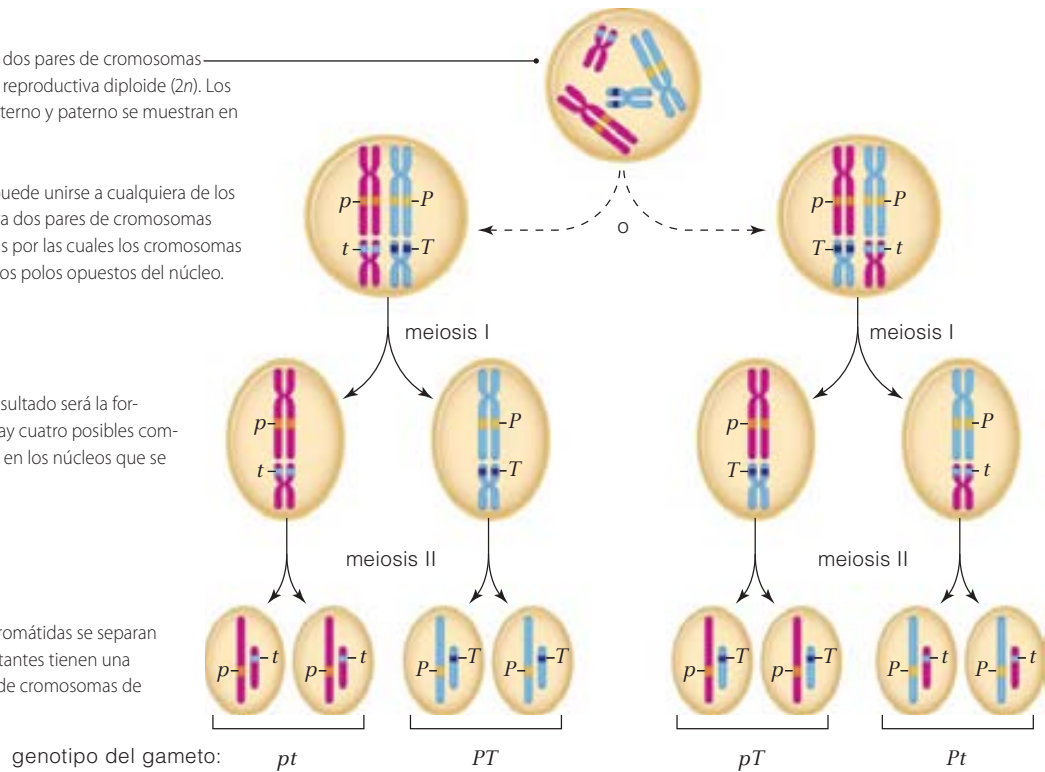
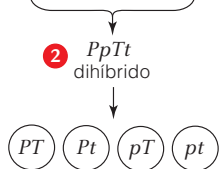
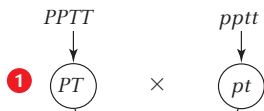


Figura 13.7 Distribución independiente de los caracteres.



planta parental homocigota con flores violetas y tallos altos

planta parental homocigota con flores blancas y tallos bajos



4

	$PT$	$Pt$	$pT$	$pt$
$PT$	$PPTT$	$PPTt$	$PpTT$	$PpTt$
$Pt$	$PPTt$	$PPtt$	$PpTt$	$Pptt$
$pT$	$PpTT$	$PpTt$	$ppTT$	$ppTt$
$pt$	$PpTt$	$Pptt$	$ppTt$	$pptt$

**Figura 13.8 Animada** Una cruce de dihíbridos entre plantas con flores de distinto color de la flor y con diferente altura del tallo.  $P$  y  $p$  representan los alelos dominante y recesivo, respectivamente, para el color.  $T$  y  $t$  representan los alelos dominante y recesivo, respectivamente, para la altura.

- 1 La meiosis en los individuos homocigotos produce un solo tipo de gametos.
- 2 La cruce entre dos individuos homocigotos produce descendencia con un solo genotipo posible. Toda la descendencia de este ejemplo son individuos dihíbridos (heterocigotos para dos genes) con flores violetas y tallos altos.
- 3 La meiosis en individuos dihíbridos resulta en cuatro tipos de gametos posibles.
- 4 Si se cruzan dos individuos dihíbridos (cruza dihíbrida), los cuatro tipos de gametos se pueden combinar en 16 formas posibles. De los 16 genotipos posibles, 9 serán plantas con flores violetas y tallos altos; 3 serán plantas con flores violetas y tallos bajos; 3 más serán plantas con flores blancas y tallos altos; y, por último, 1 planta tendrá flores blancas y tallo bajo. Por lo tanto, la proporción de fenotipos en una cruce dihíbrida es 9:3:3:1.

>> **Adivina:** ¿Qué representan las flores dentro de los cuadros?

Respuesta: Los fenotipos de la descendencia  $F_2$

## Contribución de entrecruzamientos

Tiene sentido que los pares de genes localizados en diferentes cromosomas se distribuyan de manera independiente en los gametos, pero ¿qué hay sobre los pares de genes localizados en el mismo cromosoma? Mendel estudió siete genes de las plantas de chícharos o guisantes, los cuales se encuentran en siete cromosomas. ¿Tuvo suerte al escoger un gen de cada uno de estos cromosomas? De hecho, algunos de los genes que estudió Mendel se localizan en el mismo cromosoma. Sin embargo, estos genes están lo suficientemente alejados uno del otro, de tal manera que el entrecruzamiento entre ellos ocurre de manera frecuente y permite que los genes se distribuyan en gametos independientes, como si estuvieran en cromosomas distintos.

En contraste, los genes que están muy cercanos en un cromosoma no se distribuyen de manera independiente, porque el entrecruzamiento no ocurre de forma frecuente entre ellos. Se dice que este tipo de genes están ligados. Los alelos de algunos genes ligados permanecen juntos durante la meiosis de manera más frecuente que otros: un efecto que es consecuencia de la corta distancia entre los genes. Los genes más cercanos se separan de manera menos frecuente por el entrecruzamiento. Por lo tanto, mientras más cerca esté un gen del otro, más probable será que

**cruza dihíbrida** Experimento reproductivo en el cual se cruzan dos individuos heterocigotos idénticos para dos pares de genes. La frecuencia de los caracteres entre la descendencia proporciona información sobre las relaciones de dominancia entre los pares de alelos.

**grupo de ligamiento** Todos los genes ligados de un cromosoma.

**ley de la distribución independiente** Durante la meiosis, la distribución de los integrantes de un par de genes en cromosomas homólogos en los gametos es independiente de la distribución de otros pares de genes.

los gametos reciban la misma combinación parental de los alelos de dichos genes. Se dice que dos o más genes están ligados si la distancia entre ellos es relativamente pequeña.

En conjunto, todos los genes ligados de un mismo cromosoma se conocen como **grupo de ligamiento**. Las plantas de chícharo o guisante tienen 7 cromosomas distintos, por lo tanto, tienen 7 grupos de ligamiento. Los humanos tienen 23 cromosomas distintos y, en consecuencia, tienen 23 grupos de ligamiento.

## Para repasar en casa ¿Qué establece la ley de la distribución independiente de Mendel?

- > La distribución de cada miembro de un par de genes de cromosomas homólogos en los gametos tiende a ser independiente de la distribución de otros genes durante la meiosis.



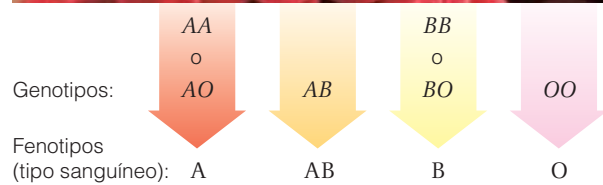
## 13.5 Más allá de la dominancia simple

- El trabajo de Mendel se enfocó en caracteres basados en alelos claramente recesivos y dominantes. Sin embargo, los patrones de expresión de genes para algunos caracteres no son tan simples.

◀ Vínculos a Proteínas fibrosas 3.5, Pigmentos 6.2

Los patrones de herencia revisados en las dos secciones anteriores proporcionan ejemplos de dominancia simple, en los que un alelo dominante oculta por completo la expresión de un alelo recesivo. Sin embargo, en muchos otros casos ambos genes de un par son expresados al mismo tiempo. Por lo tanto, la ecuación “un gen igual a un carácter” no siempre es cierta. Los productos de varios genes pueden influir en el mismo carácter o de forma alternativa, la expresión de un solo gen puede influir en múltiples caracteres.

**Codominancia** En la **codominancia**, dos alelos no idénticos de un gen se expresan por completo en los heterocigotos, por lo tanto, ninguno de los dos es dominante ni recesivo. La codominancia puede ocurrir en **sistemas de alelos múltiples**, en los cuales tres o más alelos de un gen persisten entre los individuos de una población. Los tres alelos del gen *ABO* son un ejemplo. La enzima codificada por el gen *ABO* modifica un carbohidrato de la superficie de las membranas de los glóbulos rojos. Los alelos *A* y *B* codifican versiones ligeramente distintas de la enzima, las cuales realizan

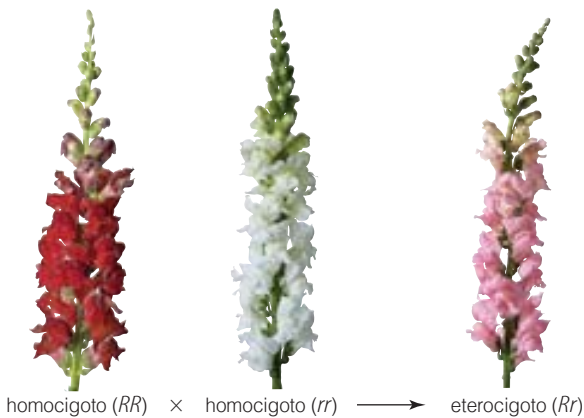


**Figura 13.9 Animada** Combinaciones posibles de los alelos que son la base del tipo de sangre en humanos.

distintas modificaciones sobre los carbohidratos. El alelo *O* tiene una mutación que evita que el producto del gen sea activo.

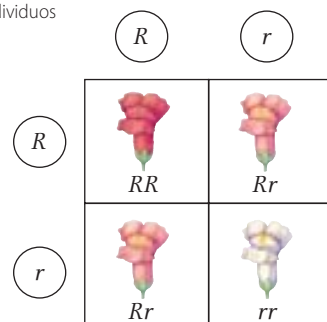
Los dos alelos del gen *ABO* que portas determinan la identidad de los carbohidratos de tus glóbulos rojos y esos carbohidratos determinan tu tipo sanguíneo (figura 13.9). Los alelos *A* y *B* son codominantes cuando están apareados. Si tu genotipo es *AB*, entonces tienes ambas versiones de la enzima y tu tipo de sangre es *AB*. El alelo *O* es recesivo cuando se encuentra en combinación con el alelo *A* y con el alelo *B*. Si tu genotipo es *AA* o *AO*, tu tipo de sangre será *A*. Si tu genotipo es *BB* o *BO*, tu tipo sanguíneo será *B*. Si tu genotipo es *OO*, tu tipo será *O*.

Es muy peligroso recibir células incompatibles durante una transfusión, porque el sistema inmune por lo general ataca los glóbulos rojos que contienen moléculas que no están presentes en el cuerpo receptor de la transfusión. El ataque del sistema inmune puede causar que las células se agrupen en masas amorfas o que estallen, es decir, una reacción de transfusión puede tener consecuencias fatales. Las personas con tipo de sangre *O* pueden donar sangre a cualquier otra persona, por lo tanto, se les conoce como donadores universales. Sin embargo, ellos sólo pueden recibir sangre de una persona con tipo de sangre *O*. Las personas con tipo de sangre *AB* pueden recibir transfusiones de una persona con cualquier tipo sanguíneo, por ende, son conocidos como receptores universales.



**A** Cruza entre una planta con flores rojas y una con flores blancas, cuya descendencia serán individuos heterocigotos con flores rosas.

**B** Si dos de los heterocigotos rosas se cruzan entre sí, los fenotipos de la descendencia resultante tendrán una proporción 1:2:1.

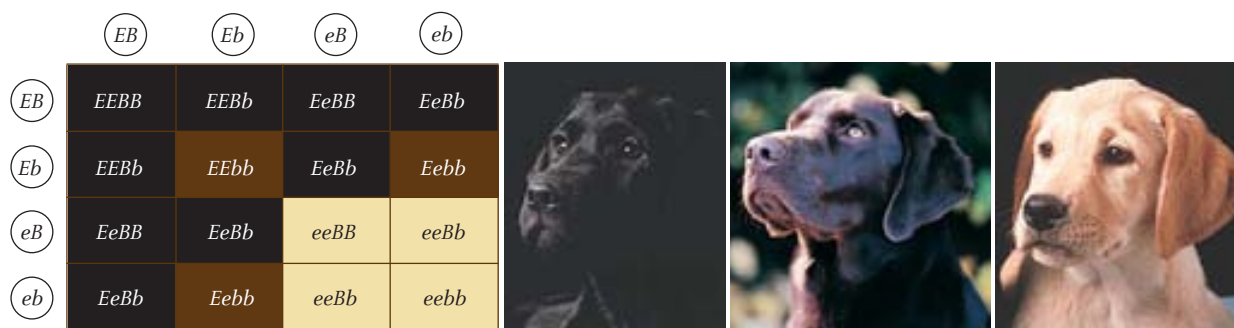


**Figura 13.10 Animada** Dominancia incompleta en plantas heterocigotas (rosas) del género *Antirrhinum* (boca de dragón). El alelo responsable del pigmento rojo se combina con el alelo “blanco”.

» **Adivina:** ¿El experimento mostrado en **B** es una cruce monohíbrida o de dihíbridos?

Respuesta: Una cruce monohíbrida

**Dominancia incompleta** En la **dominancia incompleta**, uno de los alelos de un par de genes no es por completo dominante sobre el otro, por lo tanto, el fenotipo heterocigoto es un fenotipo intermedio entre los dos fenotipos homocigotos. Un ejemplo de ello es el gen que determina el color de las flores en las plantas boca de dragón (*Antirrhinum*). Cada célula tiene una copia de este gen en cada uno de sus cromosomas homólogos y ambas copias se expresan. Uno de los alelos (*R*) codifica una enzima que produce un pigmento rojo. La enzima codificada por un alelo mutado (*r*) no produce ningún pigmento. Las plantas homocigotas para el alelo *R* (*RR*) producen un exceso de pigmento rojo, por lo tanto, sus flores son de ese color. Las plantas homocigotas para el alelo *r* (*rr*) no producen ningún pigmento, en consecuencia, sus flores son blancas. Las plantas heterocigotas (*Rr*) producen suficiente pigmento rojo para producir flores de color rosa (figura 13.10A). Una cruce entre dos plantas heterocigotas con flores rosas, produce una descendencia conformada por plantas con flores rojas, rosas y blancas en la proporción 1:2:1 (figura 13.10B).



**Figura 13.11 Animada** La epistasis en los perros. Las interacciones epistáticas entre los productos de dos pares de genes afectan el color del pelaje de los cobradores de Labrador. Del lado izquierdo, todos los perros con alelos  $E$  y  $B$  tienen el pelo negro. Aquéllos con un alelo  $E$  y dos alelos recesivos  $b$  tienen el pelo café. Todos los perros homocigotos para los alelos recesivos  $e$  tienen el pelaje amarillo. Del lado derecho: cobrador de Labrador de color negro, chocolate y amarillo.

**Epistasis** Algunos caracteres son afectados por productos de múltiples genes, efecto conocido como herencia poligénica o **epistasis**. Un ejemplo es el color de la piel humana, el cual es un resultado de la interacción entre varios genes. Genes similares determinan el color del pelaje de los cobradores de Labrador, el cual puede ser negro, amarillo o chocolate (figura 13.11). Un gen está involucrado en la síntesis del pigmento melanina. Un alelo dominante de este gen ( $B$ ) especifica el color negro del pelaje y su par recesiva ( $b$ ) especifica el pelo café. Un alelo dominante de un gen diferente ( $E$ ) causa que la melanina se deposite en el pelaje, mientras que su contraparte recesivo ( $e$ ) disminuye la cantidad de melanina depositada en el pelaje. Por lo tanto, un perro que porta los alelos  $E$  y  $B$  tendrá pelo negro. Otro que porte el alelo  $E$  y sea homocigoto para el alelo  $b$  tendrá el pelo café y un perro homocigoto para el alelo  $e$  tendrá el pelo amarillo sin importar si tiene los alelos  $B$  o  $b$ .



**Figura 13.12 Animada** Síndrome de Marfan. La estrella del baloncesto colegial, Haris Charalambous, falleció de súbito en el 2006 cuando su arteria aorta estalló mientras realizaba ejercicios de calentamiento. Tenía 21 años de edad.

Charalambous era muy alto y delgado, tenía brazos y piernas largas, caracteres muy valorados en los atletas profesionales del baloncesto. Sin embargo, estos caracteres también están asociados con el síndrome de Marfan.

A nivel mundial, alrededor de una de cada 5000 personas son afectadas por el síndrome de Marfan. Al igual que muchas de ellas, Charalambous no sabía que padecía dicho síndrome.

**Pleiotropía** Un gen **pleiotrópico** es aquel que influye en múltiples caracteres. Las mutaciones en este tipo de genes están asociadas con trastornos genéticos complejos, como la anemia falciforme (sección 9.6) y la fibrosis quística. Por ejemplo, la mucosa engrosada de los pacientes con fibrosis quística afecta el cuerpo entero, no sólo el tracto respiratorio. La acumulación de la mucosa obstruye los conductos que conducen al intestino y causan problemas digestivos. Los pacientes masculinos con FQ suelen ser infértiles porque el flujo del esperma es obstruido por la acumulación de las secreciones.

El síndrome de Marfan es otro ejemplo de trastorno genético causado por la mutación de un gen pleiotrópico. En este caso particular, el gen afectado es el que codifica la fibrilina. Largas fibras de esta proteína proporcionan elasticidad a los tejidos del corazón, piel, vasos sanguíneos, tendones y otras partes del cuerpo. Las mutaciones en el gen de la fibrilina resultan en tejidos formados sin fibrilina o con una forma defectuosa de la proteína. El vaso sanguíneo mayor que conduce al corazón, la arteria aorta, es en especial afectado. Las células del músculo de la pared de la aorta no funcionan de manera adecuada, por lo tanto, la pared no es tan elástica como debiera serlo. La aorta se expande bajo presión, de tal forma que la falta de elasticidad con el paso del tiempo provoca que se adelgace y perfore. Como consecuencia, en su interior se acumulan depósitos de calcio. La arteria aorta, inflamada, delgada y debilitada, puede estallar de forma abrupta durante el ejercicio.

El síndrome de Marfan es en particular difícil de diagnosticar. Las personas afectadas suelen ser altas, delgadas y con articulaciones débiles, pero hay muchas personas con esas características que no padecen el síndrome. Como los síntomas no se manifiestan, muchas personas suelen fallecer en edades tempranas y de forma repentina, sin saber que padecían el trastorno (figura 13.12).

**codominante** Par de alelos que se expresan en individuos heterocigotos.  
**dominancia incompleta** Condición en la cual un alelo no es dominante por completo sobre otro, por lo tanto los fenotipos heterocigotos son un intermedio entre los dos fenotipos homocigotos.

**epistasis** Efecto en el que un carácter es influido por los productos de múltiples genes.

**pleiotrópico** Gen cuyo producto influye sobre múltiples caracteres.

**sistema de alelos múltiples** Gen para el cual persisten tres o más alelos en una población.

### Para repasar en casa ¿Todos los alelos son dominantes o recesivos de forma clara?

- Un alelo puede ser dominante por completo, dominante de forma parcial o codominante con su par del cromosoma homólogo.
- En la epistasis, los productos de dos o más genes influyen sobre un carácter.
- El producto de un gen pleiotrópico influye sobre dos o más caracteres.

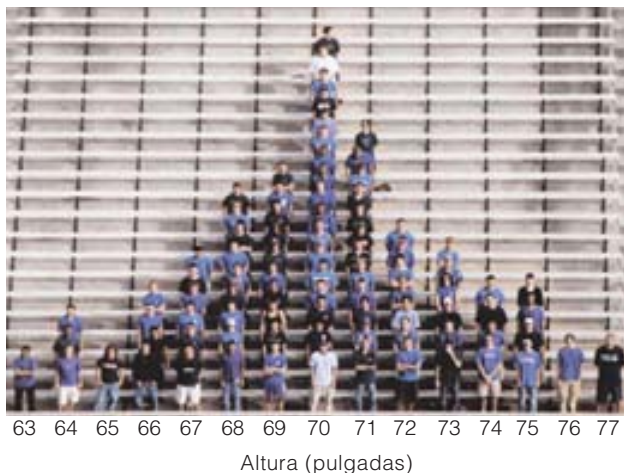
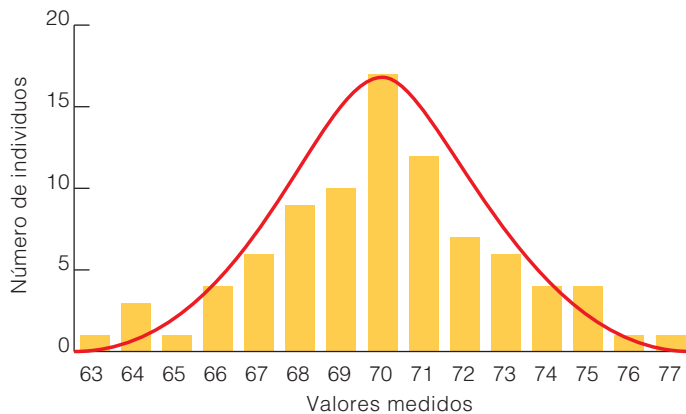
## 13.6 Variación compleja de los caracteres

- Los individuos de la mayoría de las especies varían en algunos de sus caracteres compartidos. Varios caracteres muestran un intervalo continuo de variación.
- Vínculo a Organismos genéticamente idénticos 8.7

La mayor parte de las moléculas orgánicas son producidas a través de rutas metabólicas que involucran la participación de muchas enzimas. Los genes que codifican estas enzimas pueden mutar de muchas formas, por lo que sus productos pueden funcionar en un amplio espectro de concentración y actividad. Los factores ambientales son otro elemento que contribuye con las variaciones, por lo que el fenotipo final es el resultado de las interacciones complejas entre productos de varios genes y el ambiente.

**Variación continua** Los individuos de una especie varían en sus diversos caracteres compartidos. Algunos de ellos aparecen en dos o tres formas distintas. Otros ocurren en un intervalo de pequeñas diferencias que se conocen como **variación continua**. Mientras más genes y factores ambientales influyen sobre un carácter, más continua será su variación.

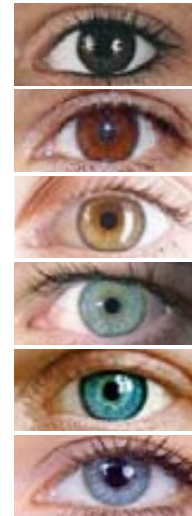
¿Cómo se determina si un carácter varía de manera continua? Primero, se debe dividir el intervalo total de fenotipos entre categorías cuantificables, como los centímetros de altura (figura 13.13). El número de individuos que se encuentran en cada categoría nos proporciona la frecuencia relativa de los fenotipos entre el intervalo de valores cuantificables. Por último, graficamos los datos en una



**Figura 13.14** Ejemplo de los efectos del ambiente sobre el fenotipo animal. El color de la liebre americana varía con las estaciones. En verano el color de su pelo es café (izquierda); mientras que en invierno es blanco (derecha). Ambas formas del carácter les ofrecen el camuflaje adecuado para evadir a sus depredadores.

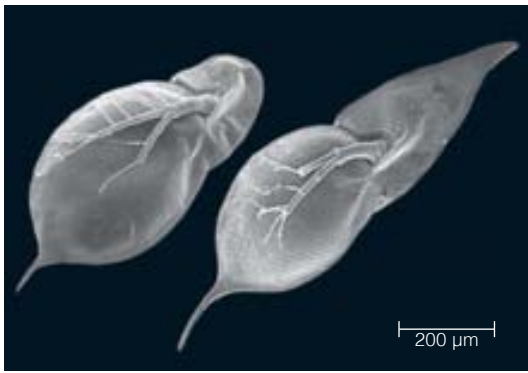
gráfica de barras. La línea formada entre los puntos de la cima de las barras muestra la distribución de los valores del carácter. Si la línea tiene una forma de campana, o **curva de campana**, quiere decir que el carácter varía de manera continua.

El color de los ojos en humanos es otro ejemplo de un carácter que varía de manera continua. El iris es la parte del ojo de color, una estructura pigmentada con forma de rosquilla. Al igual que el color de la piel, el color del iris es resultado de la epistasis entre los productos de genes que producen y distribuyen melanina. Mientras más melanina se deposite en el iris, menor será la cantidad de luz que éste refleje. Los iris oscuros contienen masas densas de melanina que absorben casi toda la luz que los irradia y, por lo tanto, casi no reflejan nada de ella. Los depósitos de melanina no son tan abundantes en los ojos café, los cuales reflejan un poco más de luz. Los ojos verdes y azules son los que contienen la menor cantidad de melanina y, por lo tanto, reflejan la mayor cantidad de luz.



**Efectos ambientales sobre el fenotipo** Las variaciones en los caracteres no siempre son el resultado de diferencias en los alelos. Los factores ambientales también modifican la expresión génica, la cual, a la vez, influye sobre el fenotipo. Por ejemplo, cambios estacionales de la temperatura y la duración del día afectan la producción de melanina y otros pigmentos que dan el color a la piel y al pelo de varios animales. Estos animales tienen diferentes etapas de coloración en diferentes estaciones (figura 13.14).

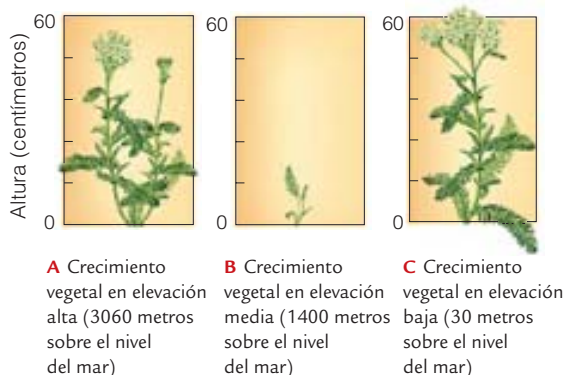
**Figura 13.13 Animada** Variaciones continuas en la altura de estudiantes de biología masculinos de la Universidad de Florida, Estados Unidos. Estos estudiantes se dividieron en categorías de altura con incrementos de 2.5 centímetros y fueron contados (parte inferior). La gráfica resultante produjo una curva con forma de campana (parte superior), indicativo de que la altura varía de manera continua.



**Figura 13.15** Efectos del ambiente sobre el cuerpo de *Daphnia*. En este animal, la forma de los individuos en la izquierda se desarrolla en ambientes con pocos depredadores. El individuo de la derecha tiene una cabeza más puntiaguda y una prolongación anterior de la espina más larga, la cual se desarrolla en respuesta a la presencia de algunas sustancias químicas emitidas por insectos depredadores.

Factores como la presencia de depredadores también pueden influir sobre el fenotipo. Considera la *Daphnia pulex*, un pariente de agua dulce de los camarones. Los insectos acuáticos son depredadores de estos invertebrados. Los individuos de *Daphnia* que habitan en estanques en donde hay pocos depredadores tienen cabezas redondas, pero aquéllos que habitan en charcos con muchos depredadores tienen cabezas puntiagudas (figura 13.15). Los depredadores liberan algunas sustancias químicas que desencadenan el desarrollo del fenotipo puntiagudo.

Las plantas conocidas como milenramas son otro ejemplo de cómo el ambiente puede influir sobre el fenotipo. Este tipo de plantas son útiles para estudios genéticos porque se propagan con facilidad por reproducción vegetativa. Cada uno de los fragmentos derivados de este tipo de reproducción resultará en plantas con el mismo genotipo,



**Figura 13.16** Efectos ambientales sobre el fenotipo de plantas. Fragmentos de la misma planta milenrama (*Achillea millefolium*) crecen con diferentes alturas cuando se desarrollan en tres elevaciones distintas.

**curva de campana** Curva con forma de campana; este resultado se obtiene al graficar la frecuencia contra la distribución de un carácter que varía de manera continua.

**variación continua** Intervalo de pequeñas diferencias en un carácter compartido en una población.

## Amenaza de la mucosa (una vez más)

El alelo que se asocia con más frecuencia en la fibrosis quística,  $\Delta F508$ , es letal con el paso del tiempo en individuos homocigotos, pero no en aquéllos que son heterocigotos. Este alelo es codominante con el alelo normal, por lo tanto, las dos copias del gen se expresan en los individuos heterocigotos. Estos individuos producen suficientes cantidades de la proteína CFTR normal para mantener los niveles del transporte normal de iones cloro.

El alelo  $\Delta F508$  tiene al menos 50 000 años de antigüedad y es muy común: en algunas poblaciones más de 1 de cada 25 personas lo portan. ¿Por qué este alelo ha persistido durante tanto tiempo con una frecuencia tan alta si es tan peligroso? El alelo  $\Delta F508$  puede ser un mal menor porque ofrece a cambio la sobrevivencia de los individuos heterocigotos ante enfermedades infecciosas letales. Cuando una bacteria se une a la proteína CFTR no mutada desencadena su endocitosis. Este proceso es una parte esencial de la respuesta inmune del cuerpo hacia la presencia de bacterias en el tracto respiratorio. Sin embargo, esa misma función de CFTR permite que algunas bacterias penetren en el tracto gastrointestinal, en donde pueden ser letales. Por ejemplo, la endocitosis de *Salmonella typhi* (a la izquierda) en las células



epiteliales que recubren el intestino causa la peligrosa infección conocida como fiebre tifoidea. La mutación  $\Delta F508$  altera la proteína CFTR de tal manera que las bacterias ya no pueden ser absorbidas por las células intestinales. Las personas que portan esta mutación son menos susceptibles a la fiebre tifoidea y a otras enfermedades causadas por bacterias.

**¿Cómo votarías?** En la actualidad, existen pruebas disponibles que nos dicen la predisposición genética para algunos trastornos genéticos. ¿Apoyarías una ley que prevenga la discriminación basada en los resultados de dichas pruebas? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

por lo tanto, los investigadores saben que esos genes no son los responsables de las diferencias fenotípicas observadas entre ellas. En un estudio, las milenramas genéticamente idénticas, que crecieron en diferentes altitudes, presentaron diferentes fenotipos (figura 13.16).

El ambiente también afecta los genes humanos. Uno de nuestros genes codifica una proteína que transporta serotonina entre las membranas de las células del cerebro. La serotonina reduce la ansiedad y la depresión durante episodios traumáticos. Algunas mutaciones en el gen transportador de la serotonina pueden reducir la habilidad para saber sobrellevar el estrés. Es como si algunos de nosotros anduviéramos en bicicleta por nuestra vida con un casco emocional. Sólo cuando nos accidentamos, el efecto de la mutación sobre el estado anímico se hace notable. Otros genes humanos afectan el estado anímico, pero las mutaciones en este gen particular reducen nuestra capacidad para recuperarnos de contratiempos emocionales.

### Para repasar en casa ¿Cómo varía el fenotipo?

- Algunos caracteres pueden variar dentro de un intervalo de pequeñas diferencias, conocido como variación continua. Mientras más sean los genes y otros factores que influyan sobre un carácter, mayor será el intervalo de variación de un fenotipo.
- Las enzimas y otros productos génicos controlan pasos de la mayoría de las rutas metabólicas. Las variaciones en las condiciones del ambiente también pueden afectar uno o más pasos de la ruta y, por lo tanto, contribuir con la variación del fenotipo.



## Resumen

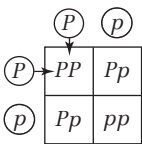


**Sección 13.1** La fibrosis quística es uno de los trastornos genéticos más comunes en Estados Unidos y normalmente es causada por una deleción en el gen *CFTR*. El alelo que porta dicha mutación persiste con una alta frecuencia, a pesar de su efecto devastador. Sólo los individuos homocigotos para ese alelo desarrollan la enfermedad.



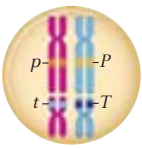
**Sección 13.2** La información genética es transferida hacia la descendencia en unidades discretas (genes). Cada gen se encuentra en un **locus**, o ubicación, particular en un cromosoma. Las células somáticas de individuos diploides tienen pares de genes en sus cromosomas homólogos. Las mutaciones generan alelos. Los individuos con alelos idénticos de un gen son **homocigotos** para el alelo. Los individuos de líneas puras para un carácter son homocigotos para los alelos que afectan dicho carácter. Los **heterocigotos** o **híbridos** son individuos que portan dos alelos no idénticos. Un alelo **dominante** oculta el efecto de un alelo **recesivo** en el cromosoma homólogo. El **genotipo** (conjunto de alelos de un individuo particular) da origen al **fenotipo**, el cual hace referencia al conjunto de caracteres de un individuo en particular.

Los individuos con alelos idénticos de un gen son **homocigotos** para el alelo. Los individuos de líneas puras para un carácter son homocigotos para los alelos que afectan dicho carácter. Los **heterocigotos** o **híbridos** son individuos que portan dos alelos no idénticos. Un alelo **dominante** oculta el efecto de un alelo **recesivo** en el cromosoma homólogo. El **genotipo** (conjunto de alelos de un individuo particular) da origen al **fenotipo**, el cual hace referencia al conjunto de caracteres de un individuo en particular.



**Sección 13.3** Las cruza entre individuos de líneas puras para dos formas distintas de un carácter producen una descendencia  $F_1$  heterocigota. Una cruce entre dos individuos de dicha descendencia es una **cruza monohíbrida**. La frecuencia con la cual aparece cada carácter en los individuos de la descendencia  $F_2$  puede revelar las relaciones de dominancia entre los alelos asociados con dichos caracteres. Los patrones predecibles de la herencia pueden utilizarse como evidencia del genotipo en las **cruzas de prueba**. Los **cuadros de Punnett** son muy útiles para determinar la probabilidad de aparición del genotipo y fenotipo en la descendencia de las cruza. Los resultados de las cruza de monohíbridos realizadas por Mendel lo condujeron a proponer la **ley de la segregación** (postulada aquí en términos modernos): durante la meiosis, los genes de cada par se separan, produciendo gametos distintos.

Los patrones predecibles de la herencia pueden utilizarse como evidencia del genotipo en las **cruzas de prueba**. Los **cuadros de Punnett** son muy útiles para determinar la probabilidad de aparición del genotipo y fenotipo en la descendencia de las cruza. Los resultados de las cruza de monohíbridos realizadas por Mendel lo condujeron a proponer la **ley de la segregación** (postulada aquí en términos modernos): durante la meiosis, los genes de cada par se separan, produciendo gametos distintos.



**Sección 13.4** Las cruza entre individuos de líneas puras para dos formas distintas de dos caracteres producen una descendencia  $F_1$  heterocigota para los alelos que determinan dichos caracteres. Una cruce entre los individuos de esa descendencia es una **cruza dihíbrida**. La frecuencia de aparición de los caracteres en la descendencia  $F_2$  puede revelar las relaciones entre los alelos asociados con dichos caracteres. Los resultados de las cruza dihíbridas de Mendel, lo condujeron a la postulación de la **ley de la distribución independiente** (postulada a continuación en términos actuales): durante la meiosis, los pares de genes en cromosomas homólogos tienden a distribuirse en los gametos independientemente de la distribución de otras pares de genes. Los eventos de entrecruzamiento pueden modificar los **grupos de ligamiento**.

Los resultados de las cruza dihíbridas de Mendel, lo condujeron a la postulación de la **ley de la distribución independiente** (postulada a continuación en términos actuales): durante la meiosis, los pares de genes en cromosomas homólogos tienden a distribuirse en los gametos independientemente de la distribución de otras pares de genes. Los eventos de entrecruzamiento pueden modificar los **grupos de ligamiento**.



**Sección 13.5** No todos los alelos son claramente dominantes o recesivos. La **dominancia incompleta** de un alelo significa que éste no oculta por completo el efecto de su contraparte localizado en el cromosoma homólogo, por lo tanto, ambos se expresan. La combinación de alelos da lugar a fenotipos intermedios. Los alelos **codominantes** se expresan al mismo tiempo en los individuos heterocigotos, al igual que en muchos **sistemas de alelos**

**múltiples** como el sistema ABO que determina el tipo sanguíneo en humanos. En la epistasia, la interacción entre productos de uno o más genes afectan el mismo carácter. En cambio, el efecto **pleiotrópico** es aquel en el cual un gen afecta dos o más caracteres.



**Sección 13.6** Un carácter que es influido por los productos de múltiples genes suele presentarse en un intervalo de pequeñas modificaciones del fenotipo conocido como **variación continua**. En general, el intervalo de valores de la variación continua presenta una **curva de campana**. El fenotipo de un individuo puede ser afectado por factores ambientales.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un individuo heterocigoto tiene un(a) \_\_\_\_\_ para un carácter determinado.
  - par de alelos idénticos
  - par de alelos no idénticos
  - condición haploide, en términos genéticos
- Los caracteres visibles de un individuo constituyen su \_\_\_\_\_.
  - fenotipo
  - variación
  - genotipo
  - árbol genealógico
- Filial significa \_\_\_\_\_.
- La segunda generación de la descendencia de una cruce entre individuos homocigotos para alelos distintos de un mismo gen es conocida como \_\_\_\_\_.
  - generación  $F_1$
  - generación  $F_2$
  - generación híbrida
  - ninguna de las anteriores
- Los individuos de la descendencia  $F_1$  de una cruce  $AA \times aa$  son \_\_\_\_\_.
  - todos  $AA$
  - todos  $aa$
  - todos  $Aa$
  - $1/2 AA$  y  $1/2 aa$
- Suponiendo una dominancia completa, la generación  $F_2$  de la descendencia descrita en la pregunta 4 presentará una proporción fenotípica de \_\_\_\_\_.
  - 3:1
  - 9:1
  - 1:2:1
  - 9:3:3:1
- Una cruce de prueba es un mecanismo para determinar el \_\_\_\_\_.
  - fenotipo
  - genotipo
  - a y b
- Suponiendo una dominancia completa, las cruza entre dos individuos dihíbridos  $F_1$  de plantas de guisante, las cuales son la descendencia de una cruce  $AABB \times aabb$ , resultarán en una  $F_2$  con una proporción fenotípica de \_\_\_\_\_.
  - 1:2:1
  - 3:1
  - 1:1:1:1
  - 9:3:3:1
- La probabilidad de que ocurra un entrecruzamiento entre dos genes en el mismo cromosoma \_\_\_\_\_.
  - no está relacionada con la distancia que los separa
  - disminuye con la distancia de separación
  - aumenta con la distancia entre ellos
- Un gen que afecta tres caracteres es \_\_\_\_\_.
  - epistático
  - un sistema de alelos múltiples
  - pleiotrópico
  - dominante
- Los alelos \_\_\_\_\_ son aquellos que ambos se expresan.
  - dominantes
  - codominantes
  - pleiotrópicos
  - híbridos
- Una curva de campana indica \_\_\_\_\_ en un carácter.

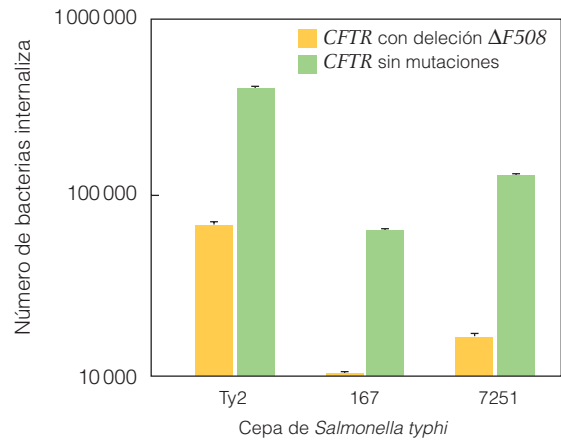
## Actividades de análisis de datos

### Fiebre tifoidea y mutaciones que causan la fibrosis quística

La mutación  $\Delta F508$  inhabilita la función de receptor de la proteína CFTR y, por lo tanto, inhibe la endocitosis de bacterias en las células epiteliales. La endocitosis es una parte importante de las defensas inmunes del tracto respiratorio contra las infecciones comunes causadas por las bacterias *Pseudomonas*, cuyas infecciones causan problemas crónicos en pacientes que padecen fibrosis quística.

La mutación  $\Delta F508$  también inhibe la endocitosis de la bacteria *Salmonella typhi* en el tracto intestinal, en donde la internalización de esta bacteria puede causar la fiebre tifoidea, una enfermedad común a nivel mundial. Entre sus síntomas se encuentran fiebre extrema y diarrea, que causa una deshidratación que puede provocar delirio durante varias semanas. Si no se trata, la fiebre tifoidea tiene una letalidad de 30 por ciento en las personas afectadas. Alrededor de 600 000 personas, la mayoría de ellas niños, mueren cada año como consecuencia de la fiebre tifoidea.

En 1998, Gerald Pier y sus colaboradores compararon los niveles de internalización de *S. typhi* en diferentes tipos de células epiteliales: aquellas homocigotas para el alelo normal y aquellas heterocigotas para la mutación  $\Delta F508$ . (En las células homocigotas para la mutación no se encontró ninguna bacteria *S. typhi*.) Algunos de sus resultados se muestran en la figura 13.17.



**Figura 13.17** Efecto de la mutación causante de la FQ en la internalización de diferentes cepas de la bacteria *Salmonella typhi* en células epiteliales.

1. En relación con la cepa Ty2 de *S. typhi*, ¿cuántas bacterias más fueron capaces de penetrar en células normales (aquellas que expresaban CFTR sin mutaciones) que en las células que expresaban el gen de la delección  $\Delta F508$ ?
2. ¿Qué cepa de las bacterias penetró con mayor facilidad en las células epiteliales?
3. La delección  $\Delta F508$  inhibe la entrada de las tres cepas de *S. typhi* en las células epiteliales. ¿Puedes decir cuál de ellas presentó una mayor inhibición?

13. Relaciona las columnas.

- |                            |                       |
|----------------------------|-----------------------|
| ___ cruza dihíbrida        | a. <i>bb</i>          |
| ___ cruza monohíbrida      | b. $AABB \times aabb$ |
| ___ condición homocigota   | c. <i>Aa</i>          |
| ___ condición heterocigota | d. $Aa \times Aa$     |

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en CENGAGENOW\*.

## Problemas genéticos Respuestas en el apéndice III

1. Mendel realizó cruza entre plantas de chícharo o guisante con vainas verdes y plantas de chícharo o guisante con vainas amarillas, ambas de línea pura. Toda la descendencia tuvo vainas verdes. ¿Qué color es el recesivo?
2. Suponiendo que la herencia independiente ocurre durante la meiosis, ¿qué tipo(s) de gametos se formarán en individuos con los siguientes genotipos?  
a.  $AABB$       b.  $AaBB$       c.  $Aabb$       d.  $AaBb$
3. Bajo el mismo supuesto planteado en la pregunta 2. Determina la frecuencia de cada genotipo entre la descendencia que resulta a partir de los siguientes cruzamientos:  
a.  $AABB \times aaBB$       c.  $AaBb \times aabb$   
b.  $AaBB \times AABB$       d.  $AaBb \times AaBb$
4. Supón que identificas un nuevo gen en ratones. Uno de sus alelos especifica el pelo blanco y otro el pelo café. Quieres observar si los dos alelos tienen una interacción de dominancia simple o incompleta. ¿Qué prueba realizarías para responder esa pregunta?
5. Varios genes son tan vitales para el desarrollo que las mutaciones sobre ellos son letales. Aun así, los individuos heterocigotos pueden



perpetuar los alelos letales como el alelo Manx (*M*) en los gatos. Los gatos homocigotos (*MM*) fallecen antes del nacimiento. En los gatos heterocigotos (*Mm*), la columna vertebral se desarrolla de manera anormal, por lo que estos animales carecen de cola (izquierda). ¿Cuál es la relación de dominancia entre el alelo Manx y el alelo normal? Si dos gatos *Mm* se aparean, ¿cuál es la probabilidad de que un individuo de la descendencia sea heterocigoto (*Mm*)?

6. Un gen codifica la segunda enzima de la síntesis de la melanina. Un individuo homocigoto para un alelo recesivo de este gen no puede sintetizar ni depositar melanina en sus tejidos. El resultado es el albinismo, o la ausencia de melanina. Los humanos y otros organismos pueden presentar este fenotipo. Bajo las siguientes circunstancias, ¿cuáles son los genotipos probables del padre, la madre y sus hijos?
  - a. Ambos padres tienen fenotipos normales; algunos, pero no todos sus hijos, tienen el fenotipo albino.
  - b. Ambos padres y todos sus hijos tienen el fenotipo albino.
  - c. La madre no es afectada, el padre tiene el fenotipo albino, tres de los hijos no son afectados y un hijo tiene el fenotipo albino.

Problemas genéticos adicionales disponibles en CENGAGENOW\*.

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

► Cruzas de plantas de chícharo o guisante; Genes en los cromosomas; Cruza monohíbrida; Cruza dihíbrida; Codominancia y tipo sanguíneo ABO; Dominancia incompleta; Pleiotropía en el síndrome de Marfan; Epistasis en perros; Variación continua.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Antes de comenzar este capítulo, debes estar seguro de entender las relaciones de dominancia (secciones 13.2, 13.5 y 13.6), la expresión génica (9.2, 9.3) y las mutaciones (9.6). Emplearás tus conocimientos sobre los cromosomas (8.2), la meiosis (12.3, 12.4), los gametos (12.5), el ADN (8.6) y la determinación del sexo (10.4). En el contexto de los trastornos genéticos, te remitirás a los errores de muestreo (1.8), los aminoácidos (3.5), los lisosomas (4.8), la corteza celular (4.10), las vías metabólicas (5.5), la tirosinasa (5.4), los pigmentos (6.2) y los oncogenes (11.6).



### Seguimiento de los caracteres o rasgos humanos

Los patrones de la herencia observados en los humanos se determinan al seguir los caracteres o rasgos a través de las generaciones en los árboles genealógicos. Los tipos de caracteres seguidos en este tipo de estudios incluyen anomalías genéticas o síndromes asociados con trastornos genéticos.



### Herencia autosómica

Puede seguirse la pista de muchos caracteres o rasgos humanos hasta encontrar los alelos dominantes y recesivos en los autosomas que los determinan. Estos alelos se heredan en patrones característicos: los alelos dominantes tienden a aparecer en cada generación; los alelos recesivos pueden saltarse generaciones.



# 14 Herencia humana

## 14.1 Tonos de piel

El color de la piel humana comienza con los melanosomas. Estos organelos de las células de la piel producen dos tipos de pigmentos melanina: uno café-negro y el otro rojizo. La mayoría de las personas tienen el mismo número de melanosomas en la piel. Las variaciones en el color de la piel se presentan porque los tipos y cantidades de melaninas varían entre las personas, como también varían la formación, transporte y distribución de los melanosomas.

Las variaciones en el color de la piel pudieron haber evolucionado como un equilibrio entre la producción de vitamina y la protección ante los efectos dañinos de la radiación UV. La piel oscura pudo haber sido benéfica bajo condiciones de intensa radiación solar en la sabana africana, donde evolucionaron los primeros humanos. La melanina actúa como un bloqueador natural porque evita que la radiación UV degrade las moléculas de ácido fólico, una vitamina esencial para la formación de los espermatozoides y para el desarrollo embrionario. Los niños nacidos de mujeres de piel clara que se exponen a altos niveles de radiación solar tienen un riesgo mayor de presentar defectos de nacimiento.

Los primeros grupos de humanos que migraron hacia regiones con climas más fríos se encontraron menos expuestos a la radiación solar. En estas regiones, la piel más clara debió haber presentado algún tipo de ventaja. ¿Por qué? Porque la radiación UV estimula la producción de vitamina D, una vitamina esencial, en las células de la piel. En las regiones donde la exposición a la luz solar es mínima, el daño que causa la radiación UV es menor que el riesgo de una deficiencia de vitamina D, lo cual tiene graves consecuencias en la salud y en particular para el desarrollo de los fetos y los niños. Las personas con piel oscura tienen un mayor riesgo de padecer esta deficiencia en regiones donde la exposición a la luz del sol es mínima.

El color de la piel, al igual que otros rasgos humanos, tiene un fundamento genético. Más de 100 productos génicos están involucrados en la síntesis de melanina y en la formación y disposición de los melanosomas. Las mutaciones en algunos de estos genes pudieron haber contribuido a las variaciones regionales en el color de la piel humana. Piensa en el gen *SLC24A5* del cromosoma 15, el cual codifica una proteína de transporte localizada en la membrana de los melanosomas. Casi todas las personas

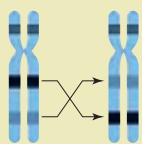
de origen africano y nativos norteamericanos o del este de Asia, portan el mismo alelo de este gen. Entre 6000 y 10000 años atrás, una mutación dio origen a un alelo diferente de este gen. La mutación, una sustitución de un solo par de bases, modificó el aminoácido número 111 de la proteína de transporte, convirtiendo la alanina original en una treonina. Este cambio resulta en menores cantidades melanina y, por lo tanto, en una piel más clara que la que producen los alelos africanos originales. Actualmente, casi todas las personas con antepasados europeos portan este alelo.

Una persona que es producto de la mezcla de razas puede producir gametos que contienen diferentes combinaciones de alelos, tanto para la piel oscura como para la clara. Es poco común que uno de esos gametos contenga todos los alelos que determinan la piel oscura o todos los que determinan la piel clara, pero puede llegar a pasar (figura 14.1).

El color de la piel es sólo uno más de los muchos caracteres humanos que varían como resultado de mutaciones en un solo nucleótido. La pequeña escala que ofrecen estos cambios, nos recuerda que compartimos el legado genético de un ancestro común.



**Figura 14.1** La variación en el color de la piel humana (*derecha*) comienza con diferencias en los alelos heredados de los progenitores. En la *página opuesta*, las mellizas Kian y Remee, nacidas en el 2006. Las dos abuelas de las niñas son descendientes de antepasados europeos y tienen piel clara. Sus dos abuelos descienden de antepasados africanos y tienen la piel oscura. Las dos gemelas heredaron de sus padres, producto de la mezcla de razas, diferentes alelos de algunos de los genes que determinan el color de la piel. La apariencia de sus hijas sugiere que los padres deben ser heterocigotos para dichos alelos.



### Herencia ligada al sexo

El cromosoma X contiene cerca de 10 por ciento de los genes humanos, es decir, los alelos de este cromosoma afectan a demasiados caracteres. Los patrones de herencia de dichos alelos ligados al cromosoma X tienden a diferir entre hombres y mujeres.



### Cambios en la estructura y número cromosómicos

Un cromosoma puede experimentar un cambio permanente a gran escala en su estructura o puede cambiar el número de autosomas o de cromosomas sexuales. En los humanos, estos cambios causan trastornos genéticos.



### Pruebas genéticas

Las pruebas genéticas proporcionan información sobre el riesgo de transmitir un alelo dañino a algún individuo de la descendencia. Después de la concepción, existen varios métodos de análisis prenatal que pueden revelar anomalías o trastornos genéticos en un feto o en un embrión.



## 14.2 Análisis genético humano

- Los genetistas estudian los patrones de la herencia en humanos al seguir los trastornos genéticos y anomalías a través de las generaciones de las familias.
- La representación de las relaciones genéticas en el árbol genealógico, revelan los patrones de la herencia de rasgos o caracteres particulares.
- Vínculos a Errores de muestreo 1.8, Cromosomas 8.2, Dominancia 13.2, Patrones complejos de la herencia 13.6

Algunos organismos, entre ellos las plantas de chícharo o guisante y las moscas de la fruta, son ideales para realizar análisis genéticos, porque tienen relativamente pocos cromosomas y se reproducen rápidamente bajo condiciones controladas, además de que su manipulación representa pocos problemas éticos. Además, el seguimiento de un rasgo a lo largo de las generaciones puede realizarse en pocas de ellas. Sin embargo, los humanos plantean una situación distinta. A diferencia de las moscas criadas en un laboratorio, nosotros vivimos bajo condiciones variables en dife-

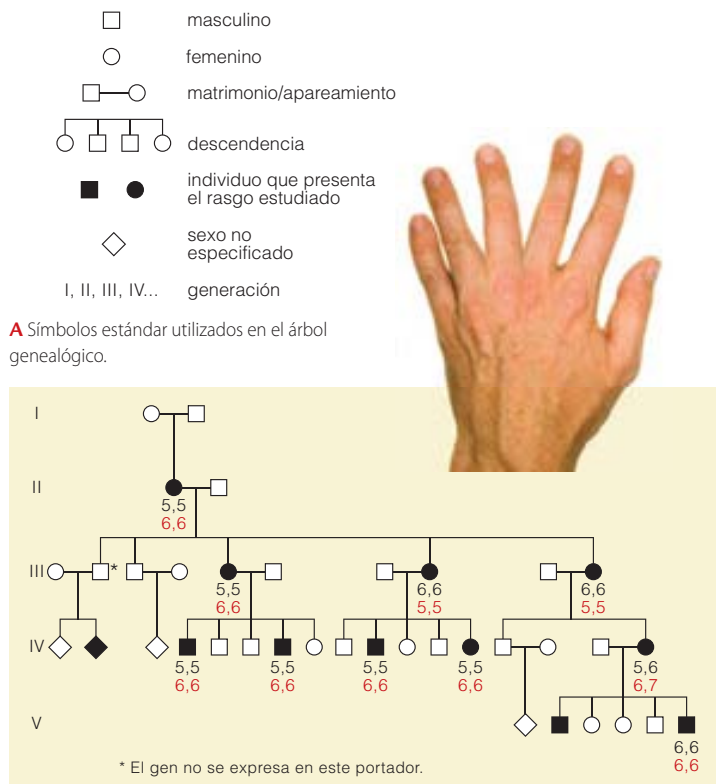
rentes lugares y vivimos tanto tiempo como los genetistas que nos estudian. La mayoría de nosotros seleccionamos a nuestras parejas y nos reproducimos cuando lo deseamos. Nuestras familias son pequeñas, por lo que los errores de muestreo (sección 1.8) son un factor importante en los estudios de genética humana.

Por lo tanto, los patrones de la herencia en los humanos normalmente se estudian al dar seguimiento a los caracteres que surgen en las familias a través de varias generaciones. Los investigadores trazan esos datos como representaciones gráficas de relaciones genéticas llamadas **árbol genealógico** (figura 14.2). El análisis del árbol genealógico puede revelar si un rasgo está asociado con un alelo dominante o con uno recesivo y si el alelo se localiza en un autosoma o en un cromosoma sexual. Además, el análisis permite que los genetistas determinen la probabilidad de que un rasgo aparezca en futuras generaciones de una familia o en una población.

### Tipos de variación genética

Algunos caracteres humanos visibles siguen los patrones de la herencia mendeliana. Al igual que los colores de las flores de las plantas de chícharo, estos caracteres son controlados por un único gen con dos alelos: uno dominante y otro recesivo. Por ejemplo, los lóbulos de la oreja de algunas personas están unidos en su base, mientras que otras personas tienen lóbulos de la oreja libres. El alelo para el lóbulo libre es dominante sobre el alelo para el lóbulo que está unido a la base. De forma semejante, el alelo que especifica la barbilla partida es dominante sobre el de la barbilla lisa, y el alelo para los hoyuelos de la mejilla es dominante sobre el que no causa la formación de los hoyuelos. Algunas personas que son homocigotas para los dos alelos recesivos del gen *MC1R* producen la melanina de color rojizo, pero no la de tipo café-negra; por lo tanto, esas personas son pelirrojas.

Los genes de autosomas o de cromosomas sexuales también controlan más de 6000 trastornos y anomalías genéticas. La **tabla 14.1** enlista algunos ejemplos. Una anomalía genética es una versión rara o poco común de un rasgo, como el tener seis



**B** Árbol genealógico de la polidactilia: un trastorno caracterizado por la presencia de dedos adicionales en manos o pies. Los números *negros* representan el número de dedos en cada mano, los números *rojos* representan el número de dedos en cada pie. Aunque también puede ocurrir en forma independiente, la polidactilia es uno de varios síntomas del síndrome de Ellis-van Creveld.

**C** Derecha, árbol genealógico para la enfermedad de Huntington: una enfermedad que causa la degeneración progresiva del sistema nervioso. La investigadora Nancy Wexler y su equipo elaboraron este árbol genealógico utilizando datos de cerca de 10 000 venezolanos. Su análisis de individuos afectados o no afectados reveló que el responsable es un alelo dominante del cromosoma 4 humano. Wexler está particularmente interesada en el trastorno porque éste ocurre en su familia.

**Figura 14.2 Animada** Árbol genealógico.

**árbol genealógico** Representación gráfica que muestra el patrón de la herencia de un rasgo a través de diferentes generaciones en las familias.



**Tabla 14.1** Patrones hereditarios de algunas anomalías y trastornos genéticos

dedos o membranas interdigitales entre los dedos del pie. Las anomalías genéticas no representan una amenaza a la vida, y tu opinión sobre ellas es un asunto personal. En cambio, un trastorno genético tarde o temprano causará problemas médicos que pueden ser graves. Frecuentemente, un trastorno genético se caracteriza por un conjunto específico de síntomas (un síndrome). En general, la mayoría de la investigación se enfoca en los trastornos genéticos más que en otros caracteres humanos, porque lo que aprendemos de ellos nos ayuda a desarrollar tratamientos para las personas afectadas.

En las siguientes dos secciones de este capítulo, nos enfocaremos en los patrones hereditarios de los trastornos humanos causados por un solo gen, los cuales afectan a 1 de cada 200 personas. Ten en mente que estos patrones son los menos comunes de su tipo. La mayoría de los caracteres humanos, incluido el color de la piel, son poligénicos (afectados por varios genes) y frecuentemente también son influidos por factores ambientales. Muchos trastornos genéticos son de este tipo; entre los más conocidos están la diabetes, el asma, la obesidad, diferentes tipos de cáncer, enfermedades cardíacas y la esclerosis múltiple. Los patrones hereditarios de estos trastornos son muy complejos y, a pesar de la intensa investigación realizada, nuestro entendimiento de los alelos asociados con ellos es aún incompleto. Por ejemplo, entre las personas con autismo se han encontrado anomalías en casi todos los cromosomas, pero una persona que presenta una o más de esas anomalías no necesariamente tiene autismo. Las mutaciones en regiones específicas de los cromosomas 1, 2, 6, 7, 13, 15 y 22 aumentan la posibilidad de un individuo de desarrollar esquizofrenia, un trastorno neurobiológico, pero no cualquiera con esas mutaciones desarrolla este trastorno. El apéndice VII muestra un mapa de cromosomas humanos con las ubicaciones de algunos alelos que participan en algunos trastornos genéticos y en otros caracteres humanos.

Los alelos que causan trastornos genéticos graves son generalmente raros en las poblaciones, porque comprometen la salud y la capacidad reproductiva de sus portadores. ¿Por qué persisten? Básicamente, porque las mutaciones los reinsertan periódicamente en las poblaciones. En algunos casos, un alelo normal en los individuos heterocigotos oculta el efecto de un alelo perjudicial. En otros, un alelo codominante ofrece una ventaja para la supervivencia en un ambiente particularmente peligroso. En los siguientes capítulos verás ejemplos sobre cómo funcionan estos mecanismos.

### Para repasar en casa ¿Cómo estudiamos los patrones de la herencia en los humanos?

- Los patrones hereditarios en humanos se estudian al seguir ciertos caracteres en las familias a través de varias generaciones.
- Una anomalía genética es una versión inusual de un rasgo heredado. Un trastorno genético es una condición heredada que ocasiona problemas médicos.
- Algunos caracteres humanos son gobernados por un solo gen y se heredan de manera mendeliana. Muchos otros son gobernados por varios genes o promovidos por el ambiente.

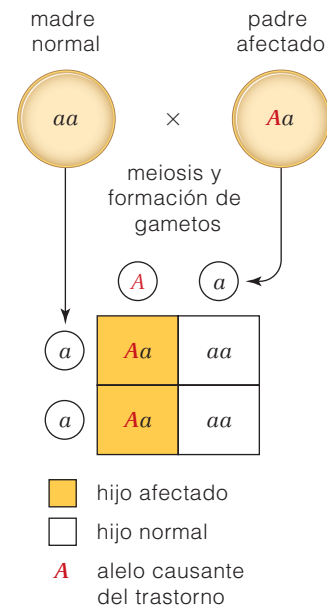
Trastorno o anomalía	Síntomas característicos
<b>Patrón de herencia autosómico dominante</b>	
Acondroplasia	Una forma de enanismo
Aniridia	Defectos en los ojos
Camptodactilia	Dedos rígidos y flexionados
Hipercolesterolemia familiar	Alto nivel de colesterol; arterias obstruidas
Enfermedad de Huntington	Degeneración del sistema nervioso
Síndrome de Marfan	Carencia de tejido conectivo o sus anomalías
Polidactilia	Dedos adicionales en pies o manos
Progeria	Envejecimiento prematuro
Neurofibromatosis	Tumores en la piel y el sistema nervioso
<b>Patrón de herencia autosómico recesivo</b>	
Albinismo	Ausencia de pigmentación
Metahemoglobinemia hereditaria	Coloración azul de la piel
Fibrosis quística	Secreciones glandulares anormales que dañan tejidos y órganos
Síndrome de Ellis-van Creveld	Enanismo, defectos cardíacos, polidactilia
Anemia de Fanconi	Anomalías físicas, fallas en la médula ósea
Galactosemia	Daño en cerebro, hígado y ojos
Hemocromatosis hereditaria	El exceso de hierro daña las articulaciones y los órganos
Fenilcetonuria (PKU)	Discapacidad mental
Anemia falciforme	Efectos pleiotrópicos adversos en todo el cuerpo
Enfermedad de Tay-Sachs	Deterioro de las habilidades físicas y mentales; muerte temprana
<b>Patrón de herencia recesivo ligado al cromosoma X</b>	
Síndrome de insensibilidad androgénica	Individuo XY, pero con caracteres femeninos; esterilidad
Daltonismo (ceguera al rojo y al verde)	Incapacidad para distinguir el color rojo del verde
Hemofilia	Disminución en la capacidad de coagulación de la sangre
Distrofia muscular	Pérdida progresiva de la función muscular
Displasia ectodérmica	Piel tipo mosaico (parches con glándulas sudoríparas o sin ellas); otros efectos
<b>Patrón de herencia dominante ligado al cromosoma X</b>	
Síndrome del X frágil	Discapacidad intelectual y emocional
<b>Cambios en el número cromosómico</b>	
Síndrome de Down	Discapacidad mental; defectos cardíacos
Síndrome de Turner (XO)	Esterilidad; ovarios y caracteres sexuales anormales
Síndrome de Klinefelter	Esterilidad; discapacidad mental media
Síndrome XXX	Anomalías mínimas
Condición XYY	Discapacidad mental media o sin efecto alguno
<b>Cambios en la estructura de los cromosomas</b>	
Leucemia mieloide crónica (LMC)	Sobreproducción de linfocitos; mal funcionamiento de órganos
Síndrome del maullido de gato	Discapacidad mental; laringe anormal

## 14.3 Patrones de herencia autosómica

- Un alelo se hereda en un patrón autosómico dominante si el rasgo que especifica aparece en personas homocigotas y heterocigotas.
- Un alelo es heredado en un patrón autosómico recesivo si el rasgo que especifica aparece sólo en las personas homocigotas.
- ◀ Vínculos a Lisosomas 4.8, Elementos del citoesqueleto 4.10, Tirosinasa 5.4, Autosomas 8.2, Replicación y reparación del ADN 8.6, Expresión génica 9.2, Procesamiento del ARN 9.3, Herencia 13.2, Codominancia y pleiotropía 13.5



**Figura 14.4** Ejemplos de trastornos autosómicos dominantes. **A** La acondroplasia afecta tanto a Ivy Broadhead (izquierda) como a su hermano, su padre y su abuelo. **B** Con tan solo cinco años de edad Megan ya presenta los síntomas de la progeria de Hutchinson Gilford.



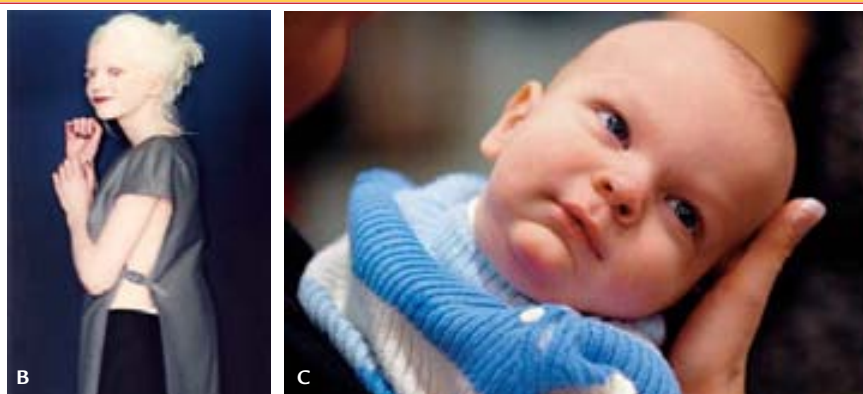
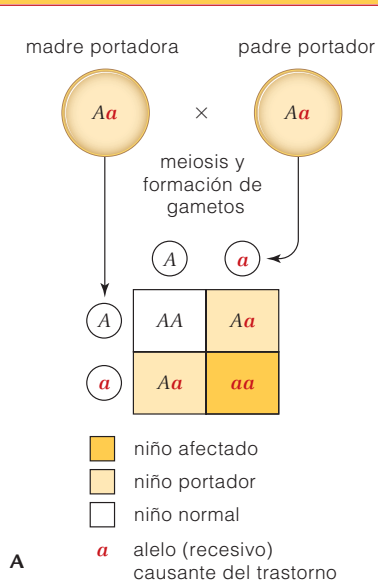
**Figura 14.3 Animada** Herencia dominante autosómica, en la cual, un alelo dominante (rojo) se expresa completamente en las personas heterocigotas.

### Patrón autosómico dominante

Un alelo de un autosoma es heredado mediante un patrón dominante si éste se expresa tanto en los homocigotos como en los heterocigotos y si el rasgo que especifica el alelo tiende a aparecer en cada generación. Cuando uno de los padres es heterocigoto y el otro es homocigoto para el alelo recesivo, cada uno de sus hijos tendrá 50 por ciento de probabilidad de heredar el alelo dominante y de tener el rasgo asociado con él (figura 14.3).

La acondroplasia es un ejemplo de un trastorno autosómico dominante (un trastorno causado por un alelo dominante de un autosoma). El alelo responsable de la acondroplasia interfiere con la formación del esqueleto embrionario. Cerca de 1 de cada 10 000 personas son heterocigotas para este alelo. En la etapa adulta, estas personas tienen una estatura promedio de 144 cm y además se caracterizan por tener brazos y piernas anormalmente cortas en comparación con otras partes del cuerpo (figura 14.4A). La mayoría de los homocigotos mueren antes o poco tiempo después del nacimiento.

La enfermedad de Huntington es otro trastorno causado por un alelo autosómico dominante. Como consecuencia de este trastorno genético, los movimientos involuntarios de los músculos aumentan conforme progresa el deterioro del sistema nervioso. Normalmente, los síntomas se manifiestan hasta después de los 30 años de edad, y la gente afectada por este síndrome muere entre los 40 y 50 años. La mutación que provoca la enfermedad de Huntington modifica una proteína necesaria para el desarrollo de las células del cerebro. La modificación es causada por la expansión de una mutación, en la cual los mismos tres nucleótidos se han insertado muchas veces repetidos en el ADN. Cientos de miles de otras repeticiones de este tipo ocurren en otros genes y entre genes de los cromosomas humanos, sin consecuencia alguna. Esta en particular, altera la función del producto crucial de un gen.



**Figura 14.5 Animada** Herencia autosómica recesiva. Sólo las personas homocigotas presentan el rasgo asociado con un alelo recesivo de un autosoma. **A** En este ejemplo, ambos padres eran portadores de un alelo recesivo autosómico (*rojo*). Cada uno de sus hijos tiene 25 por ciento de probabilidad de ser homocigoto para ese alelo. **B** El fenotipo albino está asociado con los alelos recesivos que causan una deficiencia en una enzima productora de melanina. **C** Conner Hopf fue diagnosticada con la enfermedad de Tay-Sachs, un trastorno autosómico recesivo, a la edad de siete meses y medio. Murió antes de su segundo cumpleaños.

La progeria de Hutchinson–Gilford es un trastorno autosómico dominante caracterizado por el envejecimiento drástico acelerado. Esta enfermedad es normalmente causada por una sustitución en el gen de la lámina A, una proteína que es una subunidad de los filamentos intermedios que ayudan a organizar los cromosomas. La mutación añade una señal para el procesamiento de un intrón/exón. El ARNm procesado en esa región codifica una proteína con una extensa delección que impide que se ensamble en los filamentos intermedios y, por lo tanto, se acumula en la membrana nuclear. Los efectos pleiotrópicos de la mutación incluyen defectos en la transcripción, en la mitosis y en la división celular. Los síntomas comienzan a aparecer antes de los dos años de edad. La piel que debiera ser gruesa y resistente comienza a adelgazarse, los músculos se debilitan y los huesos que debieran extenderse y crecer fuertes se ablandan. La calvicie prematura es inevitable. La mayoría de las personas que padecen del trastorno mueren durante la adolescencia temprana como resultado de un ataque o un paro cardíaco provocado por el endurecimiento de las arterias, una condición característica de la edad avanzada (figura 14.4B).

La progeria no se presenta en las familias porque las personas afectadas no suelen vivir lo suficiente para reproducirse. Otros alelos dominantes que causan graves problemas pueden persistir si su expresión no interfiere con la reproducción. El alelo que provoca la acondroplasia es un ejemplo de ello. Las personas que padecen de la enfermedad de Huntington y otros trastornos cuyos síntomas aparecen en la edad adulta tienden a reproducirse antes y, por lo tanto, transmiten sus alelos, sin saberlo, a su descendencia.

### Patrón autosómico recesivo

Un alelo de un autosoma es heredado en un patrón recesivo si se expresa sólo en las personas homocigotas; por lo tanto, los caracteres asociados con el alelo pueden no presentarse en algunas generaciones. Las personas heterocigotas para los alelos son portadoras, lo que significa que tienen el alelo, pero no manifiestan el carácter. Los hijos de dos padres portadores tienen 25 por ciento de probabilidad de ser homocigotos para el alelo (figura 14.5A) y, por

lo tanto, de presentar el rasgo. Todos los hijos de padres homocigotos serán homocigotos.

El albinismo, o la carencia de melanina, es heredado en un patrón recesivo. El fenotipo albino se presenta en las personas homocigotas para un alelo que codifica una forma defectuosa de la enzima tirosinasa. En ausencia de esta enzima, los melanocitos no producen melanina y, en consecuencia, el cabello, la piel y los iris carecen de su coloración característica (figura 14.5B).

La enfermedad de Tay–Sachs es un ejemplo de trastorno autosómico recesivo. En la población general, alrededor de 1 de cada 300 personas es portadora del alelo que causa la enfermedad de Tay–Sachs, pero la incidencia es 10 veces mayor en algunos grupos, como los judíos con antepasados originarios del este de Europa. Las mutaciones asociadas con este trastorno provocan una deficiencia o mal funcionamiento de una enzima de los lisosomas cuya función es degradar gangliósidos, un componente de los lípidos que conforman la membrana celular. Como no pueden ser degradados, estos lípidos se acumulan en las células nerviosas alcanzando niveles tóxicos. Los niños que padecen del trastorno parecen normales durante los primeros meses. Los síntomas comienzan a aparecer cuando la acumulación de los gangliósidos alcanza niveles muy altos al interior de las células nerviosas. Entre los tres y seis meses de edad, los niños se vuelven irritables, apáticos y pueden experimentar convulsiones. Estos síntomas son seguidos por la ceguera, la sordera y la parálisis. Los niños afectados suelen morir a la edad de cinco años (figura 14.5C).

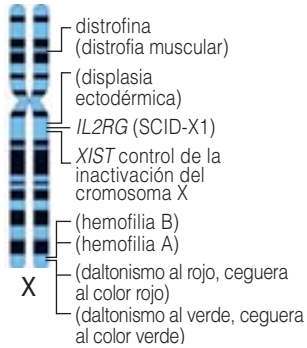
### Para repasar en casa ¿Cómo sabemos cuando un rasgo está asociado con un alelo en un cromosoma autosómico?

- › En los patrones de la herencia autosómica dominante, las personas heterocigotas para un alelo presentan el rasgo asociado. Por lo tanto, el rasgo aparece en cada generación.
- › En los patrones de la herencia autosómica recesiva, sólo las personas homocigotas para un alelo presentarán el rasgo asociado, el cual puede ausentarse en algunas generaciones.



## 14.4 Patrones de herencia ligados al cromosoma X

- Los caracteres asociados con los alelos recesivos en el cromosoma X aparecen con más frecuencia en los hombres que en las mujeres.
- El varón no puede transmitir el cromosoma X a su hijo varón.
- Vínculos a Corteza celular 4.10, Pigmentos 6.2



El cromosoma X (mostrado en el lado izquierdo) contiene alrededor de 2000 genes, que representan casi 10 por ciento del total de genes humanos. Un alelo recesivo en este cromosoma (alelo recesivo ligado al cromosoma X) deja ciertas pistas cuando ocasiona un trastorno genético. La primera es que más individuos masculinos que femeninos son afectados por este tipo de trastornos, porque los heterocigotos

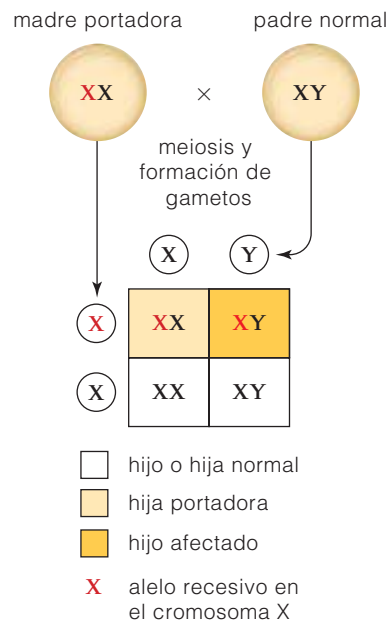
masculinos son afectados, pero los femeninos no. Los heterocigotos femeninos tienen un alelo dominante normal en uno de los cromosomas X que oculta los efectos del alelo recesivo del cromosoma homólogo. En cambio, los heterocigotos masculinos tienen un solo cromosoma X, por lo cual no están protegidos en caso de heredar un alelo recesivo ligado al cromosoma X (figura 14.6).

La segunda pista es que un padre afectado no puede transmitir su alelo afectado, ligado al cromosoma X, a un hijo (masculino) porque toda la descendencia que herede un cromosoma X del padre será de sexo femenino. Por lo tanto, una mujer heterocigota debe ser el puente entre un individuo masculino afectado y su nieto también afectado.

Los alelos dominantes ligados al cromosoma X que provocan trastornos son menos comunes que los recesivos quizá porque tienden a ser letales en los embriones masculinos.

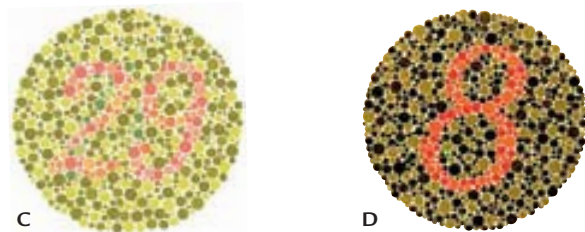
### Daltonismo al rojo y verde

El patrón de herencia recesiva ligada al cromosoma X se presenta entre los individuos que padecen de un cierto grado de daltonismo



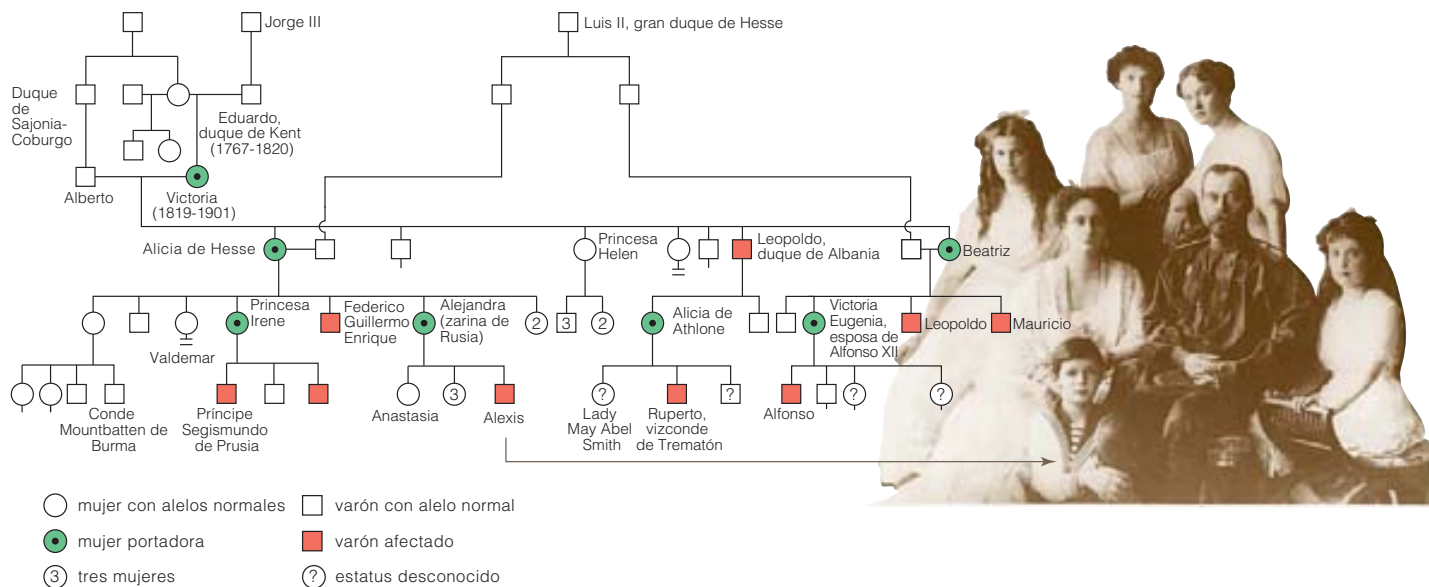
**Figura 14.6 Animada** Herencia recesiva ligada al cromosoma X. En este caso, la madre porta un alelo recesivo en uno de sus dos cromosomas X (rojo).

(figura 14.7). El daltonismo se refiere a un rango de condiciones en las cuales un individuo no puede distinguir entre algunos o todos los colores del espectro de luz visible. La percepción del color depende del funcionamiento adecuado de los receptores localizados en los ojos y que contienen pigmentos. La mayoría de los genes involucrados en la visión del color están en el cromosoma X y las mutaciones en ellos suelen resultar en receptores alterados o receptores perdidos. En promedio los humanos pueden percibir alrededor de 150 colores distintos. Una persona que tiene daltonismo al color rojo (protanopia) o al verde (deuteranopia) percibe menos de 25 colores porque los receptores que detectan las longitudes de onda correspondientes al verde y rojo están alterados o ausentes. Algunas personas con daltonismo no distinguen entre los colores rojo y verde. Otras



**Figura 14.7** El daltonismo. **A** Vista de una persona con daltonismo al rojo y verde. La percepción de los colores azules y amarillos es normal, pero el verde y el rojo se ven iguales. **B** Compara lo que ve una persona con vista normal.

En la parte superior, dos platos de Ishihara, un tipo de pruebas estándar para detectar el daltonismo. **C** Si en esta imagen observas el número 7, en lugar del 29, puedes tener un tipo de daltonismo al color rojo o verde. **D** Si en esta imagen observas un 3, en lugar de un 8, puedes tener otro tipo de daltonismo.



**Figura 14.8** Un caso clásico de herencia ligada al cromosoma X: un fragmento del árbol genealógico de la reina Victoria de Inglaterra. En alguna época, el alelo recesivo ligado al cromosoma X que causa la hemofilia estaba presente en 18 de los 69 descendientes de Victoria, quienes en ocasiones se casaban entre sí. De los integrantes de la familia real rusa mostrados, la madre (Alexandra, zarina de Rusia) era una portadora.

» **Adivina:** ¿Cuántos de los hermanos de Alexis padecían de hemofilia A?

Respuesta: Ninguno

personas perciben el verde como gradientes de gris, pero no tienen problemas para distinguir los colores azules o amarillos.

## Hemofilia A

La hemofilia A es un trastorno ligado al cromosoma X que interfiere con la coagulación de la sangre. La mayoría de nosotros tenemos un mecanismo de coagulación que detiene rápidamente el sangrado de lesiones menores. Este mecanismo involucra la participación del factor VIII, una proteína codificada por un gen del cromosoma X. En los varones que portan una mutación en este gen, así como en las mujeres homocigotas para la mutación, el sangrado puede ser prolongado. Las personas afectadas presentan comúnmente moretones, pero su problema principal es el sangrado interno. El sangrado continuo al interior de las articulaciones las deforma y provoca artritis crónica. Las mujeres heterocigotas producen suficiente factor VII para tener un tiempo de coagulación muy cercano al normal.

En el siglo XIX, la incidencia de hemofilia A era relativamente elevada en las familias reales de Europa y Rusia porque la endogamia era una práctica común que mantenía el alelo en el árbol genealógico de las familias (figura 14.8). Actualmente, alrededor de 1 de cada 7500 personas es afectada, pero el número puede aumentar porque ahora el trastorno tiene tratamiento. Es decir, las personas que lo padecen viven lo suficiente para transmitir el alelo a su descendencia.

## Distrofia muscular de Duchenne

La distrofia muscular de Duchenne (DMD) es uno de varios trastornos ligados al cromosoma X que se caracterizan por la degeneración de los

músculos. Un gen localizado en el cromosoma X codifica la distrofina, una proteína presente en músculos y en células nerviosas. La distrofina forma parte de un complejo de proteínas que unen, estructural y funcionalmente, al citoesqueleto con la matriz extracelular a través de la membrana de este tipo de células. Mediante un mecanismo desconocido, la distrofina anormal o ausente de las células musculares ocasiona la muerte celular. Las células muertas con el tiempo son sustituidas por células adiposas y tejido conectivo.

La DMD afecta a 1 de cada 3500 personas, casi todas ellas varones. Los primeros síntomas aparecen entre los tres y siete años de edad. El uso de fármacos antiinflamatorios puede retrasar la progresión de la enfermedad, pero no hay cura para ella. Cuando un varón afectado se acerca a los 12 años de edad, comenzará a necesitar una silla de ruedas y sus músculos cardíacos empezarán a fallar. Aun con los mejores cuidados, es probable que muera por un trastorno cardíaco o por una falla respiratoria (sofocación), antes de cumplir los 30 años.

### Para repasar en casa ¿Cómo sabemos cuando un rasgo está ligado al sexo?

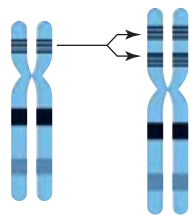
- » Los varones heterocigotos para un alelo recesivo ligado al sexo presentan el rasgo asociado con el alelo. Las mujeres heterocigotas no lo presentan porque tienen un alelo normal en su segundo cromosoma X. Por lo tanto, el rasgo aparece de manera más frecuente entre los varones.
- » Los varones pueden transmitir su alelo ligado al sexo a sus hijas, mas no a sus hijos.

## 14.5 Cambios heredables en la estructura de los cromosomas

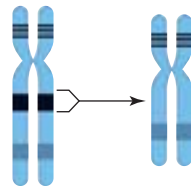
- › Durante el proceso evolutivo los cambios en la estructura del cromosoma han sido importantes, pero frecuentemente tienden a provocar trastornos genéticos.
- ◀ Vínculos a Determinación del cariotipo 8.2, Secuencia del ADN 8.6, Mutaciones y hemoglobina 9.6, Gen *SRY* 10.4, Oncogenes 11.6, Meiosis 12.3, Entrecruzamiento 12.4

Cambios de gran escala en la estructura del cromosoma tienen efectos drásticos sobre la salud; cerca de la mitad de los abortos involuntarios son causados por anomalías cromosómicas del embrión en desarrollo. Aunque estos cambios son poco comunes, ocurren en la naturaleza de manera espontánea. También pueden ser inducidos por la exposición a algunas sustancias o a la radiación. En cualquiera de los dos casos, las modificaciones estructurales pueden detectarse durante la determinación del cariotipo (sección 8.2).

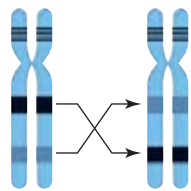
**Duplicación** Incluso los cromosomas normales tienen secuencias de ADN que se repiten dos o más veces. Estas repeticiones son conocidas como **duplicaciones** (figura 14.9A). Las duplicaciones ocurren durante la profase I de la meiosis, cuando suceden eventos de entrecruzamiento desiguales entre cromosomas homólogos. Cuando los cromosomas homólogos se reúnen, sus secuencias de ADN se alinean erróneamente en algún punto a lo largo del cro-



**A** En una duplicación, una sección de un cromosoma se repite.

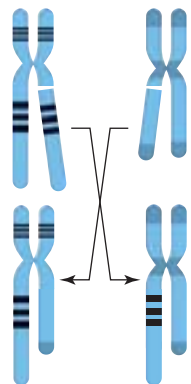


**B** En una delección, se pierde una sección de un cromosoma.



**C** En una inversión, una sección de un cromosoma se invierte de tal manera que corre en la dirección opuesta.

**D** En una traslocación, el fragmento de un cromosoma se une en el lugar equivocado. Este ejemplo muestra una traslocación recíproca, en la cual dos cromosomas intercambian fragmentos.



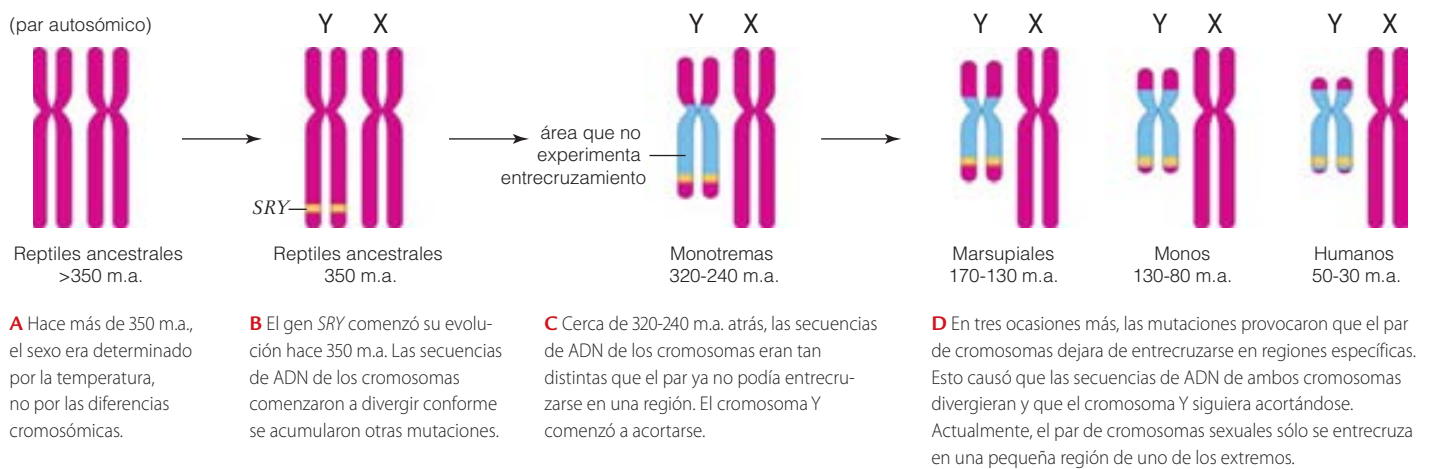
mosoma. En este caso, el entrecruzamiento elimina un fragmento del ADN de un cromosoma y lo introduce en su par homólogo. La probabilidad de que ocurra este alineamiento erróneo es mayor en regiones donde la misma secuencia de nucleótidos se repite varias veces. Algunas duplicaciones, como las expansiones de mutaciones que causan la enfermedad de Huntington, provocan trastornos o anomalías genéticas. Otras han sido importantes en el proceso evolutivo.

**Delección** Una **delección** es la pérdida de una porción de un cromosoma (figura 14.9B). En los mamíferos, las delecciones suelen causar graves trastornos que pueden ser letales. La pérdida de genes resulta en la alteración del crecimiento, desarrollo y metabolismo. Por ejemplo, una pequeña delección en el cromosoma 5 causa discapacidad mental y anomalías en la forma de la laringe. Los niños afectados tienden a producir un sonido similar a los maullidos de los gatos, razón por la cual este trastorno se conoce como *cri-du-chat* (que significa “maullido de gato” en francés) o síndrome del maullido de gato.

**Inversión** En una **inversión**, una parte de la secuencia del ADN cromosómico se orienta en dirección opuesta a la original, pero no hay pérdida ni adición de bases (figura 14.9C). Una inversión no afecta la salud del portador si ésta no altera una región génica, porque entonces las células del individuo tienen un complemento íntegro de genes. Sin embargo, este tipo de mutaciones pueden afectar la fertilidad, porque los cromosomas invertidos tienden a alinearse erróneamente durante la meiosis. Los entrecruzamientos entre cromosomas mal alineados producen extensas delecciones o duplicaciones que disminuyen la viabilidad de los futuros embriones. Algunos portadores no saben que tienen una inversión hasta que son diagnosticados de infertilidad y se determina su cariotipo.

**Traslocación** Cuando un cromosoma se rompe, el fragmento puede unirse a un cromosoma distinto o a una región distinta del mismo cromosoma. Este cambio estructural se conoce como **traslocación**. La mayoría de las traslocaciones son recíprocas o equilibradas, lo que quiere decir que dos cromosomas intercambian partes rotas entre sí (figura 14.9D). Una traslocación recíproca entre los cromosomas 8 y 14 provoca el linfoma de Burkitt, un tipo de cáncer muy agresivo en el sistema inmune. Esta traslocación mueve un protooncogén hacia una región donde se transcribe vigorosamente en las células inmunes, con consecuencias desastrosas. Muchas otras traslocaciones recíprocas no tienen efecto alguno sobre la salud pero, al igual que las inversiones, pueden provocar infertilidad. Los cromosomas traslocados se aparean anormalmente durante la meiosis y en la mitad de las ocasiones se segregan de manera errónea, por lo que alrededor de la mitad de los gametos formados portan duplicaciones o delecciones mayores. Si uno de estos gametos se une con un gameto normal durante la fertilización, el embrión resultante morirá en la mayoría de las ocasiones. Como ocurre con las inversiones, muchas personas no saben que portan una traslocación hasta que presentan problemas de fertilidad.

**Figura 14.9** Cambios de gran escala en la estructura de los cromosomas.



**Figura 14.10** La evolución del cromosoma Y. Actualmente, el gen *SRY* determina el sexo masculino. Las regiones homólogas de los cromosomas se muestran en rosa; m.a. (millones de años).

## Cambios cromosómicos en la evolución

Como puedes observar, las alteraciones de gran escala en la estructura cromosómica pueden reducir la fertilidad de un individuo. Los individuos heterocigotos para este tipo de alteraciones pueden ser incapaces de producir descendencia. Sin embargo, los individuos homocigotos para una inversión en algunas ocasiones pueden convertirse en fundadores de una nueva especie. La ocurrencia de este tipo de eventos puede parecer muy poco probable, pero no lo es tanto. Se ha demostrado que la especiación puede ocurrir mediante cambios a gran escala en los cromosomas.

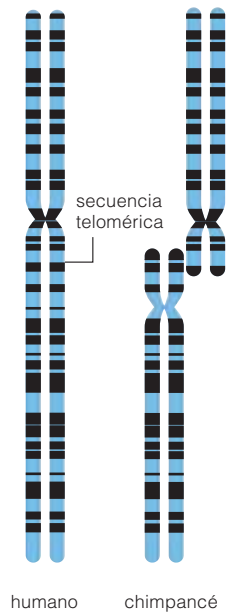
La determinación del cariotipo y las comparaciones en las secuencias del ADN muestran que todas las especies contienen pruebas de alteraciones estructurales mayores. Por ejemplo, las duplicaciones han permitido la existencia de copias de un gen mutado, mientras que el gen original mantiene su función normal. Las múltiples cadenas de genes que componen las globinas similares de humanos y de otros primates evolucionaron por medio de este proceso. Cuatro cadenas de globina se asocian para formar cada molécula de hemoglobina (sección 9.6). Los diferentes alelos especifican las versiones diferentes de las cadenas que se ensamblan en una molécula de hemoglobina, determinando la afinidad con el oxígeno de la proteína resultante.

Otro ejemplo son los cromosomas sexuales X y Y, los cuales alguna vez fueron cromosomas homólogos en los reptiles ancestros de los mamíferos (figura 14.10). La temperatura ambiental determinó probablemente el género de estos organismos, como ocurre actualmente con las tortugas y otros reptiles modernos. Hace unos 350 millones de años (m.a.), un gen de uno de los cromosomas homólogos mutó. El cambio, el cual fue el origen del gen *SRY* que determina el sexo masculino, interfirió con los eventos de entrecruzamiento que

ocurrían durante la meiosis. La menor frecuencia de entrecruzamientos permitió que los dos cromosomas divergieran alrededor de las regiones modificadas. Las mutaciones se acumularon diferencialmente en los dos cromosomas. Durante el transcurso del tiempo evolutivo, los cromosomas comenzaron a diferenciarse a tal grado que dejaron de entrecruzarse en la región modificada y divergieron aun más. Actualmente, el cromosoma Y es mucho más corto que el X y sólo conserva cerca del 5 por ciento de homología con él. El cromosoma Y se entrecruza consigo mismo trasladando regiones duplicadas sobre su propio ADN.

Algunos cambios en la estructura cromosómica contribuyeron al desarrollo de diferencias entre organismos estrechamente relacionados, como los simios y los humanos. Las células somáticas humanas tienen 23 pares de cromosomas; mientras que las de los chimpancés, gorilas y orangutanes tienen 24. Trece de los cromosomas humanos son prácticamente idénticos a los cromosomas de los chimpancés. Nueve más son muy similares, pero tienen algunas inversiones. Un cromosoma más se superpone perfectamente con dos cromosomas en chimpancés y con uno de simios mayores (figura 14.11).

Durante la evolución humana, dos cromosomas se fusionaron para formar el cromosoma 2. ¿Cómo lo sabemos? Lo sabemos porque la región donde ocurrió la fusión contiene restos de telómeros, es decir, de secuencias específicas de ADN que cubren los extremos de los cromosomas.



**Figura 14.11** Comparación entre el cromosoma 2 humano con los cromosomas 2A y 2B de los chimpancés.

**delección** Pérdida de una parte de un cromosoma.

**duplicación** Sección repetida de un cromosoma.

**inversión** Reacomodo estructural de un cromosoma, en el cual una parte se orienta en la dirección opuesta a la original.

**traslocación** Reacomodo estructural de un cromosoma, en el cual una parte escindida se une en la región equivocada.

### Para repasar en casa ¿Cómo se modifica la estructura de un cromosoma?

- El segmento de un cromosoma puede duplicarse, eliminarse, invertirse o trasladarse. Este tipo de cambios suelen ser perjudiciales o letales, pero pueden conservarse bajo circunstancias poco comunes, cuando su efecto es neutral o benéfico.



- En algunas ocasiones, pueden ocurrir eventos anormales anteriores a la meiosis o durante ella, los cuales producen individuos con un número cromosómico distinto del parental. Las consecuencias varían entre cambios menores y cambios en forma y función cuyas consecuencias son letales.
- ◀ Vínculos a Errores de muestreo y subjetividad 1.8, Meiosis 12.3, Formación de gametos 12.5

Menos de uno por ciento de los recién nacidos presentan números cromosómicos distintos a sus padres. En los humanos, este tipo de cambios mayores en el plano genético pueden tener consecuencias muy graves sobre la salud de un individuo.

El número cromosómico suele modificarse mediante una **no disyunción**, en la cual los cromosomas de una célula no se separan adecuadamente tras la división nuclear. Si ocurre una no disyunción durante la meiosis (figura 14.12), puede afectar el número cromosómico producto de la fertilización. Por ejemplo, supón que un gameto normal se fusiona con un gameto  $n + 1$  (uno con un cromosoma adicional). El individuo que resulte será trisómico ( $2n + 1$ ), es decir, tendrá tres cromosomas de un tipo y dos de los restantes. Como otro ejemplo, imagina que un gameto  $n - 1$  se fusiona con un gameto normal  $n$ . Entonces, el individuo resultante será  $2n - 1$  o monosómico.

Las trisomías y monosomías son un tipo de **aneuploidía**, una condición en la cual las células contienen copias adicionales o faltantes de un cromosoma. Las aneuploidías autosómicas suelen ser fatales en los humanos. En cambio, cerca de 70 por ciento de las especies de plantas con flor, así como algunas especies de insectos, peces y otros animales, son **poliploides**, lo que significa que sus células tienen tres o más cromosomas de cada tipo.

**Modificaciones autosómicas y síndrome de Down** Algunos humanos trisómicos nacen con vida, pero solo aquellos que tienen trisomía 21 pueden sobrevivir durante la infancia. Un recién nacido con tres cromosomas 21 desarrollará el síndrome de Down.

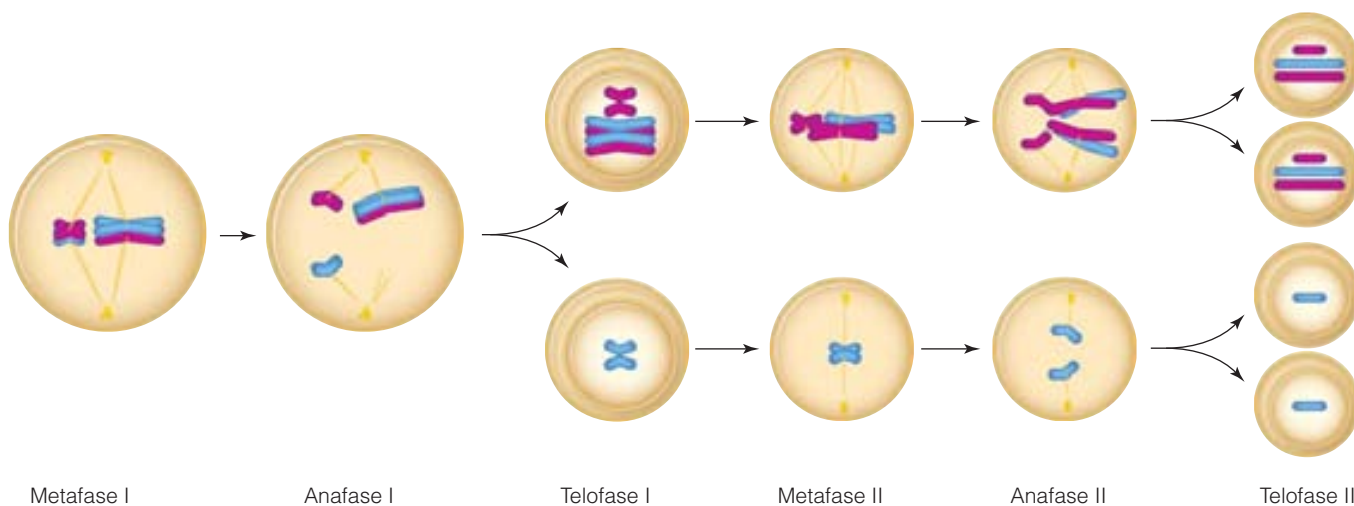
Este trastorno autosómico ocurre una vez entre cada 800-1000 nacimientos y afecta a más de 350000 personas tan sólo en Estados Unidos (figura 14.13). Las personas con síndrome de Down se caracterizan por los ojos rasgados, un plegamiento de la piel que inicia en la esquina interna de cada ojo, un pliegue pronunciado en las palmas de las manos y en las plantas de los pies, un solo surco (en lugar de dos) horizontal en su dedo meñique, facciones de la cara ligeramente aplanadas y por otros síntomas.

No todos estos síntomas se desarrollan en cada persona. Los individuos con trisomía 21 son proclives a tener discapacidad mental y problemas del corazón, entre moderados y graves. Su esqueleto crece y se desarrolla de manera anormal, por lo cual los niños de mayor edad tienen partes del cuerpo cortas, articulaciones débiles y caderas y dedos de manos y pies mal alineados. Sus músculos y reflejos son débiles, y sus habilidades motoras, como el habla, se desarrollan lentamente. Con el cuidado médico adecuado, los individuos con trisomía 21 pueden vivir alrededor de 55 años. Los métodos de enseñanza especial aplicados desde la etapa temprana de su vida pueden instruirlos para cuidarse a sí mismos y para que puedan realizar actividades normales.

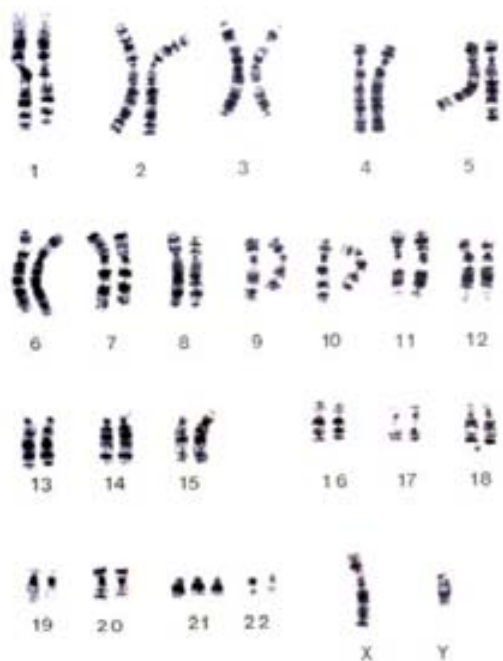
### Cambios en el número cromosómico sexual

Las no disyunciones también provocan alteraciones en el número de los cromosomas X y Y, con una frecuencia de 1 en cada 400 nacimientos. Lo más común es que esas alteraciones conduzcan a problemas en el aprendizaje y en las capacidades motoras que provocan el retraso en el desarrollo del habla. Sin embargo, algunos de estos problemas pueden ser tan sutiles que su causa nunca será diagnosticada.

**Anormalidades en el cromosoma femenino** Las personas que padecen del síndrome de Turner tienen un solo cromosoma X (XO) y, por lo tanto, carecen del cromosoma X o Y correspondiente. Es probable que el síndrome surja por la herencia de un cro-



**Figura 14.12** Un ejemplo de un evento de no disyunción durante la meiosis. Uno de los dos pares de cromosomas homólogos representados no logra separarse durante la anafase I. El número cromosómico se altera en los gametos resultantes.



**Figura 14.13** Genotipo y fenotipo observado en el síndrome de Down.

» **Adivina:** ¿El cariotipo mostrado corresponde a un individuo masculino o femenino?

Respuesta: Masculino (XY)

soma Y inestable por parte del padre: pues el cigoto era genéticamente masculino, pero el cromosoma Y se rompió y eliminó durante las etapas tempranas del desarrollo.

La incidencia del síndrome de Turner no está relacionada con la edad de la madre, y mucho menos personas son afectadas por este trastorno que por otras anomalías cromosómicas: sólo 1 de cada 2500 mujeres recién nacidas lo padecen. Los individuos XO se desarrollan en forma adecuada, pero su estatura suele ser baja (alrededor de 144 cm). Sus ovarios no se desarrollan adecuadamente y, por lo tanto, no producen hormonas suficientes para alcanzar la madurez sexual. El desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, como los senos, también se inhibe.

Una mujer puede heredar múltiples cromosomas X. El síndrome XXX ocurre en 1 de cada 1000 nacimientos. Como normalmente sólo uno de los cromosomas X es activo en las células femeninas (sección 10.4), la presencia de un tercer cromosoma X no suele causar problemas físicos ni médicos.

**Anormalidades en el cromosoma masculino** Alrededor de 1 de cada 500 varones tiene un cromosoma X adicional (XXY). La mayoría de ellos es producto de una no disyunción durante la meiosis. El trastorno que resulta, el síndrome de Klinefelter, se manifiesta durante la pubertad. Los varones XXY tienden a presentar sobrepeso, ser altos y a tener una inteligencia en el intervalo normal. Producen más estrógeno y menos testosterona que los varones normales. El

**aneuploidía** Anormalidad cromosómica en la cual las células de un individuo presentan un exceso o falta de copias de un cromosoma particular.

**no disyunción** Falla durante la separación de los cromosomas homólogos o las cromátidas hermanas, que ocasiona que éstas permanezcan unidas después de la división nuclear.

**poliploidía** Presencia de tres o más copias de cada uno de los cromosomas característicos de una especie.

exceso de la primera tiene como consecuencia la aparición de algunos caracteres femeninos. Los varones afectados son proclives a tener testículos pequeños y glándulas prostáticas grandes, un bajo conteo de espermatozoides, escaso vello facial y corporal, voces agudas y un pecho amplio. La aplicación de inyecciones de testosterona durante la adolescencia puede revertir estos caracteres.

Alrededor de 1 de cada 1000 varones nacen con un cromosoma Y adicional (XYY). Los adultos con esta característica tienden a ser más altos que el promedio y en ocasiones presentan discapacidad mental media, pero la mayoría de ellos son normales. Alguna vez se pensó que los varones XYY tenían una predisposición para cometer delitos. Esta idea equivocada estuvo basada en un error de muestreo (se seleccionaron muy pocos casos de un grupo reducido de presos) y por la subjetividad (los investigadores que determinaron los cariotipos conocían las historias personales de los prisioneros). En 1976 se demostró que esta idea era falsa. Un genetista reportó sus estudios realizados entre 4139 varones altos, todos de 26 años, que se registraron en el servicio militar. Además de contar con sus características físicas y con pruebas de inteligencia, los registros ofrecían datos sobre el estado social, económico, académico y sobre si ha sido enjuiciado o condenado. Sólo 12 de los 4139 hombres analizados resultaron ser XYY, lo que significa que el "grupo de control" estaba compuesto por más de 4000 hombres. ¿Cuál fue el único descubrimiento? Fue que los hombres altos y con discapacidad mental que cometen delitos tienen más probabilidad de ser detenidos, sin importar el resultado de su cariotipo.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las consecuencias de los cambios en el número cromosómico?

- » La no disyunción puede modificar el número de autosomas o cromosomas sexuales en los gametos. Estas modificaciones suelen causar trastornos genéticos en la descendencia.
- » Las anomalías en los cromosomas sexuales están normalmente asociadas con algún grado de problemas en el aprendizaje y con una discapacidad motora.

- › Nuestra comprensión sobre la herencia humana puede utilizarse para proporcionar a los padres prospecto información sobre la salud de sus futuros hijos.
- ◀ Vínculos a Probabilidad 1.8, Aminoácidos 3.5, Rutas metabólicas 5.5

El estudio de los patrones de la herencia humana nos ha proporcionado información sobre cómo surgen y progresan los análisis genéticos. La cirugía, los medicamentos prescritos, las terapias de sustitución de hormonas y los controles dietéticos pueden controlar, minimizar y en algunos casos eliminar, los síntomas de un análisis genético. Algunos trastornos pueden detectarse con tiempo suficiente para tomar medidas adecuadas previas a la manifestación de los síntomas. Actualmente la mayoría de los hospitales en Estados Unidos analizan los genotipos de los recién nacidos para encontrar mutaciones en el gen de la fenilalanina hidroxilasa, una enzima que cataliza la conversión del aminoácido fenilalanina hacia el aminoácido tirosina. En ausencia de una forma funcional de esta enzima, el cuerpo se vuelve deficiente en tirosina y además acumula altos niveles de fenilalanina. Este desequilibrio inhibe la síntesis de proteínas en el cerebro y provoca síntomas neurológicos graves característicos de la *fenilcetonuria* (PKU, por sus siglas en inglés). La restricción de la ingesta de fenilalanina, puede reducir la velocidad de progreso de la PKU. Los análisis rutinarios de los niveles de fenilalanina en estas personas han reducido el número de individuos que desarrollan el trastorno.

Los padres prospectos que se preocupan por la probabilidad de que sus futuros hijos padezcan análisis genéticos también pueden beneficiarse de los estudios genéticos humanos. La probabilidad de que un niño herede un análisis genético puede estimarse mediante el chequeo de los cariotipos parentales así como del árbol genealógico y la aplicación de pruebas a los padres para saber si los alelos están asociados con análisis genéticos. Los análisis genéticos que se realizan antes del embarazo ayudan a los futuros padres a tomar decisiones sobre planeación familiar. Aunque la mayoría de las parejas preferiría saber si sus futuros hijos enfrentan un alto riesgo de heredar un análisis genético grave, este tipo de información puede ser muy costosa, porque saber que los alelos de tu ADN representan una amenaza para la vida puede ser devastador.

### Diagnóstico prenatal

El análisis genético también puede realizarse después de la concepción, en cuyo caso es llamado diagnóstico prenatal. Prenatal significa antes del nacimiento. El término *embrión* se aplica hasta las ocho semanas posteriores a la fertilización; después de ese tiempo, es más adecuado llamarlo *feto*. El diagnóstico prenatal busca anomalías físicas o genéticas en un embrión o en un feto. Pueden revelar la presencia de un análisis genético antes del nacimiento. Más de 30 condiciones, incluyendo aneuploidías, hemofilia, enfermedad de Tay-Sachs, anemia falciforme, distrofia muscular y fibrosis quística pueden detectarse por medio de análisis prenatales. Si el trastorno tiene tratamiento, la detección temprana permite que el recién nacido sea tratado en forma rápida y adecuada. Algunos defectos pueden corregirse antes del nacimiento con cirugía.

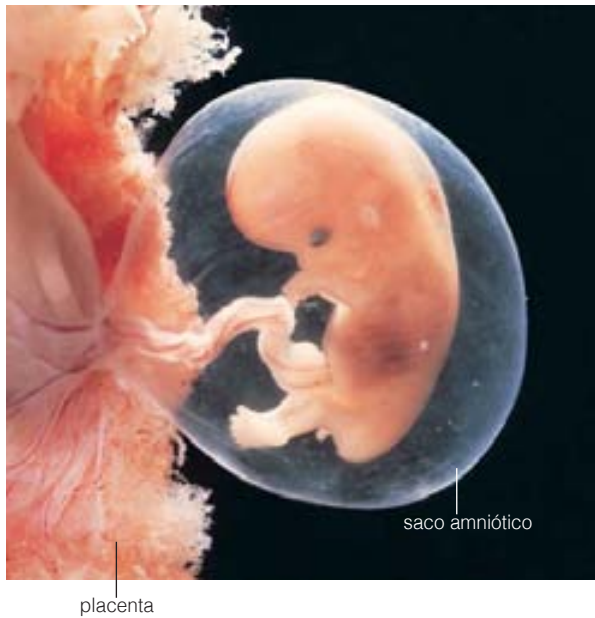


**Figura 14.14** Imágenes del desarrollo de un feto en el útero.  
**A** Imagen de un ultrasonido.  
**B** Imagen de una fetoscopia.

El diagnóstico prenatal también proporciona a los padres el tiempo necesario para prepararse para el nacimiento de un hijo afectado por alguno de estos trastornos, además de ofrecerles la oportunidad de decidir si continúan con el embarazo o lo interrumpen.

Para darte una idea sobre cómo funciona el diagnóstico prenatal, considera que una mujer de 35 años se embaraza. Su doctor utilizará un procedimiento no invasivo, como el *ultrasonido* (en el cual se dirigen ondas de ultrasonido hacia el vientre de la mujer) para obtener imágenes del desarrollo de las extremidades y órganos internos del feto (figura 14.14A). La imagen del ultrasonido no es muy detallada, pero no representa ningún riesgo para el embarazo. Estas imágenes pueden revelar defectos físicos asociados con un análisis genético, en cuyo caso, y para el diagnóstico posterior, será recomendada una técnica un poco más invasiva. La *fetoscopia*, por ejemplo, produce imágenes de mayor resolución que el ultrasonido (figura 14.14B). En este procedimiento, las ondas de sonido son generadas en el interior del útero materno. Durante la fetoscopia, se suele tomar muestra de sangre del feto para analizarla.

Los estudios de genética humana han demostrado que las mujeres mayores de 35 años tienen una probabilidad de 1 en 80 de tener un bebé con anomalías cromosómicas, un riesgo seis veces mayor que cuando tenía 20 años de edad. Por lo tanto,



**Figura 14.15** Un feto de ocho semanas. En la amniocentesis, se extraen células fetales del fluido del saco amniótico para analizar si presentan análisis genéticos. Las muestras de vellosidades coriónicas analizan las células del corion, el cual forma parte de la placenta.

incluso si no se detecta ninguna anomalía en el ultrasonido, seguramente se le sugerirá realizarse diagnósticos más complejos, como la *amniocentesis*, en la cual se obtiene una muestra de fluido a partir del saco amniótico que rodea al feto (figura 14.15). El fluido colectado contiene células producidas por el feto que pueden ser analizadas para identificar la presencia de análisis genéticos. El *muestreo de vellosidades coriónicas* (MVC) puede realizarse antes que la amniocentesis. En esta técnica, se remueven unas cuantas células del corion, las cuales también son analizadas para identificar la presencia de análisis genéticos. El corion es una membrana que rodea el saco amniótico y ayuda durante la formación de la placenta, el órgano que permite el intercambio de sustancias entre la madre y el embrión.

Un procedimiento invasivo representa un riesgo para el feto. Por ejemplo, si se realiza una punción en el saco amniótico y este no se sella rápidamente, puede perderse mucho fluido del saco y ocasionar un aborto involuntario. Los riesgos varían entre cada procedimiento. La amniocentesis ha mejorado tanto que, en las manos de un médico hábil, no representa un aumento en el riesgo de que ocurra un aborto involuntario. En ocasiones, el MVC puede interrumpir el desarrollo de la placenta y, por lo tanto, puede causar subdesarrollo o la falta de dedos de manos y pies en 0.3 por ciento de los recién nacidos. La fetoscopia aumenta el riesgo de abortos involuntarios en un intervalo de 2 a 10 por ciento.

### Diagnósticos previos a la implantación

Las intervenciones reproductivas como los diagnósticos previos a la implantación ofrecen una alternativa para las parejas que descubren que tienen un alto riesgo de tener hijos con análisis genéticos.

## Tonos de piel (una vez más)

Los chinos y los europeos no comparten ningún alelo relacionado con la pigmentación de la piel que no esté presente en cualquier otra población. Sin embargo, las personas con antepasados de origen chino portan un alelo particular del gen *DCT*, cuyo producto participa en la conversión de la tirosina en melanina. Pocas personas con antepasados europeos o africanos tienen este alelo. Cuando se compara la distribución del gen *SLC24A5* con la del gen *DCT*, puede concluirse que 1) el ancestro de europeos y chinos surgió de una población africana y 2) que las poblaciones europea y china se separaron antes de que mutaran sus genes relacionados con la pigmentación y, por lo tanto, antes de que su piel cambiara de tono.



**¿Cómo votarías?** Los atributos físicos, como la piel, tienen fundamentos genéticos que son utilizados para definir razas. ¿Las mellizas Kian y Remee pertenecerán a razas distintas? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

El diagnóstico previo a la implantación es un procedimiento que se basa en la fertilización in vitro, en la cual se toman un espermatozoide y un óvulo y se colocan en un tubo de ensayo promoviendo la fecundación. Si un óvulo se fertiliza, el cigoto resultante comenzará a dividirse. Cuarenta y ocho horas después, éste se habrá convertido en un embrión de ocho células (figura 14.16). Todas las células del embrión contienen los mismos genes, pero ninguna de ellas se ha destinado para especializarse. Los especialistas pueden remover una de estas células no diferenciadas y analizar sus genes. La célula retirada no causará ningún defecto. Si el embrión no tiene defectos genéticos detectables, se insertará de nuevo en el útero para que prosiga su desarrollo. Muchos de los “bebés de probeta” nacen saludables.



**Figura 14.16** Un grupo de células formado tras tres divisiones mitóticas posteriores a la fertilización in vitro. Las ocho células son idénticas entre sí, por lo que una de ellas puede ser removida para realizar análisis genéticos y determinar si el embrión es portador de análisis genéticos.

### Para repasar en casa ¿Cómo aplicamos el conocimiento que hemos generado sobre la herencia humana?

► Los análisis genéticos proporcionan a los futuros padres información sobre la salud de sus hijos potenciales.



## Resumen



**Sección 14.1** Al igual que muchos otros caracteres humanos, el color de la piel tiene bases genéticas. Las diferencias entre los alelos que participan en la síntesis de melanina y en la deposición de los melanosomas afectan el color de la piel. Probablemente, estas diferencias evolucionaron como un equilibrio entre la producción de vitamina y la protección ante la radiación UV dañina.



**Sección 14.2** Los genetistas utilizan el **árbol genealógico** de una familia para rastrear caracteres particulares a través de las generaciones de una familia. Este tipo de estudios pueden revelar los patrones de

la herencia de los alelos asociados con fenotipos específicos, como las anomalías o los trastornos genéticos. Una anomalía genética es una versión poco común de un rasgo hereditario que no causa problemas de salud. Un trastorno genético es una condición heredable que tarde o temprano resultará en problemas de salud medios o graves.



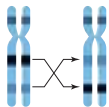
**Sección 14.3** Un alelo de un autosoma es heredado en un patrón autosómico dominante si el rasgo está asociado con la presencia del alelo en individuos heterocigotos. Dichos caracteres tienden a aparecer

en cada generación de las familias que portan el alelo. Un alelo en un autosoma es heredado en un patrón autosómico recesivo si el rasgo está asociado con la aparición del alelo en los individuos homocigotos. Este tipo de caracteres puede ausentarse en algunas generaciones.



**Sección 14.4** Un alelo es heredado en un patrón ligado al sexo cuando el alelo se localiza en el cromosoma X. La mayoría de los trastornos heredados asociados al cromosoma X son recesivos porque el alelo

dominante ligado al sexo suele ser letal en los embriones masculinos. Los trastornos recesivos ligados al sexo tienden a aparecer de manera más frecuente en varones que en mujeres, porque las mujeres tienen dos cromosomas X y pueden ser heterocigotas para el alelo recesivo. Los varones sólo pueden transmitir a sus hijas estos alelos ligados al sexo. Sólo las madres pueden transmitir a un hijo un alelo ligado al sexo.



**Sección 14.5** Los cambios mayores en la estructura de los cromosomas incluyen **duplicaciones, deleciones, inversiones y traslocaciones**. La mayoría de ellas son perjudiciales o letales para los humanos.

A pesar de ello, varias modificaciones estructurales mayores pueden acumularse en los cromosomas de todas las especies durante el transcurso del tiempo evolutivo.



**Sección 14.6** El cambio en el número cromosómico es normalmente la consecuencia de una **no disyunción**, un evento en el que falla la separación de los cromosomas durante la meiosis. Este tipo de modificaciones

tienden a provocar trastornos genéticos entre la descendencia. Una **aneuploidía** es el exceso o la falta de cromosomas en una célula. La aneuploidía más común, la trisomía 21, es la causa del síndrome de Down. La mayor parte de las aneuploidías autosómicas son letales cuando están presentes en los embriones. Los individuos **poliploides** tienen tres o más cromosomas de cada tipo. Las poliploidías son letales en los humanos, pero son comunes en muchas plantas con flor y en algunos insectos, peces y otros animales.

Un cambio en el número de cromosomas sexuales suele resultar en un cierto grado de discapacidad en el aprendizaje y en las habilidades motoras. Estos problemas pueden ser tan sutiles que la causa que los provoca suele no ser diagnosticada; por ejemplo, aquellas que ocurren en los niños XXY, XXX y XYY.



**Sección 14.7** Los análisis genéticos (en los que un consejero genético analiza el árbol genealógico y los genotipos) permiten que los padres prospectos puedan estimar el riesgo de transmitir un alelo

perjudicial a su descendencia. Las pruebas prenatales realizadas en embriones y fetos pueden revelar, antes del nacimiento, la presencia de anomalías o trastornos genéticos.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- La elaboración del árbol genealógico es útil para el estudio de los patrones de la herencia en organismos que \_\_\_\_\_.
  - producen varios individuos en cada generación de la descendencia
  - producen pocos individuos en cada generación de la descendencia
  - tienen un número cromosómico grande
  - se reproducen sexualmente
  - tienen un ciclo de vida rápido
- El análisis del árbol genealógico es necesario cuando se estudian los patrones de la herencia humana porque \_\_\_\_\_.
  - los humanos tienen más de 20 000 genes
  - existen problemas éticos cuando se experimenta con humanos
  - la herencia en los humanos es más compleja que en otros organismos
  - los trastornos genéticos ocurren en los humanos
  - todas las anteriores
- El conjunto de síntomas que caracterizan un trastorno genético se define como \_\_\_\_\_.
  - un síndrome
  - una enfermedad
  - una anomalía
- Si uno de los progenitores es heterocigoto para un alelo dominante de un autosoma, y el otro no porta el alelo, cualquiera de sus hijos tendrá una probabilidad \_\_\_\_\_ ser heterocigoto.
  - de 25 por ciento de
  - de 50 por ciento de
  - de 75 por ciento de
  - nula, porque morirá por
- La siguiente afirmación ¿es falsa o verdadera? Un hijo puede heredar de su padre un alelo recesivo ligado al sexo.
- Un carácter presente en un niño masculino, pero que no lo está en ninguno de sus padres, es característico de la herencia \_\_\_\_\_.
  - autosómica dominante
  - autosómica recesiva
  - recesiva ligada al sexo
  - es necesaria más información para responder esta pregunta.
- El daltonismo en un ejemplo de herencia \_\_\_\_\_.
  - autosómica dominante
  - autosómica recesiva
  - dominante ligada al sexo
  - recesiva ligada al sexo
- ¿Cómo crees que se llama al patrón de la herencia del gen *SRY* humano?

# Actividades de análisis de datos

## Estudio del color de piel de personas nativas

En el 2000 se realizó un estudio para medir el color de piel promedio en las personas nativas de más de 50 regiones y para saber si había una correlación entre la cantidad de radiación UV recibida en dichas regiones y el color de la piel. Algunos de sus resultados se muestran en la **figura 14.17**.

1. ¿Qué país recibe la mayor cantidad de radiación UV? ¿Cuál recibe menos?
2. ¿Cuál es el país cuyas personas nativas tienen la piel más oscura? ¿Y cuál, la más clara?
3. De acuerdo con estos datos, ¿existe una correlación entre el color de la piel de las personas nativas y la cantidad de radiación UV recibida en las regiones de donde son originarias?

País	Reflectancia de la piel	UVMED
Australia	19.30	335.55
Kenia	32.40	354.21
India	44.60	219.65
Camboya	54.00	310.28
Japón	55.42	130.87
Afganistán	55.70	249.98
China	59.17	204.57
Irlanda	65.00	52.92
Alemania	66.90	69.29
Holanda	67.37	62.58

**Figura 14.17**

Correlación entre el color de la piel de personas nativas y la radiación ultravioleta incidente sobre las regiones de donde son originarias. La reflectancia de la piel indica qué tanta luz de 685 nanómetros es reflejada por la piel; el índice UVMED indica el valor promedio de la radiación recibida en la superficie de la Tierra.

9. Una niña hereda un cromosoma X de su madre y el otro, de su padre. ¿Qué cromosoma sexual hereda un niño de cada uno de sus padres?
10. Una no disyunción puede ocurrir durante la \_\_\_\_\_.
  - a. mitosis
  - b. meiosis
  - c. fertilización
  - d. a y b
11. Una no disyunción puede causar \_\_\_\_\_.
  - a. una poliploidía
  - b. una aneuploidía
  - c. un entrecruzamiento
  - d. pleiotropía
12. Una no disyunción puede ocurrir durante la \_\_\_\_\_ de la meiosis.
  - a. anafase I
  - b. telofase I
  - c. anafase II
  - d. a o c
13. La siguiente afirmación ¿es falsa o verdadera? Las células del cuerpo pueden heredar tres o más de cada uno de los cromosomas característicos de una especie, en una condición conocida como poliploidía.
14. El síndrome de Klinefelter (XXY) puede diagnosticarse fácilmente mediante \_\_\_\_\_.
  - a. el análisis de árboles genealógicos
  - b. una aneuploidía
  - c. la determinación del cariotipo
  - d. tratamiento fenotípico
15. Relaciona los conceptos con su descripción.

___ poliploidía	a. síntomas de un trastorno genético
___ deleción	b. segmento de un cromosoma que se mueve hacia el cromosoma homólogo
___ aneuploidía	c. conjunto adicional de cromosomas
___ traslocación	d. produce gametos con un número cromosómico erróneo
___ síndrome	e. un segmento eliminado de un cromosoma
___ no disyunción durante la meiosis	f. un cromosoma adicional

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

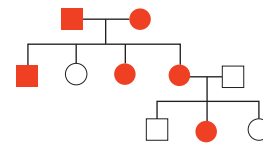
Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Árbol genealógico humano; Herencia autosómica dominante; Herencia autosómica recesiva; Duplicaciones, deleciones, inversiones y traslocaciones; Herencia ligada al sexo.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Problemas genéticos Respuestas...

1. El fenotipo que indican los círculos y cuadrados rojos de este árbol genealógico muestran un patrón de herencia autosómico dominante, autosómico recesivo o ligado al sexo?



2. En los humanos, las mujeres son XX y los varones son XY.
  - a. Con respecto a los alelos ligados al sexo, ¿cuántos gametos distintos puede producir un varón?
  - b. Si una mujer es homocigota para un alelo ligado al sexo, ¿cuántos tipos de gametos puede producir con respecto a dicho alelo?
  - c. Si una mujer es heterocigota para un alelo ligado al sexo, ¿cuántos tipos de gametos puede producir con respecto a ese alelo?
3. Las personas homocigotas para el alelo *HbS* desarrollan la anemia falciforme (sección 9.6). En cambio, las que son heterocigotas para el alelo tienen menos síntomas. Si una pareja, en la cual ambos son heterocigotos para el alelo *HbS*, planea tener hijos, explica la probabilidad, para cada uno de los embarazos posibles, de que tengan un hijo que es:
  - a. homocigoto para el alelo *HbS*
  - b. homocigoto para el alelo normal
  - c. heterocigoto (portando el alelo normal y el alelo *HbS*)
4. Algunos individuos con síndrome de Down tienen 46 cromosomas: dos cromosomas 21 que parecen ser normales y un cromosoma 14 más largo de lo normal. Especula sobre cómo pudo surgir la anormalidad en este último cromosoma.
5. Un alelo que causa el síndrome de Marfan (sección 13.5) es heredado en un patrón autosómico dominante. ¿Cuál es la probabilidad de que cualquiera de sus hijos herede dicho alelo si uno de sus padres no porta el alelo y el otro es heterocigoto?



◀ [Vínculos a conceptos anteriores](#)

## Conceptos clave

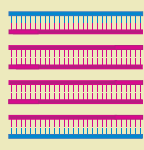
Este capítulo requiere su conocimiento sobre la estructura (secciones 8.3, 8.4 y 13.2) y la replicación (8.6) del ADN. Los clones (8.1), la expresión génica (9.2, 9.3) y los genes bloqueados (10.3) son importantes para la ingeniería genética, particularmente por su aplicación en la investigación de los rasgos humanos (13.6) y trastornos genéticos (14.2). Se revisarán los rastreadores (2.2), los triglicéridos (3.4), la desnaturalización (3.6), el  $\beta$ -caroteno (6.2), el operón *lac* (10.5) y el cáncer (11.6).



ADN foráneo hacia el interior de otras células hospederas.

### Clonación del ADN

Los investigadores forman de manera cotidiana ADN recombinante al cortar y luego pegar el ADN de especies diferentes. Los plásmidos y otros



### Encontrar agujas en un pajar

Las bibliotecas de ADN, la hibridación y la PCR son técnicas que permiten a los investigadores aislar y hacer muchas copias de un fragmento del ADN que

muchas copias de un fragmento del ADN que quieren estudiar.

# 15 Biotecnología

## 15.1 Análisis personalizado de ADN

Alrededor de 99 por ciento de tu ADN es idéntico al de todas las demás personas. Si comparas tu ADN con el de tu vecino, cerca de 29.7 mil millones de nucleótidos de las dos secuencias serían idénticos. Los aproximadamente 30 millones de nucleótidos restantes se encuentran dispersos en los cromosomas, principalmente como diferencias en un solo nucleótido.

Esta dispersión no es totalmente al azar: algunas regiones del ADN varían menos que otras. Estas regiones conservadas son de particular interés para los investigadores debido a que muy probablemente tienen funciones esenciales. Cuando una de estas secuencias conservadas varía entre la población, la variación tiende a estar sólo en algunos nucleótidos. Una diferencia de nucleótidos que se encuentre en un porcentaje medible de una población, usualmente por arriba de 1 por ciento, se llama “polimorfismo de un solo nucleótido” o SNP.

Los alelos de la mayoría de los genes difieren en un nucleótido, y estas diferencias en los alelos constituyen la base de la variación de los rasgos humanos que hacen que cada individuo sea único (sección 12.2). Así, los SNP pueden explicar muchas de las diferencias en la apariencia física de los seres humanos y también las diversas formas en que nuestro organismo funciona —cómo envejecemos, la respuesta a los medicamentos, a agresiones ambientales por patógenos y toxinas, y muchas situaciones más.

Considera el gen *APOE*, que codifica para la apolipoproteína E, la cual es un componente proteico de las partículas de las lipoproteínas (sección 3.5). Un alelo de este gen, el  $\epsilon 4$ , lo presentan cerca de 25 por ciento de todas las personas. El nucleótido 4874 de este alelo es una citosina, en lugar de la timina que normalmente allí se encuentra, y este SNP resulta en el cambio de un aminoácido en la proteína que es producida por este gen. Aunque aún no se conoce cómo afecta este cambio en la función de la apolipoproteína E, se sabe que al tener el alelo  $\epsilon 4$  se aumenta el riesgo de desarrollar la enfermedad de Alzheimer en la vida adulta, particularmente en las personas que son homocigotas para este alelo.

Se han identificado cerca de 4.5 millones de SNP en el ADN humano y cada día aumentan. Actualmente, algunas compañías ofrecen la determinación de algunos de los SNP que tú posees (figura 15.1). Estas

compañías extraen el ADN de las células que se encuentran en las gotas de tu saliva y lo analizan para determinar los SNP.

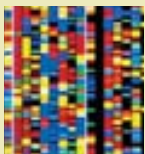
Las pruebas genéticas personalizadas podrían revolucionar muy pronto la medicina al permitir a los médicos prescribir tratamientos “a la medida”, con base en la estructura genética de cada individuo. Por ejemplo, puede identificarse un alelo que se asocie con un aumento en el riesgo de padecer de una condición médica mucho antes de que aparezcan los síntomas. Las personas que tengan este alelo podrían

**Figura 15.1** Análisis genético personalizado. A la derecha, un chip para SNP. Las compañías que realizan pruebas personalizadas de ADN emplean chips como éste para analizar los cromosomas de sus clientes y determinar sus SNP. Este chip, que se muestra en tamaño real, revela cuáles de las 906 600 versiones de los SNP están presentes en el ADN de una persona.



recibir orientación para hacer cambios en su estilo de vida y así retrasar el comienzo de esa condición. Para algunos padecimientos, el tratamiento en etapas tempranas podría prevenir el desarrollo de los síntomas por completo. Los médicos podrían diseñar tratamientos que se ajustaran a la manera en que una enfermedad puede presentarse en el individuo, y prescribir únicamente los medicamentos que funcionarían en su cuerpo.

Vivimos en una época en la que los genetistas poseen herramientas moleculares para estudiar el reino de la herencia. Como verás, lo que ellos están descubriendo ya tiene un impacto real en todos nosotros.



### Secuenciación de ADN

La secuenciación determina la secuencia lineal de los nucleótidos en el ADN. La comparación de los genomas permite comprender los genes humanos y su evolución. Un individuo puede identificarse por las secuencias únicas de su ADN.



### Ingeniería genética

La ingeniería genética, la modificación dirigida de los genes de un organismo, forma parte rutinaria de la investigación y el desarrollo tecnológicos. Los organismos modificados genéticamente en la actualidad son muy comunes.



### Terapia génica

La ingeniería genética sigue siendo probada en aplicaciones médicas, pero también continúa siendo tema de debates éticos.

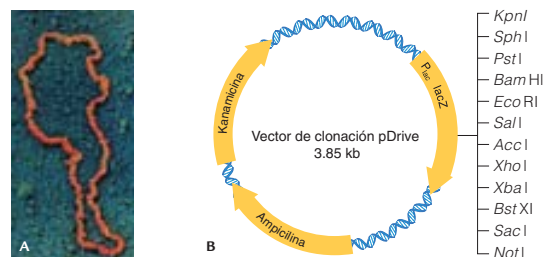


## 15.2 Clonación de ADN

- Los investigadores cortan ADN de fuentes diferentes y luego unen los fragmentos resultantes.
- Los vectores de clonación introducen ADN foráneo en células hospederas.
- Vínculos a Clones 8.1, Descubrimiento de la estructura del ADN 8.3, Apareamiento de bases y direccionalidad de las hebras de ADN 8.4, ADN ligasa 8.6, ARNm 9.2, Intrones 9.3, Operón *lac* 10.5

En la década de 1950, el entusiasmo por el descubrimiento de la estructura del ADN pronto dio paso a la frustración: nadie podía determinar el orden de los nucleótidos en la molécula del ADN. La identificación de una sola base, entre miles o millones de otras bases, se convirtió en un reto tecnológico enorme. Un descubrimiento, aparentemente sin relación, ofreció una solución. Ciertos virus, llamados bacteriófagos, infectan a las bacterias al inyectarles su ADN (sección 8.3). Algunas bacterias son resistentes a la infección, y Werner Arber, Hamilton Smith y sus colaboradores descubrieron la razón: unas enzimas especiales dentro de las bacterias partían en pedazos el ADN viral antes de que éste se integrara al cromosoma bacteriano. Las enzimas restringían el crecimiento viral; de allí su nombre, **enzimas de restricción**. Una enzima de restricción siempre corta el ADN donde encuentra una secuencia específica de nucleótidos (figura 15.2). Por ejemplo, la enzima *EcoRI* (llamada así por la bacteria *E. coli*, de donde fue aislada) corta el ADN en la secuencia GAATTC 1. Otras enzimas de restricción lo cortan donde aparecen secuencias diferentes.

El descubrimiento de las enzimas de restricción permitió a los investigadores cortar fragmentos enormes del ADN cromosómico en fragmentos más manejables y con secuencias predecibles. También les permitió combinar fragmentos de ADN de diferentes organismos. ¿Cómo lo hacen? Muchas enzimas de restricción, incluyendo a la *EcoRI*, producen “colas de una hebra” en los fragmentos de ADN 2. Los investigadores se dieron cuenta de que las “colas”, siendo complementarias en sus bases, se aparearían 3. Por esto, las colas se llaman “extremos pegajosos”, ya que dos fragmentos de ADN se unen cuando sus colas, que tienen secuencias

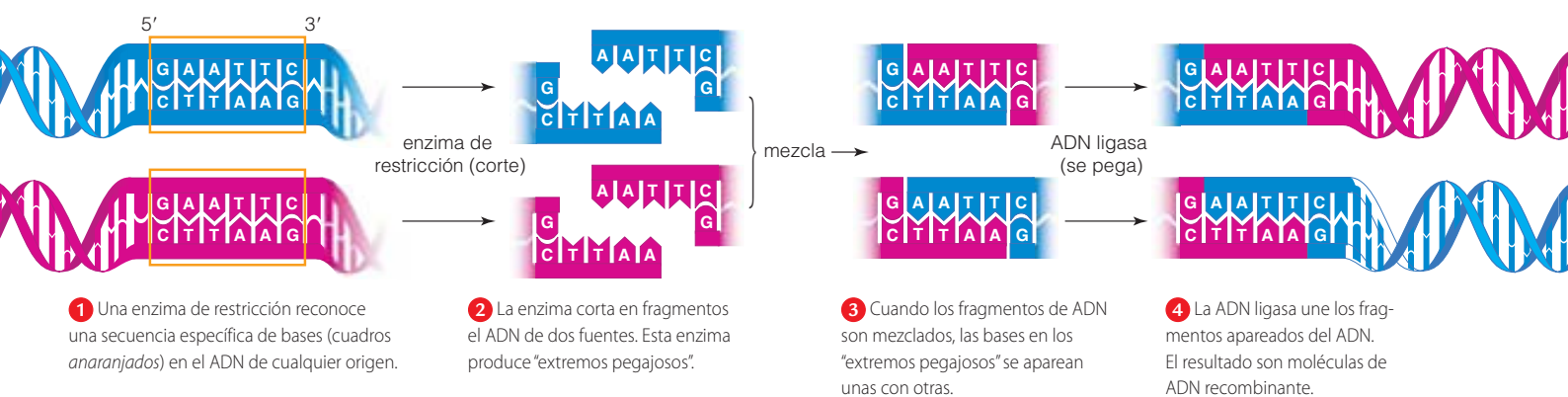


**Figura 15.3** Plásmidos como vectores de clonación. **A** Microfotografía de un plásmido. **B** Plásmido comercial como vector de clonación. Las secuencias de reconocimiento de las enzimas de restricción se indican a la derecha por el nombre de la enzima que hace el corte. Los investigadores insertan ADN foráneo en estos sitios del vector. Los genes bacterianos (*dorados*) permiten a los investigadores identificar a las bacterias que han incorporado el vector con el ADN que se ha insertado. Este vector tiene dos genes que confieren resistencia a antibióticos y el operón *lac* (sección 10.5).

complementarias, se aparean. Independientemente del origen de ADN, dos fragmentos se unirán si sus colas son complementarias.

Los extremos pegajosos que se aparean pueden ser unidos de manera covalente con la enzima ADN ligasa 4. En esta forma, empleando las enzimas de restricción adecuadas y la ADN ligasa, los investigadores pueden cortar y unir ADN proveniente de organismos diferentes. El resultado, una molécula híbrida compuesta del ADN de dos o más organismos, y se llama **ADN recombinante**.

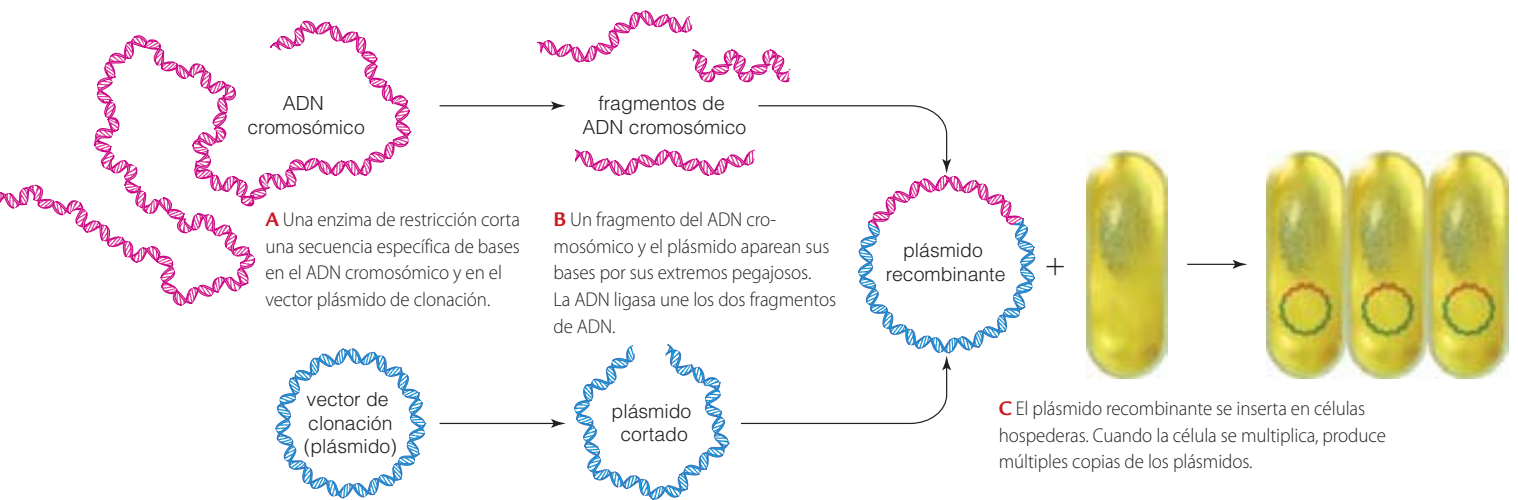
¿Para qué formar ADN recombinante? Es el primer paso en la **clonación del ADN**, una serie de métodos de laboratorio que emplea células vivas para producir en gran cantidad fragmentos específicos de ADN. Por ejemplo, los investigadores a menudo insertan fragmentos de ADN en **plásmidos**, pequeños fragmentos circulares de ADN que son independientes del cromosoma. Antes de dividirse, una bacteria hace copias de cualquier plásmido que contenga junto con su cromosoma, de modo que sus descendientes reciben una copia de cada uno. Si un plásmido contiene un fragmento de ADN foráneo, ese fragmento es copiado y distribuido a las células hijas junto con el plásmido.



**Figura 15.2 Animada** Uso de enzimas de restricción para formar ADN recombinante.

» **Adivina:** ¿Por qué la enzima corta ambas hebras del ADN?

Respuesta: Porque la enzima que reconoce esta secuencia está presente en ambas hebras.



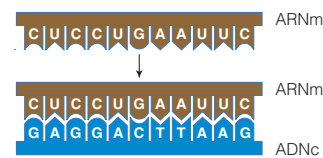
**Figura 15.4 Animada** Un ejemplo de clonación. Un fragmento de ADN cromosómico se inserta en un plásmido.

De esta manera, los plásmidos pueden ser usados como **vectores de clonación**, es decir, moléculas que transportan ADN foráneo hacia células hospedadoras (figura 15.3). Una célula hospedadora a la que se ha introducido un vector de clonación puede cultivarse en un laboratorio para producir una enorme población de células genéticamente idénticas, o clones (sección 8.1). Cada clon contiene una copia del vector y del fragmento de ADN foráneo que lleva (figura 15.4). Los investigadores pueden colectar de los clones grandes cantidades de ese fragmento de ADN.

## Clonación de ADNc

La clonación de genes eucariontes puede ser complicada, porque el ADN eucarionte contiene intrones (sección 9.3). A menos que sea una célula eucarionte, no es nada fácil encontrar las partes del ADN que codifican a los productos de los genes. Por esta razón, los investigadores que estudian genes eucariontes y su expresión trabajan con ARNm, ya que los intrones han sido eliminados de esta molécula. Sin embargo, las enzimas de restricción y la ADN ligasa sólo funcionan en ADN de doble hebra, pero no en ARN de una sola hebra. Para poder estudiar el ARNm, los investigadores primero hacen una copia de él como ADN, y luego lo clonan.

Un ARNm puede ser transcrito en una molécula de doble hebra de ADN mediante un proceso que es esencialmente el proceso inverso a la transcripción del ARN. En este proceso, los investigadores emplean la **transcriptasa inversa**, una enzima de replicación producida por ciertos tipos de virus, para crear una hebra complementaria de ADN, o **ADNc**, empleando un ARNm como molde:



La adición de ADN polimerasa a la mezcla libera el ARN de la molécula híbrida mientras copia el ADNc en una segunda hebra de ADN. El resultado final es una copia de ADN de doble hebra del ARNm original.



Como cualquier otro ADN, el ADNc de doble hebra puede cortarse con una enzima de restricción y unirse a un vector de clonación mediante la ADN ligasa.

**ADN recombinante** Una molécula de ADN que contiene material genético de más de un organismo.

**ADNc** ADN sintetizado a partir de un molde de ARNm por la enzima transcriptasa inversa.

**clonación del ADN** Serie de procedimientos que utiliza células vivas para hacer muchas copias idénticas de un fragmento de ADN.

**enzima de restricción** Tipo de enzima que corta secuencias específicas de nucleótidos en el ADN.

**plásmido** Fragmento circular pequeño de ADN no cromosómico que se replica de manera independiente del cromosoma que se encuentra en muchas bacterias y arqueas.

**transcriptasa inversa** Enzima viral que usa ARNm como molde para hacer una hebra de ADNc.

**vector de clonación** Molécula de ADN que puede aceptar ADN foráneo, ser transferido a una célula hospedadora y ser replicado dentro de ella.

### Para repasar en casa ¿Qué es la clonación del ADN?

- La clonación de ADN emplea células vivas para producir grandes cantidades de fragmentos específicos de ADN. Las enzimas de restricción cortan el ADN en fragmentos, luego la ADN ligasa une estos fragmentos en vectores de clonación. El resultado son moléculas de ADN recombinante.
- Un vector de clonación que contiene ADN foráneo puede introducirse en células vivas. Cuando la célula hospedadora se divide, produce una gran cantidad de células genéticamente idénticas (clones); cada una de éstas contiene una copia del ADN foráneo.

- Las bibliotecas de ADN y la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) ayudan a los investigadores a aislar fragmentos específicos del ADN.
- ◀ Vínculos a Marcadores 2.2, Desnaturalización 3.6, Apareamiento de bases 8.4, Replicación del ADN 8.6



**A** Células bacterianas individuales provenientes de una biblioteca de ADN son esparcidas en la superficie de un medio de cultivo sólido. Las células se dividen de manera repetida y forman colonias –grupos de millones de células descendientes genéticamente idénticas.



**B** Un pedazo de papel especial se presiona en la superficie de en medio del cultivo para recoger algunas células de cada colonia.



**C** El papel se sumerge en una solución que rompe las células y liberan su ADN. El ADN cuelga del papel creando una imagen de espejo de la distribución de las colonias.



**D** Se añade una sonda al líquido que baña el papel. La sonda forma un híbrido (por apareamiento de bases) con las manchas de ADN que contienen las secuencias complementarias de bases.



**E** La sonda unida produce una mancha. Aquí, una mancha radiactiva produce una marca oscura en una placa de rayos x. La posición de la mancha se compara con las posiciones de las colonias de bacterias originales. Las células de la colonia que produjeron la marca se cultivan, y se colecta el ADN que contienen.

**Figura 15.5 Animada** Hibridación de ácidos nucleicos. En este ejemplo, una sonda radiactiva ayuda a identificar una colonia de bacterias que contiene una secuencia específica de ADN.

## Aislamiento de los genes

El material genético completo de la mayoría de los organismos —el **genoma**— consiste en miles de genes. Para estudiar o manipular un solo gen, los investigadores primero deben aislarlo del resto. Para hacerlo, a menudo se empieza por cortar en fragmentos pequeños el ADN del organismo bajo estudio, para después clonar cada fragmento. El resultado es una biblioteca genómica, un conjunto de clones que, de manera colectiva, contiene todo el ADN de un genoma. Los investigadores también pueden aislar el ARNm, hacer copias de él como ADNc, y posteriormente clonar el ADNc para hacer una biblioteca de ADNc. Una biblioteca de ADNc sólo representa los genes que se expresaban en el momento que el ARNm fue aislado.

Las bibliotecas de ADN genómico y de ADNc son **bibliotecas de ADN**: una serie de células que albergan diferentes fragmentos clonados de ADN. En estas bibliotecas, una célula que contiene un fragmento específico de ADN se mezcla con miles o millones de células que no lo contienen. Puesto que todas las células parecen iguales, los investigadores tienen que emplear técnicas para encontrar el clon de interés entre las otras células: la aguja en el pajar.

Una técnica consiste en emplear sondas. Una **sonda** es un fragmento de ADN o de ARN marcado con un rastreador (sección 2.2). Los investigadores diseñan sondas que coinciden con una secuencia “blanco” del ADN. Por ejemplo, los investigadores pueden sintetizar un oligómero (una cadena corta de nucleótidos) con base en una secuencia conocida del ADN y después añadirle un grupo fosfato radiactivo. La secuencia de nucleótidos en la sonda es complementaria a la del gen que se busca, de tal forma que la sonda se aparea con ese gen. El apareamiento de bases entre el ADN (o entre ADN y ARN) de más de una fuente se llama **hibridación de ácidos nucleicos**.

Una sonda que se mezcla con ADN de una biblioteca se aparea (forma un híbrido) con el gen objetivo (figura 15.5). Los investigadores pueden identificar un clon que contiene el gen en cuestión al detectar el marcador en la sonda. El clon se aísla y se cultiva, y el fragmento de ADN de interés se extrae en grandes cantidades de las células cultivadas.

## PCR

La **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)**, por sus siglas en inglés) es una técnica empleada para producir en grandes cantidades copias de una sección de ADN sin tener que clonarla en células vivas. Esta reacción puede convertir a la aguja dentro del pajar —ese fragmento de ADN que es único entre millones— en un enorme montón de agujas con una pequeña paja en él (figura 15.6).

**biblioteca de ADN** Colección de células que alberga diferentes fragmentos de ADN foráneo y que a menudo representa el genoma entero de un organismo.

**cebador** Hebra sencilla corta de ADN diseñada para formar un híbrido con un fragmento de ADN.

**genoma** Juego completo de material genético de un organismo.

**hibridación de ácidos nucleicos** Apareamiento de bases entre ADN o ARN de diferentes fuentes.

**reacción en cadena de la polimerasa (PCR)** Método que genera rápidamente muchas copias de una sección específica del ADN.

**sonda** Fragmento corto de ADN que contiene un “marcador”; diseñado para formar un híbrido con la secuencia de nucleótidos de interés.

**Figura 15.6 Animada** Dos ciclos de PCR. Cada ciclo de esta reacción puede duplicar el número de copias de una sección específica del ADN. Treinta ciclos pueden hacer mil millones de copias.

El material de inicio que se requiere para la PCR es cualquier muestra de ADN que contenga al menos una molécula de la secuencia que se investiga. Puede ser ADN de una mezcla de 10 millones de clones diferentes, un espermatozoide, un cabello encontrado en la escena de un crimen o una momia. Esencialmente, cualquier muestra que contenga ADN puede ser empleada para la PCR.

La reacción en la PCR se basa en la replicación del ADN (sección 8.6). Primero, el material inicial se mezcla con la enzima ADN polimerasa, nucleótidos y cebadores. Los **cebadores** son cadenas cortas de ADN de una sola hebra que se aparean con ciertas secuencias del ADN. En la PCR, se requieren dos cebadores. Cada uno se aparea en los extremos de la sección de ADN que se va a amplificar o producir en grandes cantidades **1**. La mezcla de reacción se somete a ciclos repetidos de alta y baja temperaturas. La temperatura alta rompe los puentes de hidrógeno que mantienen unidas a las dos hebras de la hélice de ADN (sección 8.4). En esta forma, durante los ciclos de alta temperatura, cada molécula de ADN de doble hebra se desenrolla y se convierte en hebras sencillas **2**. Durante los ciclos de baja temperatura, las hebras sencillas de ADN forman un híbrido con las hebras complementarias y se forma nuevamente ADN de doble hebra.

La ADN polimerasa de la mayoría de los organismos se desnaturaliza a las altas temperaturas que se requieren para separar a las hebras del ADN. El tipo de enzima que se usa en la PCR, la *Taq* polimerasa, es de *Thermus aquaticus*. Esta bacteria vive en aguas termales y respiraderos hidrotermales, de modo que su ADN polimerasa es resistente al calor.

La *Taq* polimerasa reconoce a los cebadores hibridados como el sitio donde debe empezar la síntesis de ADN. Durante un ciclo de baja temperatura, la enzima inicia la replicación del ADN en el sitio donde los cebadores formaron un híbrido con el molde de ADN **3**. La síntesis continúa en la hebra que sirve de molde hasta que la temperatura aumenta y el ADN se separa en hebras sencillas **4**. El ADN recién sintetizado es una copia de la sección "blanco".

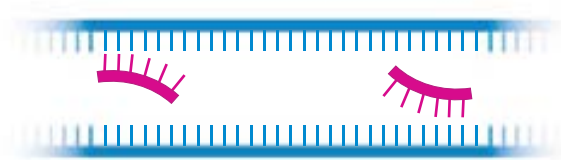
Cuando la mezcla se enfría, los cebadores forman un híbrido nuevamente y la síntesis de ADN empieza otra vez. El número de copias de la sección elegida del ADN se duplica con cada ciclo de calentamiento y enfriamiento **5**. Treinta ciclos de PCR pueden amplificar esa cantidad hasta mil millones de veces.

### Para repasar en casa ¿Cómo pueden los investigadores estudiar un gen en el contexto de muchos otros?

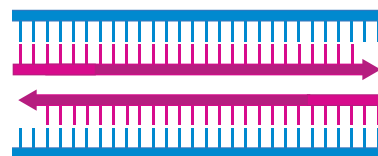
- › Los investigadores aíslan un gen de entre muchos otros genes del genoma haciendo bibliotecas de ADN o mediante la PCR.
- › Las sondas se usan para identificar un clon que alberga un fragmento de ADN de interés de entre muchos clones de una biblioteca de ADN.
- › La reacción en cadena de la polimerasa, PCR, produce rápidamente grandes cantidades de copias de una sección particular del ADN.



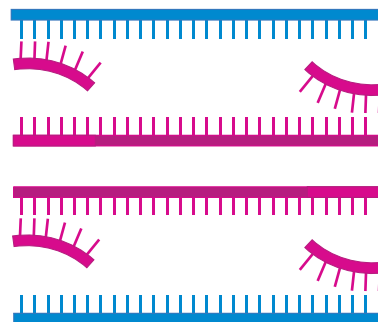
**1** El molde de ADN (azul) se mezcla con los cebadores (rosa), nucleótidos y la enzima resistente al calor *Taq* ADN polimerasa.



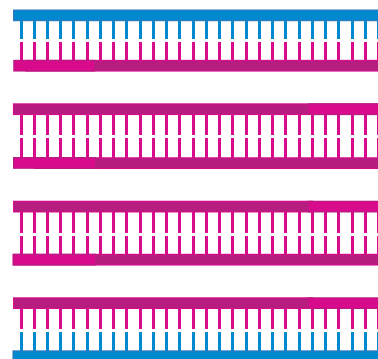
**2** Cuando la mezcla se calienta, el molde de ADN de doble hebra se separa en hebras sencillas. Cuando se enfría, algunos de los cebadores se aparean con el molde de ADN.



**3** La *Taq* polimerasa empieza la síntesis de ADN donde están los cebadores, de modo que las hebras complementarias de ADN se forman en las hebras sencillas del molde de ADN.



**4** La mezcla es calentada de nuevo, y el ADN de doble cadena se separa en hebras sencillas. Cuando se enfría, algunos de los cebadores se aparean con el molde de ADN. El ADN que se ha copiado también sirve de molde.



**5** En cada ciclo de PCR puede duplicarse el número de copias de la secuencia de ADN de interés.



## 15.4 Secuenciación de ADN

- › La secuenciación del ADN revela el orden de los nucleótidos en una sección del ADN.
- ◀ Vínculos a Marcadores 2.2, Nucleótidos 8.4, Replicación del ADN 8.6

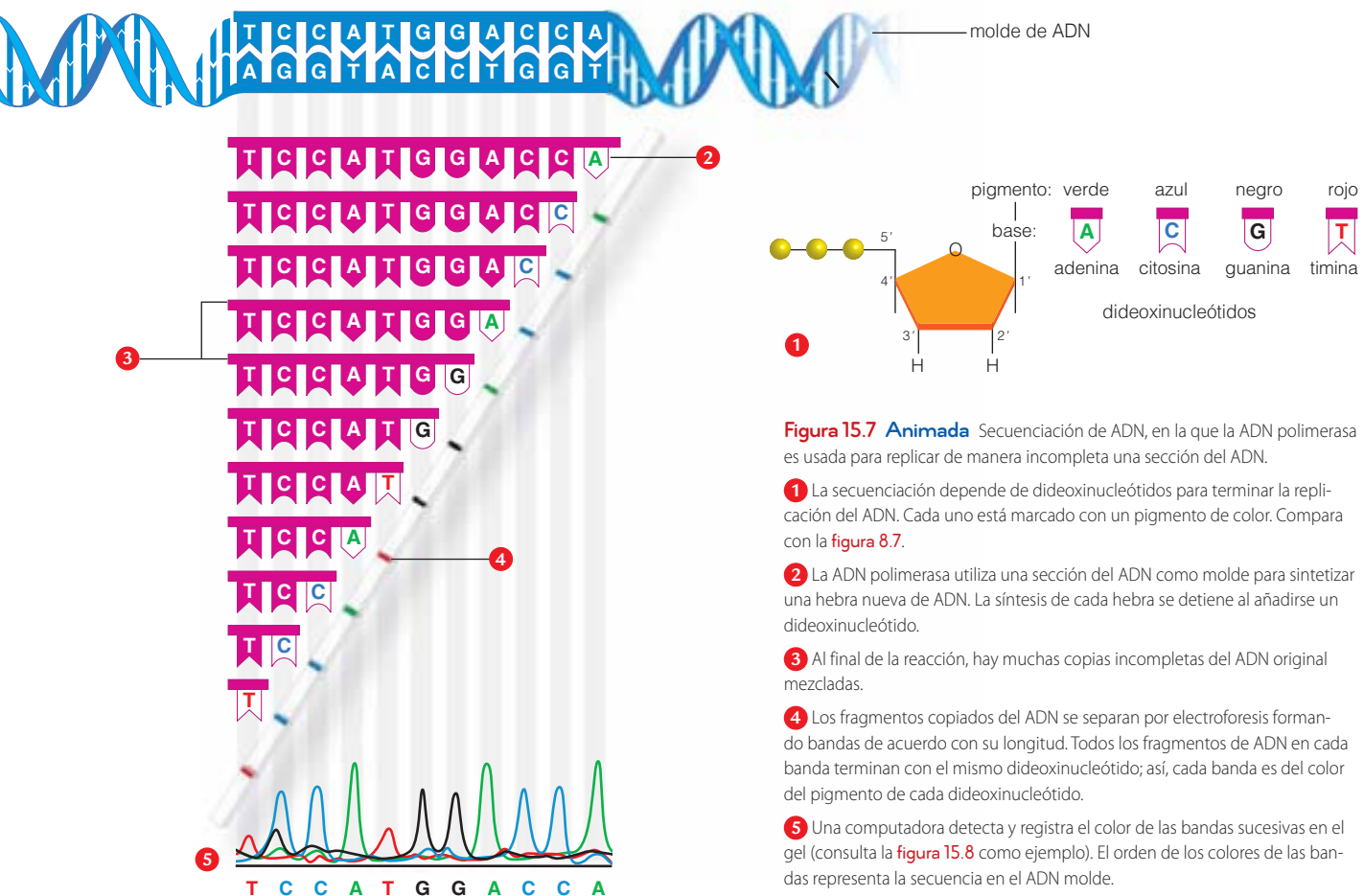
Los investigadores determinan el orden de los nucleótidos del ADN mediante la **secuenciación del ADN** (figura 15.7). El método más comúnmente empleado es similar a la replicación del ADN, ya que la ADN polimerasa sintetiza una hebra de ADN usando como molde la secuencia de nucleótidos de otro ADN. La molécula de ADN que se va a secuenciar (el molde) se mezcla con nucleótidos, ADN polimerasa y un cebador que forma un híbrido con el ADN. Comenzando por el cebador, la ADN polimerasa une nucleótidos libres en una nueva hebra de ADN, en el orden establecido por la secuencia del molde.

La ADN polimerasa une un nucleótido a la cadena de ADN únicamente en el grupo hidroxilo de la hebra con el carbono 3' (sección 8.6). La mezcla en la reacción de secuenciación del ADN contiene cuatro tipos de dideoxynucleótidos, los cuales no tienen grupos hidroxilo en el carbono 3' (1). Durante la reacción, la polimerasa agrega al azar ya sea un nucleótido normal o un dideoxynucleótido al final de la cadena de ADN que se está sintetizando. Si añade un dideoxynucleótido, el carbono 3' de la hebra no tendrá un grupo hidroxilo, de modo que la síntesis de la hebra termina allí (2). Después de unos diez minutos, la reacción ha producido millones de fragmentos de ADN, todos con diferentes longitudes: la mayoría

son copias incompletas del ADN original. Todas las copias terminan con uno de los cuatro dideoxynucleótidos (3). Por ejemplo, en la mezcla habrá muchas copias del molde, compuestas sólo por 10 nucleótidos. Si la décima base en la molécula original del ADN era una adenina, cada uno de esos fragmentos terminará con una dideoxiadenina.

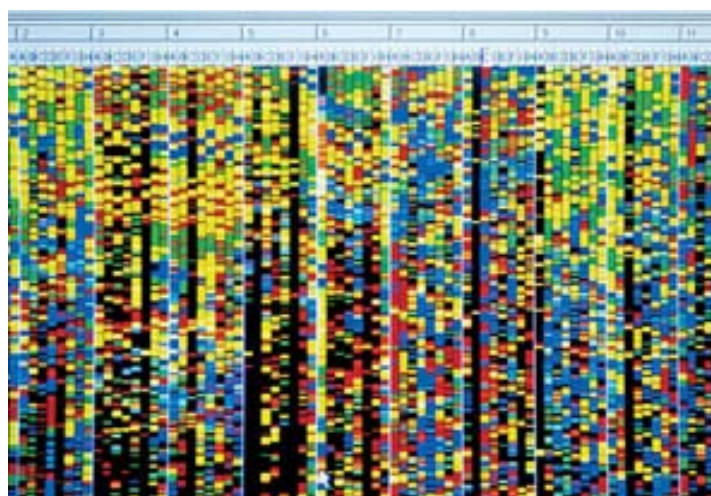
Después, los fragmentos son separados por **electroforesis**. En esta técnica, un campo eléctrico jala los fragmentos de ADN a través de un gel semisólido. Los fragmentos de ADN de diferentes tamaños se mueven a través del gel a distintas velocidades. Los fragmentos más pequeños se mueven más rápido porque pasan a través de las moléculas del gel más rápido que los fragmentos más grandes.

Todos los fragmentos del mismo tamaño se mueven a través del gel a la misma velocidad, por lo que se juntan en una sola banda. Todos los fragmentos en una banda tienen el mismo dideoxynucleótido al final. Cada uno de los cuatro tipos de dideoxynucleótidos (A, C, G o T) estaba señalado con un marcador de diferente color, y estos marcadores les confieren diferente color a las bandas (4). Cada color designa uno de los cuatro dideoxynucleótidos, de modo que el orden de las bandas coloreadas en el gel representa la secuencia del ADN (5).



**Figura 15.7 Animada** Secuenciación de ADN, en la que la ADN polimerasa es usada para replicar de manera incompleta una sección del ADN.

- 1 La secuenciación depende de dideoxynucleótidos para terminar la replicación del ADN. Cada uno está marcado con un pigmento de color. Compara con la figura 8.7.
- 2 La ADN polimerasa utiliza una sección del ADN como molde para sintetizar una hebra nueva de ADN. La síntesis de cada hebra se detiene al añadirse un dideoxynucleótido.
- 3 Al final de la reacción, hay muchas copias incompletas del ADN original mezcladas.
- 4 Los fragmentos copiados del ADN se separan por electroforesis formando bandas de acuerdo con su longitud. Todos los fragmentos de ADN en cada banda terminan con el mismo dideoxynucleótido; así, cada banda es del color del pigmento de cada dideoxynucleótido.
- 5 Una computadora detecta y registra el color de las bandas sucesivas en el gel (consulta la figura 15.8 como ejemplo). El orden de los colores de las bandas representa la secuencia en el ADN molde.



**Figura 15.8** Secuenciación del genoma humano. *Izquierda*, algunas de las supercomputadoras empleadas para secuenciar el genoma humano en Celera Genomics de Venter, en Maryland. La información sobre los SNP en la base de datos de Celera es la base de muchas nuevas pruebas genéticas. *Derecha*: una secuencia de ADN humano, datos sin procesar.

## El proyecto genoma humano

La técnica recién descrita se inventó en 1975. Diez años después, la secuenciación del ADN se convirtió en algo tan rutinario que pronto se pensó en secuenciar el genoma humano completo: una propuesta de enormes proporciones, dado que éste contiene cerca de 3 mil millones de bases. Por entonces, esa tarea habría requerido al menos 6 millones de reacciones de secuenciación, todas hechas a mano. Los partidarios de este proyecto insistieron en que la secuenciación del genoma tendría enormes beneficios para la medicina y la investigación. Los que se oponían argumentaron que eso desviaría los fondos de proyectos que eran más urgentes —y que tenían una mejor oportunidad de tener éxito—. Pero las técnicas de secuenciación se volvían mejores, de modo que cada año más bases podían secuenciarse en menos tiempo. La secuenciación de ADN automatizada (mediante la robótica) y la PCR recién se habían inventado. Ambas técnicas eran complicadas y costosas, pero muchos investigadores percibieron su potencial. Esperar a tener técnicas más rápidas parecía la manera más eficiente de secuenciar 3 mil millones de bases, pero ¿qué tan rápidas deberían ser antes de que el proyecto iniciara?

Unas cuantas compañías decidieron no esperar y comenzaron a secuenciar el genoma humano. Una de ellas intentaría patentar la secuencia después de que fuera determinada. Estos eventos provocaron un enorme escándalo, pero también estimuló el compromiso del sector público. En 1988, los Institutos Nacionales de Salud en Estados Unidos (NIH, por sus siglas en inglés) se anexaron el proyecto de manera efectiva al contratar a James Watson (famoso por la estructura del ADN) para conducir el Proyecto Genoma Humano oficial, y lo financió con 200 millones de dólares al año. Se formó un consorcio entre los NIH e instituciones internacionales que estaban

secuenciando diferentes porciones del genoma. Watson dispuso tres por ciento de los fondos para estudios éticos y sociales que surgieron de la investigación. Más tarde renunció por diferencias en una patente, y el genetista Francis Collins tomó su lugar.

En medio de las discusiones sobre las patentes, en 1998 se fundó Celera Genomics. Con el biólogo Craig Venter al frente, la compañía intentó comercializar la información genética. Celera empezó a inventar técnicas más rápidas para secuenciar ADN genómico (figura 15.8), ya que el primero en tener la secuencia completa tendría las bases legales para patentarla. Esta competencia motivó al consorcio público a mejorar su rendimiento.

Entonces, en el 2000, el presidente de Estados Unidos, Bill Clinton, y el primer ministro británico, Tony Blair, declararon de manera conjunta que la secuencia del genoma humano no podría ser patentada. De cualquier manera, Celera continuó secuenciando. Celera y el consorcio público publicaron de manera separada cerca de 90 por ciento de la secuencia en el 2001. Para el 2003, 50 años después del descubrimiento de la estructura del ADN, la secuencia del genoma humano había sido oficialmente completada. Al momento de escribir esto, cerca de 99 por ciento de sus regiones codificadoras han sido identificadas. Los investigadores no han descifrado todo lo que los genes codifican, sólo en dónde se encuentran en el genoma. ¿Qué hacemos con esta vasta cantidad de datos? El siguiente paso es descubrir lo que significa la secuencia.

### Para repasar en casa ¿Cómo se determina la secuencia de los nucleótidos en el ADN?

- Con la secuenciación del ADN, una hebra del ADN es parcialmente replicada. La electroforesis se usa para separar los fragmentos de ADN resultantes, los cuales están marcados con “rastreadores”, de acuerdo con su tamaño.
- Técnicas mejoradas de secuenciación junto con esfuerzos a nivel mundial permitieron que la secuencia del genoma humano fuera determinada.

**electroforesis** Una técnica que separa fragmentos de ADN por su tamaño.  
**secuenciación del ADN** Método para determinar el orden de los nucleótidos en el ADN.

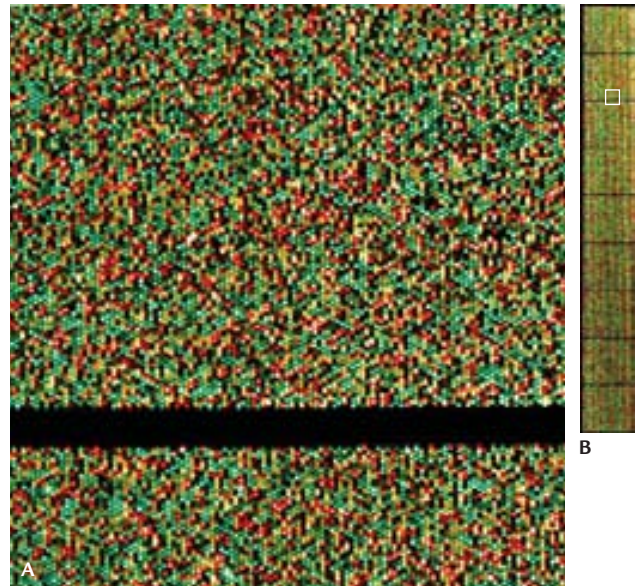
- › Comparar la secuencia del genoma humano con la de otras especies nos ayuda a comprender cómo funciona el cuerpo humano.
- › Las secuencias únicas en el ADN genómico pueden ser empleadas para distinguir a un individuo de otros.
- ◀ Vínculos a Lipoproteínas 3.5, Replicación del ADN 8.6, Genes noqueados 10.3, Locus 13.2, Variaciones complejas en rasgos 13.6

Secuenciar el genoma humano por primera vez requirió 15 años, pero las técnicas han mejorado tanto que secuenciar un genoma entero ahora toma menos de un mes. La secuenciación completa de un genoma ahora está disponible para el público en general. Sin embargo, aunque ahora somos capaces de determinar la secuencia del genoma de un individuo, tomará mucho tiempo antes de que comprendamos toda la información que se encuentra codificada en él.

El genoma humano contiene una cantidad enorme de información que parece estar codificada. Actualmente, la mejor manera de descifrar esa información es compararla con los genomas de otros organismos, dado que la premisa es que todos los organismos descienden de ancestros comunes, de tal forma que todos los genomas están relacionados en cierta medida. Podemos encontrar evidencia de esas relaciones genéticas simplemente al comparar los datos sin procesar las secuencias, las cuales, en algunas regiones, son extremadamente similares entre muchas especies (figura 15.9).

La comparación de genomas es parte de la **genómica**, el estudio de los genomas. La genómica comprende un campo amplio que engloba la comparación de genomas enteros, el análisis estructural de los productos de los genes, y el estudio de variaciones en escalas pequeñas. También es capaz de proveer un entendimiento profundo de la evolución. Por ejemplo, al comparar los genomas de primates se descubrió cómo puede suceder la especiación por cambios estructurales en los cromosomas (sección 14.5). La comparación de los genomas también reveló que los cambios en la estructura de los cromosomas no suceden al azar. Más bien, si un cromosoma se fragmenta, tiende a hacerlo en un sitio específico. Los cromosomas del humano, del ratón, la rata, la vaca, el cerdo, el perro, el gato y el caballo han sufrido varias traslocaciones en estos “focos rojos” durante su evolución. En los humanos, las anomalías cromosómicas que contribuyen al desarrollo del cáncer también ocurren en las mismas “zonas calientes”.

Las comparaciones entre las regiones codificantes de un genoma también ofrecen beneficios médicos. Hemos aprendido



**Figura 15.10** Análisis de SNP en chips. **A** Cada punto es una región donde el ADN genómico de un individuo ha formado un híbrido con un SNP. **B** El chip completo puede analizar 550 000 SNP. El cuadro blanco indica la porción ampliada que se muestra en **A**.

acerca de la función de muchos genes humanos al estudiar a sus contrapartes en otras especies. Por ejemplo, al comparar los genomas del humano y del ratón, los investigadores han descubierto una versión humana de un gen de ratón, el *APOA5*, que codifica una lipoproteína (sección 3.5). Los ratones que tienen el gen *APOA5* noqueado tienen cuatro veces más de los niveles normales de triglicéridos en su sangre. Los investigadores buscaron —y encontraron— una correlación entre las mutaciones en el gen *APOA5* y los niveles elevados de triglicéridos en humanos. Los niveles elevados de triglicéridos son un factor de riesgo en la enfermedad coronaria arterial.

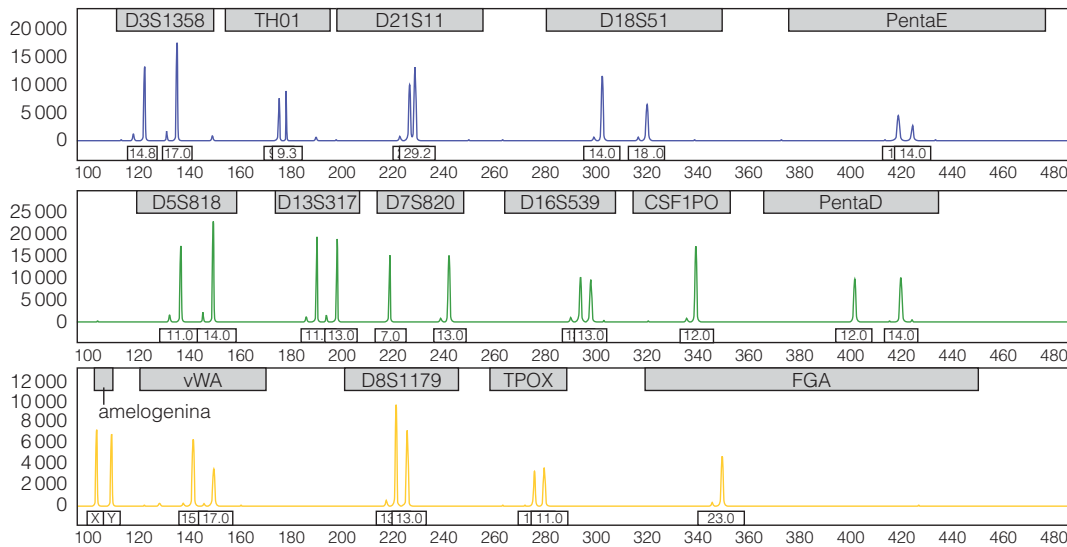
### Perfil por ADN

Como lo aprendiste en la sección 15.1, sólo cerca de uno por ciento de tu ADN es único. La porción que es compartida es lo que te hace humano; las diferencias te convierten en un miembro único de la especie humana. De hecho, esas diferencias son tan únicas que pueden ser empleadas para identificarte. La identificación de un individuo por su ADN se llama **perfil de ADN**.

758	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAACATAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	836	Humano
752	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAACATAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	830	Ratón
751	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAACATAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	829	Rata
754	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAACATAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	832	Perro
782	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAACATAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	860	Gallina
758	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGCTGAATAGAAA-GTCTTGATTAAGTAAAAGATGTACAAAGTGGAAATTA	836	Rana
823	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAGATGCTGAATAGAAAAGCTTGATTAAGCCAGAGATGTACAAAGTGGACCCA	902	Pez cebra
763	GATAATCCTGTTTTGAACAAAAGGTCAAATGTTGAATAGAGACGCTTTGATAAAGCGGAGGAGGTACAAAGTGGGACC-	841	Pez globo

**Figura 15.9** Alineamiento de ADN genómico. Se muestra una región del gen de la ADN polimerasa. Las diferencias se muestran resaltadas. La probabilidad de que cualquiera de dos secuencias coincidiera al azar es de alrededor de 1 en  $10^{46}$ .





**Figura 15.11** El perfil de las repeticiones cortas en tándem de un individuo. Cada pico en la gráfica representa un análisis para una repetición corta en tándem. El tamaño del pico indica el número de repeticiones en ese locus.

Por ejemplo, este individuo tiene 14 repeticiones en el locus D3S1358 en el cromosoma 3, y 17 repeticiones en el otro cromosoma 3 (recuerda que las células del cuerpo humano son diploides, con dos juegos de cromosomas).

El análisis de SNP es un ejemplo del perfil de ADN. Los chips para SNP son arreglos microscópicos (microarreglos) de muestras de ADN que han sido impresas en espacios separados en una placa pequeña de vidrio. Cada muestra es un oligómero con un SNP. En un análisis de SNP, el ADN genómico de un individuo se incuba con un chip de SNP. El ADN forma un híbrido únicamente con los oligómeros que tienen una secuencia que corresponde a la secuencia del SNP. Las sondas revelan el sitio donde el ADN genómico ha formado un híbrido con el oligómero —y cuáles SNP tiene el individuo (figura 15.10).

Otro ejemplo de perfil de ADN implica las **repeticiones cortas en tándem**, que consisten en secciones del ADN en las cuales una serie de cuatro o cinco nucleótidos se repite muchas veces en fila. Las repeticiones cortas en tándem muestran una tendencia a presentarse en regiones predecibles, pero el número de repeticiones en cada región es diferente entre los individuos. Por ejemplo, el ADN de una persona puede tener 15 repeticiones de las bases TTTTC en un determinado locus. El ADN de otra persona puede tener esta secuencia repetida sólo dos veces en el mismo locus. Estas repeticiones pueden colarse espontáneamente dentro del ADN durante su replicación, y su número puede aumentar o reducirse en varias generaciones. A menos que dos personas sean gemelos idénticos, la probabilidad de que ellos tengan repeticiones cortas en tándem idénticas en tres regiones del ADN es de 1 en  $10^{18}$ , lo cual es mucho más que el número de personas en la Tierra. En esta forma, el arreglo de las repeticiones cortas en tándem de un individuo es, en términos prácticos, único.

El análisis de las repeticiones cortas en tándem de una persona empieza con la PCR, que es usada para copiar de 10 a 13 regiones particulares del ADN cromosómico que se sabe que contiene estas

repeticiones. El tamaño de los fragmentos que se copian difieren en la mayoría de los individuos debido a que el número de repeticiones en tándem en esas regiones también es diferente. Así, la electroforesis puede usarse para revelar el arreglo único de cada individuo de las repeticiones cortas en tándem (figura 15.11).

El análisis de las repeticiones cortas en tándem muy pronto será reemplazado por la secuenciación completa del genoma, pero por ahora sigue siendo un método común de perfil de ADN. Los genetistas comparan las repeticiones cortas en tándem en el cromosoma Y para determinar la relación entre parientes varones y para rastrear la herencia étnica de un individuo. También rastrean mutaciones que se acumulan en la población con el tiempo al comparar el perfil de ADN de organismos vivientes con los de sus antepasados. Estos estudios nos permiten reconstruir las dispersiones de poblaciones que ocurrieron mucho tiempo atrás.

Los perfiles de repeticiones cortas en tándem se realizan de manera rutinaria para resolver disputas de parentesco y como evidencia en casos criminales. Dentro del contexto de una investigación criminal o forense, el perfil de ADN se llama huella genética. El Buró Federal de Investigaciones (FBI, por sus siglas en inglés) conserva una base de datos de huellas genéticas. En noviembre del 2009, la base de datos con-tenía el perfil de repeticiones cortas en tándem de 7.6 millones de delincuentes, y habían sido usados en más de 100 000 investigaciones criminales. Las huellas genéticas también se han usado para identificar los restos de casi 300 000 personas, incluso de personas que perecieron en el World Trade Center el 11 de septiembre del 2001.

**genómica** Estudio de los genomas.

**perfil de ADN** Identificación de un individuo mediante el análisis de las partes únicas de su ADN.

**repeticiones cortas en tándem** Secuencias de cuatro o cinco bases que se repiten varias veces en fila, en el ADN cromosómico.

### Para repasar en casa ¿Qué es lo que hacemos con la información acerca de los genomas?

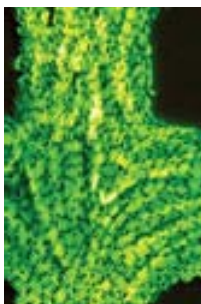
- ▶ El análisis de la secuencia del genoma humano proporciona información nueva acerca de los genes humanos y de cómo funcionan.
- ▶ El perfil de ADN identifica individuos por las partes que son únicas en su ADN.



## 15.6 Ingeniería genética

- › Las bacterias y las levaduras son los organismos más comúnmente empleados en la ingeniería genética.
- ◀ Vínculos a Expresión de genes 9.2

Los métodos tradicionales de cruzamiento pueden alterar el genoma, pero sólo si los individuos con los rasgos deseados se aparean. La ingeniería genética lleva el intercambio de genes a un nivel completamente diferente. La **ingeniería genética** es un proceso de laboratorio mediante el cual el genoma de un individuo se modifica de manera deliberada. Un gen puede ser alterado y reinsertado en un individuo de la misma especie, o un gen de un organismo de una especie puede ser transferido en otro de diferente especie para producir un organismo llamado **transgénico**. Ambos métodos producen un **organismo genéticamente modificado**, o **GM**.



Bacterias genéticamente modificadas expresando un gen de medusa que emite luz verde.

Los GM más comunes son las bacterias y las levaduras. Estas células poseen la maquinaria metabólica para formar moléculas orgánicas complejas, y son fáciles de modificar. Por ejemplo, la *E. coli* de la izquierda ha sido modificada para producir una proteína fluorescente proveniente de una medusa. Las células son genéticamente idénticas, de modo que la variación en fluorescencia que se observa entre ellas, revela las diferencias en la expresión del gen. Tales diferencias pueden ayudarnos a descubrir por qué dentro de una población de bacterias algunas se vuelven peligrosamente resistentes a los antibióticos, mientras que otras no.

Tanto las bacterias como las levaduras han sido modificadas para producir proteínas importantes para la medicina. Las personas con diabetes fueron las primeras beneficiarias de estos organismos. La insulina que requieren para sus inyecciones antes se obtenía de animales, pero provocaba reacciones alérgicas en algunas personas. La insulina humana, que no provoca reacciones alérgicas, se ha producido en *E. coli* transgénica desde 1982. Pequeñas modificaciones en el gen sirvieron para producir insulina humana de acción rápida y de liberación lenta.

Otros GM también producen proteínas que se emplean en la elaboración de alimentos. Por ejemplo, el queso se elaboraba tradicionalmente con un extracto de estómago de becerro que contiene la enzima quimotripsina. La mayoría de los productores de queso ahora emplean quimotripsina producida por bacterias genéticamente modificadas. Otros ejemplos lo constituyen las enzimas producidas por GM, que mejoran el sabor y la claridad de la cerveza y los jugos de fruta, retardan el proceso de putrefacción del pan, o modifican las grasas.

### Para repasar en casa ¿Qué es la ingeniería genética?

- › La ingeniería genética consiste en la alteración deliberada del genoma de un individuo y que resulta en un organismo genéticamente modificado (GM).
- › Un organismo transgénico lleva un gen de una especie diferente. Las bacterias y levaduras transgénicas se utilizan en investigación, medicina e industria.

## 15.7 Plantas diseñadas

- › Las plantas de cultivo genéticamente modificadas son muy abundantes en Estados Unidos.
- ◀ Vínculos a  $\beta$ -caroteno 6.2, Promotores 9.3

*Agrobacterium tumefaciens* es una especie de bacteria que infecta a muchas plantas, incluyendo chícharos, frijoles, papas y otros cultivos importantes. Contiene un plásmido con genes que hacen que se formen tumores en las plantas que infecta; de allí el nombre de plásmido Ti (*tumor-inducing*, inductor de tumores). Los investigadores usan el plásmido Ti como un vector para transferir genes foráneos o modificados a diferentes plantas. Los genes que inducen los tumores son eliminados y en su lugar se introducen los genes que se desean. A partir de células vegetales individuales que han integrado el plásmido modificado en sus cromosomas pueden cultivarse plantas completas (figura 15.12).

La bacteria *A. tumefaciens* genéticamente modificada se usa para introducir genes en cultivos como la soya, calabaza y papa. Los investigadores también introducen genes en las plantas mediante choques eléctricos o químicos, y con disparos de perdigones recubiertos con ADN.

Conforme la producción de plantas aumenta para seguirle el paso al crecimiento de la población humana, se produce una enorme presión en los ecosistemas. La irrigación deja residuos de sales y minerales en el suelo. Los suelos cultivados se erosionan, llevándose consigo las capas superiores; estos residuos bloquean los ríos, y los fertilizantes que contienen promueven el rápido crecimiento de algas, lo cual sofoca a los peces. Los pesticidas pueden ser peligrosos para los humanos, otros animales, e insectos benéficos.

Presionados para producir más alimentos a menor costo y causando el menor daño al ambiente, muchos granjeros han empezado a depender de plantas cultivadas genéticamente modificadas. Algunas de estas plantas tienen genes que les confieren resistencia a diferentes enfermedades devastadoras. Otros genes mejoran la producción, como la cepa de trigo transgénico, que produce el doble de lo que se obtiene con el trigo no modificado. Los cultivos de GM, como el maíz y la soya Bt, permiten a los granjeros utilizar cantidades menores de pesticidas. Algunas granjas orgánicas a menudo rocían sus cosechas con esporas de Bt (*Bacillus thuringiensis*), una especie de bacteria que produce una proteína que es tóxica sólo para las larvas de insectos. Los investigadores transfirieron el gen que codifica para la proteína Bt a las plantas. Estas plantas modificadas producen la proteína Bt, pero por todo lo demás, son idénticas a las plantas que no han sido modificadas. Las larvas de los insectos mueren poco tiempo después de que han consumido su primera (y última) comida de la planta modificada. Los granjeros pueden utilizar mucho menos insecticida en cultivos que producen el suyo (figura 15.13).

**ingeniería genética** Proceso mediante el cual cambios deliberados son introducidos en el genoma de un individuo.

**organismos genéticamente modificados (GM)** Organismos cuyo genoma ha sido modificado mediante ingeniería genética.

**transgénico** Se refiere a un organismo genéticamente modificado que contiene el gen de una especie diferente.



**A** Un plásmido Ti es insertado en la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*. El plásmido contiene un gen foráneo.



**B** La bacteria infecta a una célula vegetal y le transfiere el plásmido Ti. El ADN del plásmido es integrado a uno de los cromosomas de la célula.



**C** La célula vegetal se divide y sus descendientes forman un embrión.



**D** El embrión se desarrolla y forma una planta transgénica.



**E** La planta transgénica expresa el gen foráneo. Esta planta de tabaco expresa un gen de luciérnaga.

**Figura 15.12 Animada** Uso del plásmido Ti para producir plantas transgénicas.

Los cultivos transgénicos están siendo desarrollados para África y otras regiones del mundo golpeadas por sequías y por la pobreza. Los genes que confieren tolerancia a la sequía y resistencia a los insectos se introducen en plantas como maíz, frijoles, caña de azúcar, mandioca, caupí, plátano y trigo. Los plantíos modificados pueden ayudar a las personas en aquellas regiones donde dependen de la agricultura para su alimento y sustento.

Las modificaciones genéticas pueden hacer a las plantas comestibles más nutritivas. Por ejemplo, las plantas de arroz han sido modificadas para hacer  $\beta$ -caroteno en sus semillas. El  $\beta$ -caroteno es un pigmento fotosintético anaranjado (sección 6.2) que es remodelado por las células del intestino delgado para ser convertido en vitamina A. Dos genes de la vía biosintética del  $\beta$ -caroteno fueron transferidos a las plantas de arroz. Un gen provenía del maíz; el otro, de origen bacteriano. Ambos están bajo el control de un promotor que funciona en las semillas. Una taza de las semillas de arroz modificadas —granos de arroz dorado— tiene suficiente  $\beta$ -caroteno para cubrir la cantidad diaria recomendada de vitamina A para un niño.

El Servicio de Inspección de Salud Animal y Vegetal (APHIS, por sus siglas en inglés) del Departamento de Agricultura de Estados Unidos regula la introducción de los GM en el ambiente. Al momento de escribir estas líneas, la APHIS ha desregulado 74 cultivos genéticamente modificados, lo que significa que estas plantas se han aprobado para su uso no regulado en Estados Unidos. Las plantas modificadas más cultivadas incluyen maíz, sorgo, algodón, soya, canola y alfalfa, las cuales tienen resistencia al herbicida glifosato. En lugar de barbechar el suelo para eliminar a las hierbas no deseadas, los granjeros pueden rociar sus campos con glifosato, el cual mata a las hierbas, pero no a las plantas modificadas.

Después de haber sido empleado por mucho tiempo, las hierbas resistentes al glifosato cada vez son más comunes. El gen modificado también está apareciendo en plantas silvestres y en cultivos sin modificar, lo que significa que los transgenes pueden (y lo hacen) escapar hacia el ambiente. Estos genes quizá son transferidos desde las plantas transgénicas a otras no modificadas mediante polen acarreado por el viento o por insectos.

Mucha gente se opone a los GM. Algunos se preocupan de que nuestra habilidad para “jugar” con la genética haya rebasado la habilidad para comprender el impacto de estas modificaciones.

La controversia en el uso de los GM debe motivarte a que leas sobre estos asuntos y formes tu propia opinión. La alternativa es no dejarse llevar por la publicidad exagerada de los medios de comunicación (por ejemplo, el uso del término “Frankencomida”) o por reportes de fuentes quizá muy sesgadas (como la de los fabricantes de pesticidas).



**Figura 15.13** Los cultivos modificados genéticamente pueden ayudar a los agricultores a usar menos pesticidas. *Arriba*, el gen Bt confirió a las plantas de maíz modificadas genéticamente una mayor resistencia contra los insectos. *Abajo*, el maíz producido en plantas sin modificar es más vulnerable a las plagas de insectos.

### Para repasar en casa ¿Existen las plantas modificadas genéticamente?

- ▶ Las plantas con genes modificados o foráneos son ahora comunes en cultivos.

- › Los animales genéticamente modificados son invaluable en investigación médica y en otras aplicaciones.
- ◀ Vínculos a Experimentos de bloqueo de genes 10.3, Trastornos genéticos humanos capítulo 14

La cruce tradicional ha producido animales tan inusuales que los animales transgénicos pueden parecer triviales en comparación (figura 15.14A). La cruce también es una forma de manipulación genética, pero muchos de los animales transgénicos tal vez no hubieran existido sin la intervención del trabajo de laboratorio (figuras 15.14B,C).

Los primeros animales genéticamente modificados fueron los ratones. Actualmente son muy comunes y son invaluable en la investigación (figura 15.15). Por ejemplo, hemos descubierto la función de genes humanos (incluyendo el gen *APOA5* que se revisó en la sección 15.5) mediante la inactivación de su homólogo en ratones. Los ratones genéticamente modificados también son usados como modelos de enfermedades humanas. Por ejemplo, los investigadores inactivaron las moléculas que participan en el control del metabolismo de la glucosa, una por una, en los ratones. El estudio de los efectos de los genes bloqueados ha resultado útil en nuestro conocimiento actual de cómo funciona la diabetes en los humanos.

Los animales genéticamente modificados también producen proteínas que

tienen aplicaciones médicas e industriales. Algunas cabras transgénicas producen proteínas empleadas en el tratamiento de fibrosis quística, ataques cardiacos, alteraciones en la coagulación y aun en la exposición a gases neurotóxicos. La leche de cabras transgénicas para la lisozima, una proteína antibacteriana en la leche humana, puede proteger de diarreas agudas a lactantes y niños de países en desarrollo. Las cabras transgénicas para un gen de la seda de araña producen la proteína de la seda en su leche; los investigadores pueden hilar esta proteína en nanofibras que se emplean en aplicaciones médicas y electrónicas. Los conejos pueden producir interleucina 2 humana, una proteína que induce a la división de células inmunes. La ingeniería genética también nos ha brindado cabras que producen leche que favorece un corazón sano, cerdos con grasa que cuida la salud del corazón y con heces bajas en fosfato amigables con el ambiente, borregos extra grandes y vacas que son resistentes a la enfermedad de las "vacas locas". Mucha gente piensa que la producción de ganado genéticamente modificado es excesivo. Otros lo ven como una extensión de las técnicas aceptadas de crianza de animales, que se han empleado por miles de años. Las técnicas han cambiado, pero no la intención: los seres humanos continuamos teniendo un interés particular en mejorar nuestro ganado.

### Bloqueo de genes y fábricas de órganos

Millones de personas sufren por daños irreparables en sus órganos o tejidos. Tan solo en Estados Unidos, más de 80000 personas están en lista de espera para recibir un trasplante de órganos. Los donadores de órganos humanos son tan pocos que el tráfico ilegal de órganos se ha vuelto un problema común.

Los cerdos constituyen una fuente potencial de órganos para trasplante porque los órganos de los cerdos y de los humanos son casi iguales, tanto en tamaño como en función. Sin embargo, el sistema inmune de los humanos reacciona contra todo lo que reconoce como no propio. Rechaza un órgano de cerdo de inmediato porque reconoce las proteínas y los carbohidratos en la



A



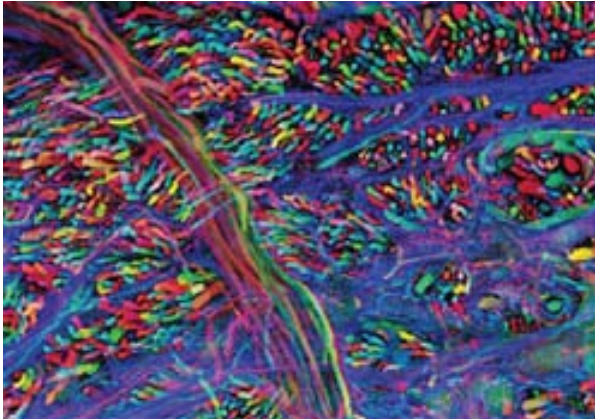
B



C

**Figura 15.14** Animales genéticamente modificados. **A** Pollos sin plumas desarrollados por métodos tradicionales de cruce en Israel. Estos pollos sobreviven en desiertos calurosos donde los sistemas de enfriamiento no son una opción. **B** El cerdo de la izquierda es transgénico para una proteína fluorescente amarilla; su compañero de camada, no transgénico, es el de la derecha. **C** Mira, la cabra transgénica, produce un factor anticoagulante en su leche.





**Figura 15.15** Un ejemplo de cómo los animales modificados genéticamente son útiles en la investigación. Los ratones transgénicos con diferentes pigmentos (ratones “rainbow”) permiten a los investigadores realizar el mapa de circuitos neuronales complejos en el cerebro. En esta fotografía de fluorescencia, se pueden observar células neuronales individuales en el tallo cerebral del ratón “rainbow”.

membrana plasmática de las células de los cerdos. En unas cuantas horas, la sangre se coagula dentro de los vasos del órgano y condena el trasplante al fracaso. Algunas drogas pueden suprimir la respuesta inmune, pero vuelve a los receptores del trasplante más vulnerables a las infecciones. Los investigadores han desarrollado cerdos genéticamente modificados que no tienen en sus células a las moléculas que activan al sistema inmune. El sistema inmune de los humanos puede no rechazar los tejidos o los órganos trasplantados de estos cerdos.

La transferencia de un órgano de una especie a otra se llama **xenotrasplante**. Los críticos de los xenotrasplantes están preocupados de que, entre otras cosas, los trasplantes de cerdo a humano pueden favorecer que los virus de cerdos puedan cruzar la barrera entre especies e infectar a los humanos, quizás de manera catastrófica. Sus preocupaciones no son infundadas. La evidencia sugiere que algunas de las peores pandemias surgieron cuando los virus de animales se adaptaron a un nuevo hospedero: los seres humanos.

La manipulación de genes animales plantea una gran cantidad de dilemas éticos. Por ejemplo, los ratones, monos y otros animales han sido modificados genéticamente para llevar mutaciones asociadas con algunas enfermedades de los humanos. Estos animales permiten a los investigadores estudiar —y probar tratamientos— para enfermedades como la esclerosis múltiple, la fibrosis quística, la diabetes, el cáncer y la enfermedad de Huntington sin tener que experimentar en humanos. Sin embargo, los animales modificados a menudo sufren de los terribles síntomas de estas enfermedades como lo hacen los humanos.

**xenotrasplante** Trasplante de un órgano de una especie a otra.

- ▶ La primera transferencia de ADN foráneo a bacterias encendió un debate que aún prosigue acerca de los peligros potenciales de los organismos transgénicos que son introducidos en el ambiente.

Cuando James Watson y Francis Crick en 1953 presentaron su modelo de doble hélice de la molécula de ADN, encendieron una llamarada de optimismo acerca de la investigación genética. El libro mismo de la vida estaba abierto para su escrutinio. En realidad, nadie podía leerlo. Los avances científicos a menudo no vienen acompañados por el descubrimiento simultáneo de las herramientas necesarias para poder estudiarlos. Se tuvieron que inventar nuevas herramientas antes de que ese libro pudiera leerse.

Veinte años después, Paul Berg y sus colegas descubrieron cómo hacer organismos recombinantes mediante la fusión del ADN de dos especies de bacterias. Mediante el aislamiento del ADN en secciones manejables, los investigadores tenían las herramientas para estudiar su secuencia a detalle. Comenzaron a clonar y analizar el ADN de muchos organismos diferentes. La técnica de ingeniería genética había nacido, y de pronto todos estaban preocupados por ella.

Los investigadores sabían que el ADN por sí solo no era tóxico, pero no podían predecir con certeza qué pasaría cada vez que ellos fusionaban material genético de diferentes organismos. ¿Producirían de manera accidental un superpatógeno? ¿Podrían hacer una forma nueva y peligrosa de vida al fusionar el ADN de dos organismos normalmente inofensivos? ¿Qué pasaría si ese nuevo ente escapaba del laboratorio y transformaba a otros organismos?

Con una extraordinaria, rápida y responsable actitud de autorregulación, los científicos alcanzaron un consenso acerca de las nuevas guías de seguridad relativas a la investigación con ADN. Estas guías, adoptadas inmediatamente por los NIH, incluían las precauciones que debían seguir los procedimientos de laboratorio. Abarcaban el diseño y el uso de organismos que sólo podrían sobrevivir en condiciones muy estrictas, las cuales sólo se encontraban dentro de los laboratorios. Los investigadores dejaron de usar ADN de organismos patógenos y tóxicos en los experimentos de ADN recombinante hasta que se tuvieron las instalaciones de contención adecuadas.

Actualmente, toda la ingeniería genética debe realizarse bajo estas guías de laboratorio, pero estas reglas no son una garantía de seguridad. Seguimos aprendiendo de los GM que han escapado y sus efectos, y la aplicación de estas medidas es un problema. Por ejemplo, el costo de la desregulación de un GM para su liberación e importación es prohibitiva para los esfuerzos del sector público. En tal forma, los GM que son comerciables fueron producidos por grandes compañías privadas —las mismas que típicamente ejercen una tremenda influencia política sobre las dependencias gubernamentales encargadas de regularlas.

### Para repasar en casa ¿Por qué modificamos genéticamente a los animales?

- ▶ Los animales que sería imposible producir por métodos tradicionales de crianza son creados mediante ingeniería genética.

### Para repasar en casa ¿Es segura la ingeniería genética?

- ▶ Las guías para la investigación con ADN han existido por décadas en Estados Unidos y otros países. Es de esperar que los investigadores se sujeten a esas guías, pero éstas no son una garantía de seguridad.



- › Todos, como sociedad, seguimos trabajando acerca de las implicaciones éticas de aplicar nuevas tecnologías de ADN.
- › La manipulación del genoma de los individuos continúa, incluso mientras sopesamos los riesgos y los beneficios de este tipo de investigación.
- ◀ Vínculos a Protooncogenes y cáncer 11.6, Locus 13.2, Trastornos genéticos humanos 14.2

**Mejorando** Conocemos más de 15 000 trastornos genéticos graves. De manera colectiva, producen de 20 a 30 por ciento de todas las muertes de niños cada año, y representan la mitad de todos los pacientes con alteraciones mentales y un cuarto de todos los pacientes que ingresan a hospitales. Estos trastornos también contribuyen a muchos otros asociados con la edad, incluyendo el cáncer, la enfermedad de Parkinson y la diabetes. El uso de drogas y otros tratamientos puede reducir los síntomas de algunos trastornos genéticos, pero la terapia génica es la única cura. La **terapia génica** es la transferencia de ADN recombinante a las células del cuerpo de un individuo, con la intención de corregir un defecto genético o tratar una enfermedad. La transferencia, que se realiza mediante complejos lipídicos o virus genéticamente modificados, inserta un gen sin mutaciones dentro de los cromosomas de un individuo.

La terapia génica en humanos es una razón convincente para adoptar la investigación en ingeniería genética. Actualmente se prueba como un tratamiento contra los infartos, la anemia falciforme, la fibrosis quística, la hemofilia A, la enfermedad de Parkinson, la enfermedad de Alzheimer, varios tipos de cáncer, y en enfermedades hereditarias de los ojos, el oído y el sistema inmune. Los resultados son prometedores. Por ejemplo, el pequeño Rhys Evans (figura 15.16) nació con SCID-XI, un grave trastorno genético asociado al cromosoma X que se origina en una mutación en un alelo del gen *IL2RG*. Este gen codifica para el receptor de una molécula de señalización del sistema inmune. Los niños afectados por este trastorno pueden sobrevivir únicamente en carpas de aislamiento libres de patógenos, porque los pequeños no pueden defenderse de las infecciones. Al final de la década de 1990, los investigadores emplearon un virus genéticamente modificado para introducir copias del *IL2RG* sin mutaciones en células tomadas de la médula ósea de 20 niños con SCID-XI. Las células modificadas de cada niño fueron infundidas en su médula ósea. A los pocos meses de su tratamiento, 18 de los niños pudieron abandonar definitivamente la carpa. Rhys fue uno de ellos. La terapia génica había reparado de manera permanente su sistema inmune.

**Empeorando** La manipulación de un gen dentro del contexto de un individuo vivo es impredecible, aunque se conozcan su secuencia y su locus. Nadie, por ejemplo, puede predecir en qué parte del cromosoma se va a integrar un gen inyectado por un virus. Su inserción puede trastornar o afectar a otros genes. Si se altera un gen que controla la división celular, el resultado puede ser cáncer. Cinco de los 20 niños tratados con terapia génica para la SCID-XI desarrollaron un tipo de cáncer de la médula ósea llamado



**Figura 15.16** Rhys Evans nació con SCID-XI. Su sistema inmune fue reparado permanentemente mediante terapia génica.

leucemia, y uno de ellos falleció. Los investigadores predijeron, de manera errónea, que el desarrollo de cáncer debido a la terapia génica sería muy raro. La investigación ahora involucra al gen seleccionado para ser reparado, especialmente cuando se combina con el virus encargado de llevarlo. Aparentemente, la integración del ADN viral modificado activó a protooncogenes cercanos (sección 11.6) en el cromosoma de los niños.

Otros problemas que no se habían previsto suceden con la terapia génica. Jesse Gelsinger tenía una rara deficiencia de una enzima hepática que se encarga de deshacerse del amoníaco corporal, un subproducto tóxico de la degradación de las proteínas. La condición de Jesse era relativamente estable cuando se mantenía con una dieta baja en proteína, pero tenía que tomar muchos medicamentos. En 1999, Jesse se ofreció como voluntario para una investigación clínica de tratamiento génico para su enfermedad. Tuvo una reacción alérgica grave al vector viral, y cuatro días después de que recibió el tratamiento, sus órganos fallaron y murió. Tenía 18 años.

**Perfección** La idea de seleccionar los rasgos humanos más deseables, la **eugenesia**, es muy antigua. Ha sido empleada como la justificación de algunos de los episodios más horribles en la Historia de la Humanidad, incluyendo el genocidio de 6 millones de judíos durante la Segunda Guerra Mundial. Sigue siendo un asunto candente de debate social. Por ejemplo, el uso de la terapia génica para curar trastornos genéticos en los seres humanos aparece como un logro social aceptable para la mayoría de la gente. Imaginemos llevar esta idea un poco más allá. ¿Sería también aceptable modificar el genoma de un individuo que se encuentra dentro de un intervalo normal de su fenotipo, para modificar un rasgo en particular? Los investigadores ya han producido ratones que tienen una mejor memoria, una mejor habilidad para aprender, músculos más grandes y una vida más longeva. ¿Por qué no hacerlo en la gente?

**eugenesia** Idea de mejorar deliberadamente las cualidades genéticas de la raza humana.

**terapia génica** Transferencia de un gen normal o modificado en un individuo a fin de tratar un defecto o una alteración genética.



Dado el ritmo de la investigación genética, el debate sobre la eugenesia no se centra en cómo modificar los rasgos más deseables, sino en cuáles rasgos seleccionar. De manera realista, la cura para muchos trastornos genéticos graves, pero poco comunes, nunca será descubierta debido a que la ganancia económica no sería suficiente para cubrir los costos de su investigación. Sin embargo, la eugenesia puede producir ganancias económicas. ¿Cuánto pagarían algunas personas que quieren ser padres para asegurarse que sus hijos sean altos o tengan ojos azules? ¿Sería correcto diseñar “superhumanos” con fuerza o inteligencia asombrosas? ¿Qué tal un tratamiento que lo ayude a perder el exceso de peso, de manera permanente? El umbral entre lo que puede parecer interesante o abominable puede ser muy tenue y depende de a quién se le pregunte. En una encuesta realizada en Estados Unidos, más de 40 por ciento de los entrevistados señalaron que sería adecuado emplear la terapia génica para hacer bebés más inteligentes y lindos. En un sondeo con padres británicos, 18 por ciento estaría dispuesto a emplearla para evitar que un niño se volviera agresivo, y 10 por ciento la usaría si previniera que se volvieran homosexuales en su etapa adulta.

¿Qué tal un tratamiento que lo ayude a perder el exceso de peso, de manera permanente? El umbral entre lo que puede parecer interesante o abominable puede ser muy tenue y depende de a quién se le pregunte. En una encuesta realizada en Estados Unidos, más de 40 por ciento de los entrevistados señalaron que sería adecuado emplear la terapia génica para hacer bebés más inteligentes y lindos. En un sondeo con padres británicos, 18 por ciento estaría dispuesto a emplearla para evitar que un niño se volviera agresivo, y 10 por ciento la usaría si previniera que se volvieran homosexuales en su etapa adulta.

**Llegar allí** Algunas personas mantienen firmemente que nunca debe alterarse el ADN de nada. La principal preocupación es que la terapia génica nos coloca en una pendiente resbalosa que puede resultar en un daño irreversible para nosotros y para la biosfera. Nosotros, como sociedad, podemos carecer de la sabiduría para saber cómo detenernos una vez que hayamos andado esa pendiente. Hay que destacar la tendencia humana de dar saltos espectaculares antes de razonar. Sin embargo, hay aspectos de la experiencia humana que nos permiten soñar acerca de cosas como las alas que hemos fabricado y que nos han llevado hasta el espacio exterior. En el mundo actual, las preguntas que se presentan ante ti son las siguientes: ¿qué podemos perder si no se toman riesgos serios? Y, ¿tenemos el derecho de imponer las consecuencias de tomar tales riesgos a aquéllos que preferirían no tomarlos?

### Para repasar en casa ¿Puede la gente ser modificada genéticamente?

- Los genes pueden transferirse a las células de una persona para corregir un defecto genético o para tratar una enfermedad. Sin embargo, el resultado de alterar el genoma de una persona es impredecible dado nuestro conocimiento actual de cómo funciona el genoma.

## Análisis personalizado de ADN

### (una vez más)



Los resultados del análisis de los SNP realizado por una compañía también incluye el riesgo estimado de desarrollar padecimientos asociados con su serie particular de SNP. Por ejemplo, los análisis determinarán si eres homocigoto en un alelo del gen *MC1R*. Si lo eres, el informe de la compañía te dirá que eres pelirrojo. Sin embargo, muy pocos SNP tienen una relación de causa-efecto tan clara como el alelo *MC1R* para ser pelirrojo. La mayoría de los rasgos humanos son poligénicos, y muchos también son influenciados por factores ambientales, como los estilos de vida (sección 13.6). De esta forma, aunque los análisis de ADN pueden determinar de manera confiable los SNP en el genoma de un individuo, no pueden predecir de manera confiable el efecto de esos SNP en cada individuo.

Por ejemplo, si tienes un alelo  $\epsilon 4$  del gen *APOE*, una compañía que realice pruebas de ADN no puede decirte que vas a padecer la enfermedad de Alzheimer en tu vida adulta. En cambio, esa compañía te informaría el riesgo de por vida que tienes de desarrollar esa enfermedad, el cual es de alrededor de 29 por ciento en comparación con el 9 por ciento de alguien que no tiene el alelo  $\epsilon 4$ .

¿Qué significa un 29 por ciento de riesgo de por vida de desarrollar la enfermedad de Alzheimer? El número es sólo una estadística de probabilidad; significa que, en promedio, 29 de cada 100 personas que tienen el alelo  $\epsilon 4$  con el tiempo tendrán la enfermedad. Sin embargo, el tener un riesgo alto no significa que tendrás la enfermedad de Alzheimer. No todos los que padecen de esta enfermedad tienen el alelo  $\epsilon 4$ , y no todos los que tienen el alelo  $\epsilon 4$  desarrollan Alzheimer. Otros alelos hasta ahora desconocidos —algunos protectores y otros no— contribuyen a la enfermedad.

**¿Cómo votarías?** El descenso vertiginoso en el costo de las pruebas genéticas ha hecho que proliferen muchas compañías que ofrecen la secuenciación de su ADN y su perfil de SNP. Los resultados de estas pruebas pueden tener, en contadas ocasiones, una utilidad clínica; por ejemplo, en el diagnóstico de trastornos genéticos que aparecen en la infancia o al predecir la respuesta de una persona hacia ciertos medicamentos. Sin embargo, nos encontramos en una etapa muy temprana para entender cómo contribuyen los genes en muchos padecimientos, en particular aquellos que se presentan en edad avanzada como la enfermedad de Alzheimer. Los genetistas creen que tomará de cinco a 10 años antes de que los genotipos puedan ser empleados para predecir con precisión el riesgo de que un individuo padezca alguna enfermedad. Hasta entonces, ¿se debe prohibir que las compañías que realizan pruebas genéticas les informen a sus clientes de su riesgo para desarrollar algunas enfermedades, basándose en sus SNP? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



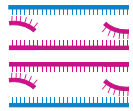
**Sección 15.1** Las compañías que analizan el ADN de las personas pueden identificar las secuencias únicas en los polimorfismos de un solo nucleótido. Las pruebas genéticas personalizadas pueden revolucionar muy pronto la forma en que se practica la medicina.



**Sección 15.2** El descubrimiento de las **enzimas de restricción** permitió a los investigadores cortar enormes moléculas del ADN cromosómico en fragmentos más manejables y predecibles. También permitió combinar fragmentos de ADN de diferentes organismos para producir **ADN recombinante**. Para la **clonación del**

**ADN**, las enzimas de restricción cortan el ADN en fragmentos, luego la ADN ligasa une estos fragmentos en **plásmidos** u otro **vector de clonación**. Las moléculas híbridas resultantes son insertadas en células hospederas, como las bacterias. Cuando una de estas células se divide, produce una enorme población de células genéticamente idénticas. Cada uno de estos clones tiene una copia del ADN foráneo.

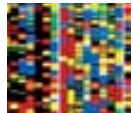
El ARN no puede clonarse directamente. La **transcriptasa inversa**, una enzima viral, se emplea para transcribir el ARN que es de hebra sencilla, en ADNc que puede clonarse.



**Sección 15.3** Una **biblioteca de ADN** es una colección de células que alberga fragmentos diferentes de ADN, a menudo el **genoma** completo de un organismo. Los investigadores pueden emplear **sondas** para

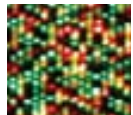
identificar las células que contienen un fragmento específico de ADN. El apareamiento de bases entre los ácidos nucleicos de diferentes orígenes se llama **hibridación de ácidos nucleicos**.

La **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)** utiliza **cebadores** y una ADN polimerasa resistente al calor, para aumentar rápidamente el número de copias de una sección del ADN.



**Sección 15.4** La **secuenciación del ADN** revela el orden de las bases en una sección del ADN. La ADN polimerasa se usa para replicar parcialmente un molde de ADN. La reacción produce una mezcla de fragmentos

de ADN de diferentes tamaños. Estos fragmentos son separados en bandas de acuerdo con su tamaño, mediante la **electroforesis**. Los genomas completos de varios organismos ahora ya han sido secuenciados.



**Sección 15.5** La **genómica**, o el estudio de los genomas, permite comprender mejor la función del genoma humano. Las similitudes entre los genomas de diferentes organismos son evidencia de relaciones

evolutivas y pueden utilizarse como una herramienta predictiva en la investigación.

El **perfil de ADN** identifica a una persona mediante las partes que son únicas en su ADN. Algunos ejemplos incluyen los métodos para sus **SNP** o sus **repeticiones cortas en tándem**. Dentro del contexto de una investigación criminal, el perfil por ADN se llama huella genética.



**Secciones 15.6 a 15.9** La tecnología del ADN recombinante es la base de la **ingeniería genética**, la modificación dirigida del contenido genético de un organismo con la intención de modificar su fenotipo. Un gen es modificado y es reinsertado en un individuo de la misma especie, o un gen de una especie es insertado en un individuo de una especie diferente para producir un organismo **transgénico**. El resultado de cualquiera de estos procedimientos es un **organismo genéticamente modificado (GM)**.

Las bacterias y las levaduras transgénicas producen proteínas con un gran valor médico. Las plantas de cultivos transgénicos ayudan a los granjeros a producir alimentos de manera más eficiente. Los animales genéticamente modificados producen proteínas humanas, y quizás algún día puedan ser la fuente de órganos y tejidos para **xenotrasplantes** en humanos.

Las medidas de seguridad reducen los riesgos potenciales de los investigadores en laboratorios de ingeniería genética. Aunque éstas y otras regulaciones gubernamentales limitan la liberación en el ambiente

de los organismos genéticamente modificados, estas leyes no son garantía contra la liberación accidental o de efectos ambientales no previstos.



**Sección 15.10** Con la **terapia génica**, un gen es transferido a las células del organismo para corregir un defecto genético o tratar una enfermedad. Como cualquier otra tecnología novedosa, los beneficios potenciales de modificar genéticamente a los seres humanos debe ser ponderada contra los riesgos potenciales. Su utilización plantea aspectos éticos, como el hecho de si la **eugenesia** es deseable.

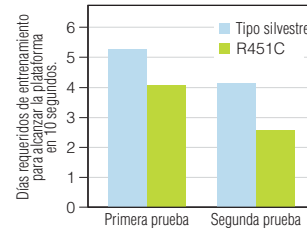
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- \_\_\_\_\_ corta(n) la molécula de ADN en sitios específicos
  - La ADN polimerasa
  - Las sondas de ADN
  - Las enzimas de restricción
  - La transcriptasa inversa
- Un(a) \_\_\_\_\_ es un pequeño fragmento circular de ADN bacteriano que contiene algunos genes y está separado del cromosoma.
  - plásmido
  - cromosoma
  - núcleo
  - doble hélice
- Mediante la transcripción inversa se produce \_\_\_\_\_ sobre un molde de \_\_\_\_\_.
  - ARNm; ADN
  - ADNc; ARNm
  - ADN; ribosoma
  - proteína; ARNm
- Para cada especie, todo el (los) \_\_\_\_\_ en el conjunto completo de los cromosomas es el \_\_\_\_\_.
  - genomas; fenotipo
  - ADN; genoma
  - ARNm; inicio del ADNc
  - ADNc; inicio del ARNm
- Un conjunto de células que alberga varios fragmentos de ADN, que de manera colectiva representan la información completa de un organismo, es un(a) \_\_\_\_\_.
  - genoma
  - clon
  - biblioteca genómica
  - GM
- \_\_\_\_\_ es una técnica para determinar el orden de los nucleótidos en un fragmento de ADN.
- Los fragmentos de un ADN pueden ser separados por electroforesis de acuerdo con su \_\_\_\_\_.
  - secuencia
  - tamaño
  - especie
  - composición
- La PCR puede ser usada \_\_\_\_\_.
  - para aumentar el número de fragmentos específicos de ADN
  - para realizar una huella genética
  - para modificar el genoma humano
  - a y b son correctas
- El set único de \_\_\_\_\_ de un individuo que puede usarse para hacer un perfil por ADN \_\_\_\_\_.
  - secuencias del ADN
  - repeticiones cortas en tándem
  - SNP
  - todos los anteriores
- ¿Cuál de los siguientes puede usarse para transferir ADN foráneo a una célula hospedera? Elije todas las respuestas correctas.
  - ARN
  - virus
  - PCR
  - plásmidos
  - complejos lipídicos
  - disparos de perdigones
  - xenotrasplantes
  - secuenciación

## Mejora del aprendizaje espacial en ratones con autismo por mutaciones

El autismo es un trastorno neurobiológico que tiene un rango de síntomas que incluye alteraciones en la interacción social, patrones de comportamiento estereotipados, como aplaudir, mecerse y, ocasionalmente, un aumento en las habilidades intelectuales. Algunas personas con autismo tienen una mutación en la neurologina 3, un tipo de proteína de adhesión celular (sección 4.4) que conecta las células cerebrales unas con otras. Una mutación cambia el aminoácido en la posición 451 de arginina a cisteína.

La neurologina 3 de ratones y humanos es muy parecida. En el 2007, Katsuhiko Tabuchi y sus colegas modificaron genéticamente a unos ratones, para que llevaran la misma sustitución de arginina a cisteína en su neurologina 3. La mutación produjo un aumento en la transmisión de ciertos tipos de señales entre las células cerebrales. Los ratones con esta mutación tenían alteraciones en su comportamiento social e, inesperadamente, un aumento en su habilidad de aprendizaje espacial (figura 15.17).



**Figura 15.17** Mejora del aprendizaje espacial en ratones con una mutación en neurologina 3 (R451C) comparado con ratones (tipo silvestre) sin mutación.

**A** Los ratones fueron sometidos a una prueba en un laberinto acuático, en el

cual una plataforma es sumergida unos cuantos milímetros por debajo de la superficie de una alberca con agua tibia. La plataforma no es visible para los ratones dentro del agua. Los ratones no son buenos nadadores, por lo que localizan la plataforma sumergida lo más rápidamente posible. Cuando se realiza otra vez la prueba, los ratones pueden recordar la localización de la plataforma al buscar señales visuales alrededor de la orilla de la alberca.

**B** La rapidez con la que recuerdan la localización de la plataforma es una medida de su habilidad de aprendizaje espacial. La plataforma fue movida, y la prueba se repitió para la segunda ocasión.

- En la primera prueba, ¿cuántos días necesitaron los ratones no modificados para encontrar la plataforma escondida en 10 segundos?
- ¿Cuáles aprendieron, los ratones modificados o los no modificados, más rápido la localización de la plataforma en la primera prueba?
- ¿Cuáles animales aprendieron más rápido en la segunda prueba?
- ¿Cuáles ratones tuvieron la mayor mejoría en memoria entre la primera y la segunda prueba?

- Un organismo transgénico \_\_\_\_\_.
  - lleva un gen de otra especie
  - ha sido modificado genéticamente
  - a y b
- \_\_\_\_\_ puede(n) ser usada (usados) para corregir defectos genéticos.
  - Los vectores de clonación
  - Terapia génica
  - Clonación
  - Xenotrasplantes
  - a y b
  - todos los anteriores
- Relacione el método para formar ADN recombinante con la enzima apropiada.
 

___ PCR	a. <i>Taq</i> polimerasa
___ cortar ADN	b. ADN ligasa
___ síntesis de ADNc	c. transcriptasa inversa
___ secuenciación de ADN	d. enzimas de restricción
___ unión del ADN	e. ADN polimerasa
- Relaciona los términos con su descripción más adecuada.
 

___ huella genética	a. tener un gen foráneo
___ plásmido Ti	b. los alelos los tienen
___ hibridación de ácidos nucleicos	c. la colección única de repeticiones cortas en tándem de una persona
___ eugenesia	d. apareamiento de las bases del ADN o del ADN y el ARN de diferentes fuentes
___ SNP	e. selección de rasgos "deseables"
___ transgénico	f. genéticamente modificado
___ GM	g. usado en algunas transferencias de genes

## Pensamiento crítico

- Las enzimas de restricción en el citoplasma bacteriano cortan el ADN inyectado por los bacteriófagos en donde ciertas secuencias se encuentran. ¿Por qué crees que el cromosoma bacteriano no es cortado también?
- El gen *FOXP2* codifica para un factor de transcripción asociado con el aprendizaje vocal en ratones, murciélagos, aves y seres humanos. La proteína *FOXP2* es idéntica en el chimpancé, el gorila y el mono Rhesus; la proteína de los humanos difiere sólo en dos de los 715 aminoácidos, un cambio al que se atribuye el desarrollo del idioma hablado. En los seres humanos, las mutaciones en *FOXP2* producen pérdida de la función y resultan en alteraciones graves en el habla y el lenguaje. En los ratones, dificulta las funciones cerebrales y altera la vocalización. Los ratones genéticamente modificados para llevar la versión humana de *FOXP2* muestran cambios en sus patrones vocales, así como un aumento en el crecimiento y una mayor adaptabilidad de las neuronas que participan en la memoria y el aprendizaje. Los biólogos no prevén que en un experimento similar con chimpancés, les conferiría la habilidad para hablar, ya que el lenguaje hablado es un rasgo epistático muy complejo (sección 13.5). ¿Qué crees que pasaría si esta predicción es incorrecta?

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

►ADN recombinante; Clonación; Uso de sondas radiactivas; secuenciación del ADN; PCR; huella genética de ADN; plantas genéticamente modificadas.





## UNIDAD 3 PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

Este capítulo explora el enfrentamiento entre las ideas tradicionales y la ciencia. Antes de comenzar, te sería útil repasar la sección sobre el pensamiento crítico (1.6). Tu conocimiento sobre los alelos (13.2) te ayudará a comprender la selección natural. La determinación de la edad de rocas y fósiles antiguos se basa en las propiedades de los radioisótopos (2.2). Verás cómo los genes maestros (10.3, 10.4) son una evidencia de las relaciones ancestrales y revisaremos nuevamente la evolución por duplicación génica (14.5).



**Surgimiento del pensamiento evolutivo**  
Los naturalistas del siglo XIX comenzaron a analizar la distribución global de las especies. Descubrieron similitudes y diferencias entre los grupos

principales, incluso en aquellos representados por fósiles.



**Una teoría toma forma**  
Las evidencias sobre la evolución (el cambio en las líneas de descendencia) condujeron a Charles Darwin y a Alfred Wallace a desarrollar, de manera independiente, la teoría de la selección natural. Esta teoría explica cómo cambian con el tiempo los caracteres distintivos de cada especie.



# 16 Evidencias de la evolución

## 16.1 Reflexiones sobre un pasado remoto

¿Cuál es tu idea del tiempo? Quizá puedas imaginar los eventos ocurridos durante algunos cientos de años de la historia humana, pero ¿qué tal unos cuantos millones? Visualizar el pasado lejano requiere un salto intelectual desde lo familiar hacia lo desconocido.

Aunque suene increíble, una forma de realizar este tipo de saltos involucra a los asteroides. Éstos son pequeños cuerpos rocosos que viajan a través del espacio a gran velocidad. Su tamaño varía entre 1 y 1500 kilómetros de ancho. Millones de estos fríos fragmentos rocosos, que son restos de la formación de nuestro Sistema Solar, orbitan alrededor del Sol entre Marte y Júpiter. Los asteroides son difíciles de observar porque no emiten luz. Varios de ellos atraviesan la órbita de la Tierra, pero la mayoría lo hicieron antes de que supiéramos sobre su existencia. Algunos otros aún no lo hacen.

Es difícil no notar los 1200 metros de diámetro que mide el cráter Barringer, en Arizona (figura 16.1). El impacto de un asteroide de 300 000 toneladas sobre la superficie de la Tierra, hace aproximadamente 50 000 años, fue el causante de esta impresionante marca en el desierto de Arizona. El impacto fue 150 veces más poderoso que la bomba atómica lanzada sobre la ciudad de Hiroshima durante la Segunda Guerra Mundial.

En el momento del impacto no había humanos habitando Norteamérica. Si no hubo testigos, ¿cómo sabemos que ocurrió? Frecuentemente podemos reconstruir la historia al estudiar las evidencias físicas de los eventos ocurridos en tiempos pasados. En el caso del cráter Barringer, los geólogos pudieron inferir cuál fue su causa más probable luego de analizar toneladas de meteoritos, arena fundida y otras pistas rocosas localizadas en el sitio.

Evidencias similares indican que en el pasado remoto han ocurrido impactos de asteroides de mayor tamaño. Por ejemplo, hace unos 65.5 millones de años ocurrió una **extinción masiva** (la desaparición permanente de los mayores grupos de organismos existentes). Dicho evento fue marcado por la formación de un estrato inusual de roca distribuido en todo el mundo, conocido como el límite K-T. Debajo de este estrato existen muchos fósiles de dinosaurios. En cambio, en ninguno de los estratos superiores, que corresponden a épocas más recientes, se han

**extinción masiva** Pérdida simultánea de varios linajes en la Tierra.



**Figura 16.1** De la evidencia a la inferencia. ¿Qué causó la formación del cráter Barringer (página anterior)? La evidencia proveniente de las rocas apunta hacia un asteroide de más de 300 000 toneladas impactado hace 50 000 años. Arriba, las bandas que forman parte de un estrato único de roca formado en todo el mundo hace 65.5 millones de años. El estrato señala una transición abrupta en el registro fósil que implica una extinción masiva. La navaja de bolsillo de color rojo nos da una idea de la escala de la imagen.

encontrado fósiles de dinosaurios. Por otra parte, la edad de un cráter localizado en la costa de lo que ahora es la Península de Yucatán fue calculada en 65.5 millones de años. ¿Es una coincidencia? Muchos científicos piensan que no lo es. Analizando distintas evidencias, han deducido que el impacto de un asteroide de 20 km de ancho pudo haber causado una catástrofe global que provocó la extinción de los dinosaurios.

Estás a punto de dar un salto intelectual a través del tiempo hacia lugares que ni siquiera podíamos imaginar hace unos cuantos siglos. Te invitamos a lanzarte a partir de esta premisa: los fenómenos naturales que ocurrieron en el pasado pueden ser explicados mediante los mismos procesos físicos, químicos y biológicos que operan en la actualidad. Esta premisa es la base de la investigación científica que estudia la historia de la vida. Esta área de investigación representa un cambio del conocimiento basado en la experiencia hacia aquel que se sustenta en la inferencia, es decir, de lo conocido a lo que sólo puede suponerse y que, además, nos ofrece sorprendentes visiones del pasado remoto.



### Evidencia fósil

El registro fósil proporciona evidencias físicas de cambios ocurridos sobre las líneas de descendencia. Para determinar la edad

de las rocas y los fósiles, utilizamos las propiedades de los isótopos radiactivos.



### Evidencia biogeográfica

Los eventos geológicos han influido sobre el proceso evolutivo. La correlación entre los eventos geológicos y evolutivos ayuda a explicar la distribución de las

especies del pasado y del presente.



### Forma y función como evidencia

Diferentes linajes pueden tener partes del cuerpo similares que reflejan su descendencia de un ancestro común. Los

linajes derivados de un ancestro común suelen desarrollarse por vías similares.

## 16.2 Creencias antiguas, descubrimientos que crearon confusión

- Los sistemas del pensamiento están determinados por el alcance de nuestra comprensión del mundo natural. Aquellos sistemas que son inconsistentes con las observaciones sistemáticas tienden a cambiar con el transcurso del tiempo.

Las semillas de la investigación biológica fueron sembradas hace más de 2000 años en el mundo occidental. Aristóteles, el filósofo griego, estableció relaciones entre varias de sus observaciones en un intento por explicar el orden del mundo natural. Al igual que otros de sus contemporáneos, Aristóteles consideraba la naturaleza como una organización continua, que abarcaba desde la materia inerte hasta las plantas y los animales complejos. Aristóteles fue uno de los primeros **naturalistas**, es decir, personas que observaban la naturaleza desde una perspectiva científica.

En el siglo **xiv**, las antiguas ideas de Aristóteles sobre la naturaleza se habían transformado en una visión dogmática de la vida, en la cual “la gran cadena del ser” se extendía desde las formas más bajas (serpientes) hasta los seres espirituales y cuyos eslabones intermedios incluían a los mamíferos y otros organismos. Cada eslabón de la cadena representaba una especie, y se decía que todas las especies habían sido creadas al mismo tiempo en un estado perfecto. La cadena en sí misma era íntegra y continua. Como cada cosa que necesitaba existir ya lo hacía, no había lugar para el cambio. Cada vez que se descubriera una nueva especie, sería revelado el significado de la vida.

Los naturalistas europeos que se embarcaron en expediciones alrededor del mundo trajeron consigo decenas de miles de plantas y animales de Asia, África, Norte y Sudamérica y de las islas del Pacífico. Cada especie nueva descubierta era catalogada cuidadosamente como otro eslabón de la cadena del ser.

A mediados del siglo **xix**, naturalistas como Alfred Wallace comenzaron a observar patrones en los sitios en donde habitaban las especies y en la forma en que éstas se relacionaban entre sí, por lo que comenzaron a pensar sobre las posibles fuerzas naturales que



**Figura 16.3** Especies sin relación alguna que tienen una apariencia similar y que son originarias de regiones geográficas apartadas: *arriba*, un cactus espinoso americano; del lado *izquierdo*, un cactus africano.

daban forma a la vida. Estos naturalistas fueron los pioneros de la **biogeografía**, la ciencia que estudia los patrones geográficos de la distribución de las especies. Algunos de los patrones que observaron originaron preguntas que no podían responderse con los sistemas de pensamiento vigentes en aquel momento. Por ejemplo, los exploradores que viajaron alrededor del mundo descubrieron plantas y animales que habitaban en lugares extremadamente aislados. Las especies aisladas se asemejaban de manera sospechosa a algunas especies que habitaban en vastas extensiones de mar abierto o del otro lado de una montaña infranqueable. ¿Podría existir una relación entre estas especies? En caso de haberla, ¿cómo era posible que especies relacionadas terminaran geográficamente aisladas?

Por ejemplo, las tres aves de la **figura 16.2**, habitan en diferentes continentes pero comparten un conjunto de características muy singulares.



**A** Un emú, originario de Australia



**B** Un ñandú (rhea), originario de Sudamérica



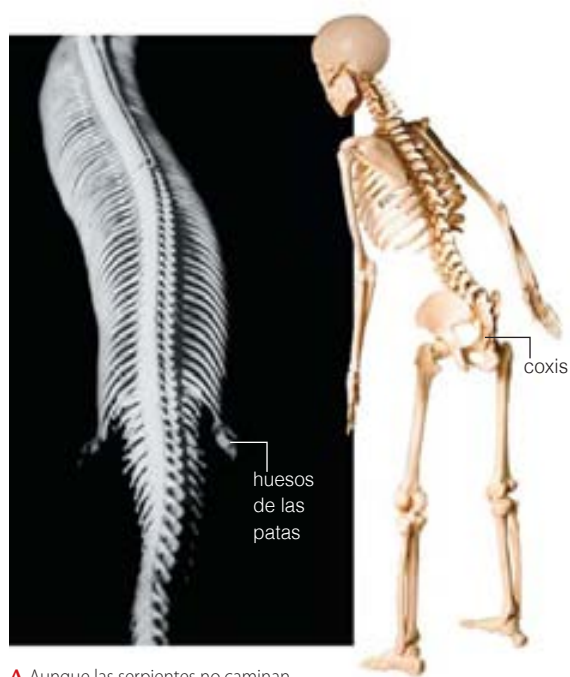
**C** Un avestruz, originario de África

**Figura 16.2** Especies relacionadas con apariencia semejante pero que son originarias de regiones geográficas distantes. Estos tres tipos de aves ratites se distinguen de las demás aves en varios caracteres, entre ellos sus largas y musculosas piernas y su incapacidad de volar.

Estas aves son incapaces de volar y corren a grandes velocidades sobre sus piernas largas y musculosas en diferentes pastizales localizados casi a la misma distancia del ecuador. Todas ellas levantan sus largos cuellos para identificar la presencia de depredadores. Wallace pensó que las características compartidas podían significar que estas tres aves descendían de un ancestro común (y estaba en lo correcto), pero no podía explicarse cómo habían terminado en distintos continentes.

Los naturalistas de aquellos tiempos también tuvieron problemas para clasificar organismos que eran muy similares en algunas características pero diferentes en otras. Por ejemplo, las plantas de la **figura 16.3** son nativas de diferentes continentes. Ambas especies habitan en desiertos en los que el agua escasea estacionalmente. Ambas tienen hileras de espinas que alejan a los herbívoros y almacenan agua en sus tallos anchos y carnosos. Sin embargo, sus partes reproductivas son muy distintas, lo que significa que estas plantas no están tan relacionadas como su apariencia lo sugiere.

Este tipo de observaciones son parte de la **morfología comparada**: la disciplina que estudia los planes corporales y las estructuras entre diferentes grupos de organismos. Los animales



**A** Aunque las serpientes no caminan, las pitones y las boas constrictoras tienen pequeños huesos de las patas.

**B** Los humanos, en cambio, utilizamos nuestras piernas, pero no nuestro coxis (huesos de cola).

**Figura 16.4 Animada** Partes vestigiales del cuerpo.

**biogeografía** Ciencia que estudia los patrones en la distribución geográfica de especies y comunidades.

**fósil** Evidencia física de un organismo que vivió en tiempos pasados.

**morfología o anatomía comparada** Disciplina que estudia los planes corporales y las estructuras entre los diferentes grupos de organismos.

**naturalista** Persona que observa la vida desde una perspectiva científica.

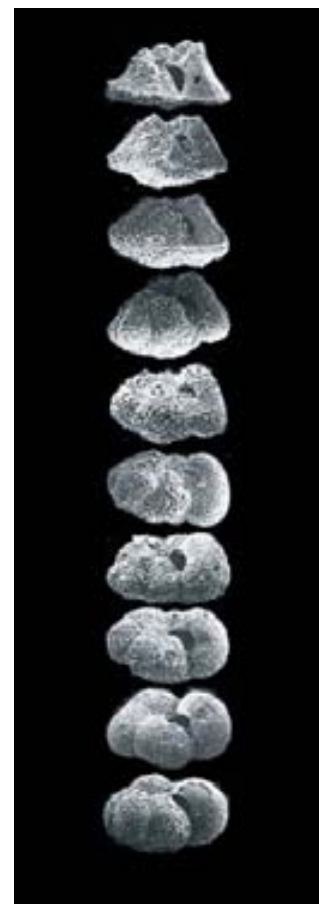
que son muy semejantes en su apariencia exterior pueden ser internamente muy distintos; por ejemplo, los peces y las marsopas. Otros que son muy distintos en su apariencia exterior pueden ser muy similares en su estructura interna. Por ejemplo, un brazo humano, la aleta de una marsopa, la pierna de un elefante y el ala de un murciélago tienen huesos internos que son comparables, como se explica en la sección 16.8.

En el siglo XIX, la morfología comparada reveló la existencia de algunas partes del cuerpo que no tenían función aparente. Esta idea aumentó la confusión de los naturalistas, pues de acuerdo a las creencias prevalecientes, cada especie había sido creada en un estado perfecto. Si era así, entonces ¿por qué existían partes del cuerpo tan inútiles como los huesos de piernas en las serpientes o los vestigios de una cola en los humanos (**figura 16.4**)?

Los fósiles también resultaron desconcertantes. Los **fósiles** son los restos o las huellas de un organismo que vivió en tiempos remotos, o dicho de otra forma, una evidencia física de la vida antigua. Los geólogos que mapean las formaciones rocosas expuestas por la erosión o por la explotación de canteras han descubierto secuencias idénticas de rocas en diferentes regiones del planeta. Los estratos más profundos contienen fósiles de vida marina simple. Arriba de ellos hay fósiles semejantes pero más complejos. Y en los estratos superiores, los fósiles todavía más complejos son más similares a las especies modernas. La imagen del lado *derecho* muestra un ejemplo de una serie de 10 fósiles de protistas con concha, cada una perteneciente a una capa sucesiva de rocas apiladas. ¿Qué significan estas secuencias?

Además, también han sido desenterrados algunos fósiles de animales extintos. Si los animales habían sido creados de manera perfecta, entonces ¿por qué se extinguieron?

En conjunto, los descubrimientos acumulados de la biogeografía, la morfología comparada y la geología no eran congruentes con las creencias prevalecientes en el siglo XIX. Si las especies no habían sido creadas en un estado perfecto (las especies extintas, las secuencias de fósiles y las partes “inútiles” del cuerpo implicaban que no lo eran), entonces quizá las especies sí cambiaban durante el transcurso del tiempo.



### Para repasar en casa ¿Cómo cambiaron nuestro pensamiento las observaciones sobre el mundo natural realizadas en el siglo XIX?

- Las múltiples observaciones sobre la naturaleza realizadas en el siglo XIX no coincidían con el sistema de pensamiento prevaleciente.
- Los descubrimientos acumulados derivados de la biogeografía, la morfología comparada y la geología condujeron a nuevas formas de pensamiento sobre el mundo natural.



- › En el siglo XIX, muchos eruditos observaron que la vida había cambiado durante el transcurso del tiempo y comenzaron a pensar en los mecanismos que habían causado el cambio.
- ◀ Vínculo a Pensamiento crítico y cómo funciona la ciencia 1.6

### Nuevas evidencias, viejas creencias

En el siglo XIX, los naturalistas se enfrentaron cada vez con más evidencias de las formas de vida en la Tierra, e incluso la Tierra misma, habían cambiado a través del tiempo. Alrededor de 1800, Georges Cuvier, un zoólogo y paleontólogo experto, intentaba darle sentido a la nueva información. Cuvier había observado cambios abruptos en el registro fósil y sabía que muchas especies fósiles ya no existían en su forma viviente. Con estas evidencias, Cuvier propuso una idea asombrosa: varias de las especies que alguna vez existieron ahora estaban extintas. Cuvier también sabía que existían evidencias que indicaban que la superficie de la Tierra había cambiado con el tiempo. Por ejemplo, había visto conchas marinas fosilizadas en las laderas de montañas muy alejadas de los mares modernos. Al igual que muchas otras personas de su tiempo, Cuvier suponía que la edad de la Tierra se encontraba en el intervalo de miles y no de millones de años. Entonces razonó que para explicar cambios como la elevación de los suelos marinos hacia las laderas de las montañas en un periodo tan corto, era necesaria la acción de fuerzas geológicas distintas a las actuales. Estos eventos catastróficos debían haber causado las extinciones, después de las cuales las especies sobrevivientes habían repoblado el planeta. La idea de Cuvier se conoce como **catastrofismo**. Ahora sabemos

que es incorrecta porque los procesos geológicos no han cambiado con el tiempo.

Otro erudito, Jean-Baptiste Lamarck, había reflexionado sobre los procesos que guiaban la **evolución** o los cambios en las líneas de descendencia. Una línea de descendencia también es conocida como **linaje**. Lamarck pensó que una especie mejoraba gradualmente a lo largo de las generaciones a consecuencia de un impulso inherente que la conducía hacia la perfección en la cadena del ser. El impulso era dirigido por un “fluido” contenido dentro de las partes del cuerpo que necesitaban perfeccionarse. La hipótesis de Lamarck decía que las presiones ambientales provocaban una necesidad interna de cambio en el cuerpo de un individuo y que los cambios resultantes eran heredados a la descendencia. Intenta utilizar la hipótesis de Lamarck para explicar por qué las jirafas tienen esos cuellos tan largos. Podrías llegar a pensar que algunos ancestros de cuello corto de las jirafas modernas estiraban sus cuellos para alimentarse de las hojas que se encontraban fuera del alcance de otros animales. Los continuos estiramientos del cuello debieron causar que éste se alargara un poco. Bajo la hipótesis de Lamarck, la descendencia de estos animales heredaría un cuello más largo y, tras varias generaciones de estirar el cuello para alcanzar las hojas más elevadas, se habría obtenido como resultado la jirafa que hoy conocemos. La hipótesis de Lamarck estaba en lo correcto acerca de la influencia de los factores ambientales sobre los caracteres de una especie, pero su descripción sobre cómo funcionaba la herencia era incompleta.

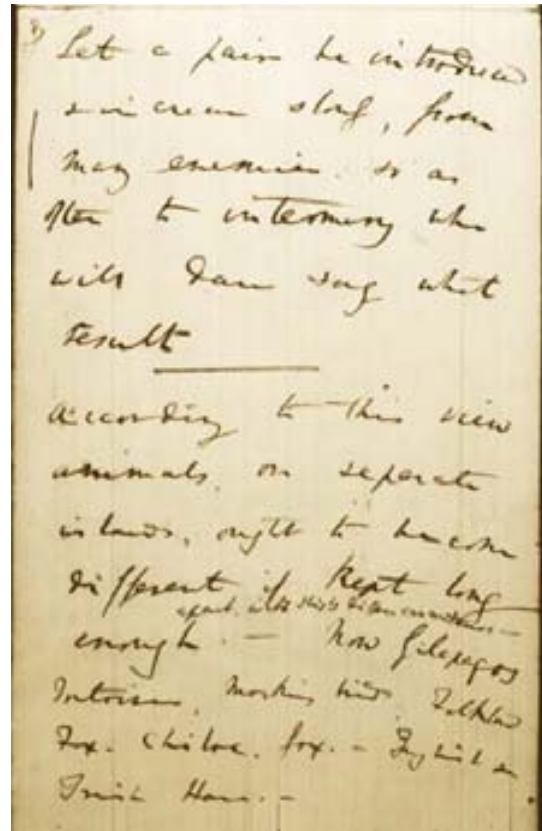
### Darwin y el HMS Beagle

En 1831, a los 22 años, Charles Darwin se preguntaba qué haría de su vida. Desde que tenía ocho años había deseado cazar, pescar, coleccionar conchas u observar insectos o aves. Deseaba hacer cualquier cosa para no estar sentado en la escuela. Después de su intento de estudiar medicina en la Universidad de Edimburgo, obtuvo el grado en teología por la Universidad de Cambridge. Sin embargo, durante toda la escuela Darwin pasó la mayor parte de su tiempo con miembros de su facultad y con otros estudiantes afines a la historia natural. El botánico John Henslow consiguió que Darwin se convirtiera en el naturalista a bordo del *Beagle*, un navío que se embarcó en una expedición hacia Sudamérica.

El *Beagle* zarpó hacia Sudamérica en diciembre de 1831 (figura 16.5). El joven que había aborrecido la escuela y que no tenía entrenamiento formal en la ciencia se convirtió rápidamente en un naturalista entusiasta. Durante el viaje de cinco años a bordo del *Beagle*, Darwin encontró muchos fósiles poco comunes. También observó diversas especies que habitaban en ambientes que iban desde las costas arenosas de islas remotas hasta las altas planicies de los Andes. Durante el viaje, Darwin leyó el primer volumen de un nuevo y popular libro, *Principios de geología*, escrito por Charles Lyell.

**Figura 16.5** El viaje del HMS *Beagle*. Con Darwin a bordo como el naturalista del barco, el buque (arriba) zarpó originalmente con la intención de explorar la costa de Sudamérica, pero terminó circunnavegando el globo durante un periodo de cinco años (abajo). Las observaciones detalladas de Darwin acerca de la geología, los fósiles, las plantas y los animales que encontró en la expedición cambiaron nuestra forma de pensar sobre la evolución.





**Figura 16.6** Izquierda, Charles Darwin. Del lado derecho, una página de las notas de 1836 de Darwin sobre la "Transmutación de las Especies", donde se lee: "Cuando una pareja se encuentra y se multiplica lentamente, en presencia de muchos enemigos, llega un punto en el cual nadie se atreverá a predecir el resultado de su descendencia. / De acuerdo con esta visión, los animales que habitan en islas separadas debieran volverse distintos si se mantienen apartados bajo circunstancias ligeramente diferentes. – Ahora tortugas de las Galápagos, pinzones, zorro de las Malvinas, zorro chileno, Liebre inglesa e irlandesa."

Lyell fue una de las personas que propusieron la que sería conocida como **teoría del uniformitarismo**, la idea de que el cambio gradual y repetitivo había dado forma a la Tierra. Durante muchos años, los geólogos habían estado analizando las areniscas, calizas y otros tipos de rocas formadas en los sedimentos acumulados en los lechos de los lagos, y en el fondo de los ríos y los océanos. Estas rocas contenían evidencias que sugerían que los procesos graduales del cambio geológico eran los mismos en el presente que los que operaron en el pasado distante.

La teoría del uniformitarismo sostenía que las catástrofes eran eventos raros y que no eran necesarios para explicar la superficie de la Tierra. Día con día, a lo largo de grandes periodos y de forma gradual, los procesos geológicos como la erosión podrían haber esculpido el paisaje de la Tierra. La teoría desafió las creencias

**catastrofismo** Hipótesis, ahora abandonada, que postula que fuerzas geológicas catastróficas, distintas de las que actúan en el presente, dieron forma a la superficie de la Tierra.

**evolución** Cambio en una línea de descendencia.

**linaje** Línea de descendencia.

**teoría del uniformitarismo** Idea que plantea que los procesos graduales y repetitivos ocurridos a lo largo del tiempo le han dado forma a la superficie de la Tierra.

prevalcientes que calculaban la edad de la Tierra en 6000 años. Para los naturalistas de aquel tiempo, las personas habían registrado todo lo ocurrido durante esos 6000 años y en todo el tiempo nadie había visto evolucionar a las especies. Sin embargo, según los cálculos de Lyell, debió haber tomado millones de años para que la superficie de la Tierra tuviera la forma actual. Las ideas de Lyell le dieron a Darwin el contexto sobre la historia geológica de las regiones que encontraría durante su viaje. ¿Millones de años eran suficientes para que las especies evolucionaran? Darwin pensó que sí (figura 16.6).

### Para repasar en casa ¿De qué manera las nuevas evidencias modificaron la forma de pensar de las personas del siglo XIX sobre la historia de la vida?

- En el siglo XIX, los fósiles y otras evidencias condujeron a algunos naturalistas a proponer que la Tierra y las especies que habitaban en ella cambiaban durante el tiempo. Los naturalistas también comenzaron a cuestionar la edad de la Tierra que se había calculado.
- Las observaciones detalladas que Darwin realizó sobre la naturaleza durante los cinco años de su expedición alrededor del mundo cambiaron sus ideas sobre cómo ocurría la evolución.

- › Las observaciones de Darwin acerca de las especies de diferentes partes del mundo facilitaron su comprensión sobre las fuerzas que guían la evolución.
- ◀ Vínculo a Alelos y caracteres 13.2

### Huesos antiguos y armadillos

Darwin envió a Inglaterra los miles de especímenes que colectó durante su viaje. Entre ellos se encontraban algunos fósiles de gliptodontes de Argentina. Estos mamíferos con armadura están extintos ahora, pero tienen muchos caracteres en común con los armadillos modernos (figura 16.7). Por ejemplo, los armadillos habitan sólo en lugares en donde alguna vez habitaron los gliptodontes. Al igual que los gliptodontes, los armadillos tienen cascos y armaduras protectoras conformadas por placas óseas poco comunes. ¿Los caracteres compartidos por gliptodontes y armadillos podrían significar que los gliptodontes fueron parientes antiguos de los armadillos? De ser así, sería posible que los caracteres del ancestro común cambiaran en la línea de descendencia que condujo a los armadillos. Pero ¿por qué ocurrían esos cambios?

### Concepto clave: la variación en los caracteres

De regreso a Inglaterra, Darwin evaluó sus notas y los ejemplares fósiles. También leyó un ensayo escrito por uno de sus contemporáneos, el economista Thomas Malthus. Malthus había correlacionado el aumento del tamaño de la población con la hambruna,

las enfermedades y las guerras. Propuso que los humanos se quedarían sin alimento, espacio para la vivienda y otros recursos porque tendían a reproducirse más allá de la capacidad que tenía el ambiente para sostenerlos. Cuando eso pasaba, los individuos de una población tenían dos opciones: competir con los otros por los recursos limitados o desarrollar tecnologías para aumentar su productividad. Darwin comprendió que las ideas de Malthus tenían aplicaciones más amplias: todas las poblaciones, no sólo las humanas, debían tener la capacidad de reproducir más individuos de los que su ambiente puede sostener.

Darwin también sabía que los individuos de una especie no eran idénticos entre sí, sino que tenían caracteres en común pero también variaban en tamaño, color y otras características. Observó muchas variaciones de este tipo entre las especies aisladas de pinzones que habitaban en las islas del archipiélago de las Galápagos. Esta cadena de islas se localiza a 900 kilómetros de Sudamérica sobre el mar abierto. Darwin notó que la mayoría de las especies que habitaban en ellas habían estado aisladas durante un largo tiempo.

Darwin también tenía conocimiento sobre la **selección artificial**, el proceso mediante el cual los humanos escogían caracteres que ellos favorecían en las especies domésticas. Por ejemplo, le eran familiares las enormes variaciones en los caracteres que los criadores de perros y caballos habían producido durante la reproducción selectiva. Reconoció que un ambiente podría seleccionar de manera similar los caracteres que hacían a los individuos de una población más aptos en un ambiente particular.

Los pinzones que habitaban en islas individuales de las Galápagos se asemejaban a las especies que Darwin observó en Sudamérica, pero varias de ellas tenían caracteres únicos que las adaptaban al hábitat particular de su isla. Darwin pensó que el tener una versión particular de un carácter variable podría proporcionarles alguna ventaja a ciertos individuos en la competencia con los demás miembros de su especie. El carácter debería potenciar la habilidad del individuo para reproducirse en su ambiente particular. Darwin notó que en cualquier población, algunos individuos tienen caracteres que los hacen mejor adaptados a su ambiente que otros. En otras palabras, la **adecuación** de los individuos de una población natural es variable. La adecuación se define como el grado de adaptación de un individuo en un ambiente específico y se cuantifica por su contribución genética relativa a las generaciones futuras. Un carácter que potencia la adecuación de un individuo es denominado **adaptación** evolutiva o **carácter adaptativo**.

**Figura 16.7** Parientes lejanos. **A** Un armadillo moderno de casi 30 centímetros de longitud. **B** Fósil de un gliptodonte, un mamífero del tamaño de un automóvil que vivió entre 2 millones y 15 000 años atrás.

Los gliptodontes y los armadillos están separados en el tiempo, pero comparten la misma distribución geográfica restringida y algunos caracteres poco comunes, como una armadura y un casco de queratina cubiertos por placas óseas de un material similar a la piel de los cocodrilos y las lagartijas. (El fósil de **B** carece de casco.) Sus características únicas compartidas fueron una pista que ayudó a Darwin en el desarrollo de la teoría de la evolución natural por medio de la selección natural.







**Figura 16.8** Alfred Wallace, codescubridor de la selección natural.

Durante varias generaciones, los individuos con más caracteres adaptativos tienden a sobrevivir mayor tiempo y a reproducirse en mayor cantidad que sus competidores. Darwin entendió que este proceso, el cual llamó **selección natural**, podría ser el mecanismo de la evolución. Si un individuo tuviera un carácter distinto que lo adaptara mejor a un ambiente, entonces tendría más probabilidades de sobrevivir. Si un individuo está mejor adaptado para sobrevivir, entonces tendrá mayores oportunidades de vivir el tiempo necesario para reproducirse. Si los individuos que portan un carácter adaptativo heredable producen más descendencia que aquellos que no lo tienen, entonces la frecuencia de dicho carácter tenderá a aumentar en las poblaciones durante las generaciones sucesivas. La **tabla 16.1** resume este razonamiento en términos modernos.

### Las grandes mentes piensan igual

Darwin escribió sus ideas sobre la selección natural, pero esperó 10 años antes de publicarlas. Mientras tanto, Alfred Wallace, quien había estudiado la vida silvestre en la cuenca del Amazonas y en el Archipiélago Malayo, escribió un ensayo y se lo envió a Darwin para saber su opinión al respecto. El ensayo de Wallace postulaba que la evolución ocurría por medio de la selección natural, la misma teoría que se había planteado Darwin. Años atrás, Wallace había escrito cartas a Darwin y a Lyell sobre los patrones en la distribución geográfica de las especies que había observado; él también había establecido algunas conexiones. Actualmente Wallace es conocido como el padre de la biogeografía (**figura 16.8**).

**adaptación (carácter adaptativo)** Carácter heredable que aumenta la adecuación de un individuo.

**adecuación** Grado de adaptación a un determinado ambiente; se mide por la contribución genética relativa de un individuo a las generaciones futuras.

**selección artificial** Reproducción selectiva de animales realizada por los humanos.

**selección natural** Proceso en el cual las presiones ambientales causan una sobrevivencia y una reproducción diferencial de los individuos de una población, los cuales varían en los detalles de algunos caracteres heredables compartidos.

### Tabla 16.1 Principios de selección natural

#### Observaciones acerca de las poblaciones

- Las poblaciones naturales tienen una capacidad reproductiva inherente para aumentar su tamaño durante el curso del tiempo.
- Conforme el tamaño de una población aumenta, los recursos utilizados por estos individuos (como el alimento y el espacio habitable) se vuelven tarde o temprano limitados.
- Cuando los recursos son limitados, los individuos de una población deben competir por ellos.

#### Observaciones acerca de la genética

- Los individuos de una especie comparten ciertos caracteres.
- Los individuos de una población natural varían en los detalles de dichos caracteres compartidos.
- Los caracteres compartidos tienen un fundamento hereditario, en los genes. Los alelos (formas ligeramente distintas de un gen) surgen por medio de mutaciones.

#### Inferencias

- Una forma determinada de un carácter compartido puede provocar que su portador tenga más oportunidades de sobrevivir.
- Los individuos de una población que son más capaces de sobrevivir tienden a dejar mayor descendencia.
- Por lo tanto, un alelo asociado con un carácter adaptativo tiende a volverse más común entre una población a lo largo del tiempo.

En 1858, tan sólo unas semanas después de que Darwin recibiera el ensayo de Wallace, la teoría de la evolución por medio de la selección natural fue presentada en una reunión científica. Tanto Darwin como Wallace fueron reconocidos como los autores de la teoría. Wallace porque seguía realizando trabajo de campo y no se enteró de la reunión a la que Darwin no asistió. El siguiente año, Darwin publicó *El origen de las especies*, en el cual expuso evidencias detalladas que apoyan la teoría de la selección natural. Aunque muchos estudiosos habían aceptado anteriormente la idea de la descendencia con modificación o evolución, existía un debate muy intenso sobre la selección natural. Tuvieron que pasar décadas para que la evidencia experimental del campo de la genética condujera a su aceptación general entre la comunidad científica.

Como verás en lo que resta de este capítulo, la teoría de la evolución por medio de la selección natural es apoyada por el registro fósil y, al mismo tiempo, la selección natural ayuda a explicar algunas características del registro fósil, como las similitudes en forma, función y bioquímica de los organismos vivos.

### Para repasar en casa ¿Qué es la selección natural?

- La selección natural es un proceso en el cual los individuos de una población, que varían en los detalles de caracteres compartidos, sobreviven y se reproducen con diferente grado de éxito como resultado de las presiones ambientales.
- Se dice que los caracteres favorecidos por la selección natural son adaptativos. Un carácter adaptativo aumenta la probabilidad de que los individuos que lo portan sobrevivan y se reproduzcan.



## 16.5 Fósiles: evidencia de vida antigua

› Los fósiles son restos o huellas de organismos que vivieron en el pasado. El registro fósil contiene pruebas sobre la evolución de la vida.

◀ Vínculo a Radioisótopos 2.2

Aun antes de la época de Darwin, los fósiles eran reconocidos como una evidencia petrificada de las formas de vida tempranas. La mayoría de los fósiles son huesos, dientes, conchas, semillas,



esporas u otras partes duras del cuerpo que se han mineralizado. Los rastros, o huellas y otras impresiones, nidos, madrigueras, cascarnes de huevo o heces (izquierda), son evidencia de las actividades de los organismos.



**A** Un *Elomeryx* de hace 30 millones de años. Este pequeño mamífero terrestre era un miembro del orden de los artiodáctilos, que dio origen a hipopótamos, cerdos, venados, ovejas, vacas y ballenas.



**B** El *Rodhocetus*, una ballena ancestral que vivió hace 47 millones de años. Sus huesos distintivos del tobillo indican una conexión con los miembros del orden de los artiodáctilos.



**C** *Dorudon atrox*, una ballena ancestral que vivió hace aproximadamente 37 millones de años. Sus huesos del tobillo, similares a los miembros del orden de los artiodáctilos, eran muy pequeños para soportar el peso de este enorme cuerpo en la tierra, por lo tanto, estos mamíferos debieron haber sido completamente acuáticos.



**D** Los cetáceos modernos como los cachalotes tienen huesos remanentes de una pelvis y una pata, pero no de un tobillo.

**Figura 16.9** Relaciones en el linaje antiguo de las ballenas. Es muy probable que los ancestros de las ballenas caminaron en tierra. Su cráneo y su mandíbula inferior de cetáceos (entre los que se incluyen ballenas, delfines y marsopas) tienen características distintivas que están también presentes en antiguos animales terrestres carnívoros. Las comparaciones de las secuencias de ADN sugieren que aquellos animales probablemente pertenecían al orden de los artiodáctilos, animales con pezuñas de dos o cuatro dedos en cada pata. Los huesos del tobillo de *Rodhocetus* y *Dorudon* indican que probablemente fueron una ramificación del linaje artiodáctilo hacia las ballenas modernas mientras transitaban de regreso a la vida acuática. La fotografía compara los huesos del tobillo de un *Rodhocetus* (izquierda) con los de un artiodáctilo moderno, el antílope americano (derecha).



El proceso de fosilización comienza cuando un organismo o sus rastros son cubiertos por sedimentos o cenizas volcánicas. El agua se filtra al interior de los restos, acompañada de los iones metálicos y otros compuestos inorgánicos disueltos, los cuales sustituyen gradualmente a los minerales que forman los huesos y otros tejidos duros. Los sedimentos que se acumulan sobre los restos ejercen una presión que aumenta con la acumulación gradual de sedimentos. Después de un tiempo muy largo, la presión y el proceso de mineralización transforman los restos en roca.

La mayoría de los fósiles han sido encontrados en capas de rocas sedimentarias como la lutita, la arenisca y el esquisto. Estas rocas se forman por el transporte del limo, arena, ceniza volcánica y otros materiales desde la superficie terrestre hacia el mar. Las partículas minerales de los materiales se acumulan en los suelos oceánicos formando estratos horizontales que varían en grosor y composición. Después de cientos de millones de años, las capas de sedimentos se compactan en estratos de roca.

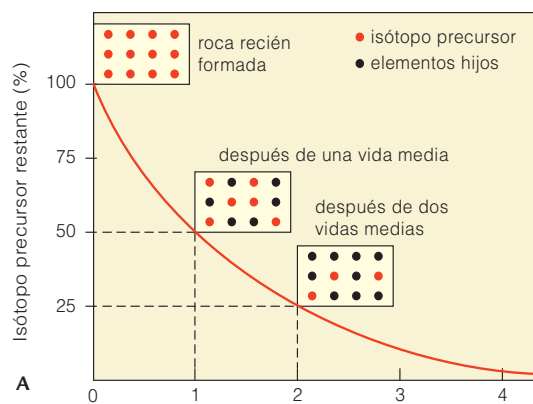
Los paleontólogos actuales estudian los estratos de roca sedimentaria para entender el contexto histórico de los fósiles que encuentran en ellas. Normalmente, los estratos más profundos fueron los primeros en formarse y los más cercanos a la superficie son los de más reciente formación. Por lo tanto, las capas más profundas de roca sedimentaria contienen los fósiles más antiguos. La composición y el grosor de cada estrato en relación con las demás, es una clave sobre los eventos locales y globales que ocurrieron durante su formación. Por ejemplo, los estratos de roca sedimentaria depositados durante las eras de hielo son más delgados que las otras capas. ¿Por qué? Porque enormes volúmenes de agua se congelaron y permanecieron encerrados en glaciares durante las eras de hielo. Como consecuencia, los ríos se secaron y la sedimentación se redujo notablemente. Cuando los glaciares se derritieron, la sedimentación se reanudó y las capas de sedimentos se engrosaron.

### Registro fósil

Actualmente existen fósiles de más de 250 000 especies distintas. Considerando la biodiversidad actual, deben existir muchos millones más, pero nunca sabremos nada sobre ellos. ¿Por qué no?

Las probabilidades están en contra de hallar evidencia de una especie extinta porque los fósiles son relativamente raros. La gran mayoría de las veces los restos de un organismo son destruidos por los carroñeros o simplemente decaen. Los materiales orgánicos se descomponen en presencia de oxígeno, por lo que los remanentes sólo pueden perdurar si están atrapados en un material que excluya el aire, como la savia, la brea, el hielo o el fango. Los restos que son fosilizados suelen ser deformados, aplastados o dispersados por la erosión y otros agentes geológicos. Para que el fósil de una especie extinta sea descubierto, al menos un espécimen debió ser enterrado antes de descomponerse o de que otro organismo se lo comiera. El sitio donde fue enterrado debió escapar de eventos geológicos destructivos y tuvo que ser un lugar suficientemente accesible para ser encontrado.

A pesar de estos retos, el registro fósil es bastante amplio para ayudarnos a reconstruir patrones en la historia de la vida. Hemos encontrado evidencia fósil de la historia evolutiva de muchas especies (figura 16.9).



**Figura 16.10 Animada** Datación radiométrica. **A** La vida media de un isótopo es el tiempo que transcurre para que la mitad de los átomos radiactivos en una muestra decaigan.

**B–D** El empleo de la radiometría para determinar la edad de un fósil. El carbono 14 ( $^{14}\text{C}$ ) es un isótopo radiactivo del carbono que decae hacia nitrógeno. Se forma en la atmósfera y se combina con el oxígeno formando  $\text{CO}_2$ , el cual entra en la cadena alimenticia por la vía de la fotosíntesis.

» **Adivina:** ¿Cuánto resta de un radioisótopo cuando ha transcurrido el tiempo equivalente a dos vidas medias? Respuesta: 25 por ciento



**B** Hace mucho tiempo, cantidades traza de  $^{14}\text{C}$  y mucho más de  $^{12}\text{C}$  se incorporaron en los tejidos de un *Nautilus*. Los átomos de carbono formaban parte de moléculas orgánicas de las que se alimentaba el *Nautilus*. El  $^{12}\text{C}$  es estable pero el  $^{14}\text{C}$  decae; sin embargo, la proporción de los dos isótopos en los tejidos del *Nautilus* es la misma. ¿Por qué? Porque mientras el *Nautilus* vivía, continuaba ingiriendo alimento, por lo que obtenía ambos tipos de átomos de carbono en la misma proporción.



**C** Cuando el *Nautilus* murió, dejó de alimentarse, por lo que su cuerpo dejó de obtener carbono. Los átomos de  $^{12}\text{C}$  de su cuerpo eran estables, pero los átomos de  $^{14}\text{C}$  (representados como puntos rojos) decayeron gradualmente hacia átomos de nitrógeno. Por lo tanto, con el transcurso del tiempo, la cantidad de  $^{14}\text{C}$  disminuyó en relación con la cantidad de  $^{12}\text{C}$ . Después de 5370 años, la mitad del  $^{14}\text{C}$  había decaído.



**D** Cuando descubren un fósil, los paleontólogos cuantifican su contenido de átomos de  $^{14}\text{C}$  y de  $^{12}\text{C}$ . La proporción de estos números se utiliza para calcular el número de vidas medias transcurridas y por lo tanto, el tiempo que ha pasado desde que el organismo murió. Por ejemplo, si la proporción de  $^{14}\text{C}$  a  $^{12}\text{C}$  es un octavo de la proporción presente en un organismo vivo, entonces sabemos que han transcurrido tres vidas medias ( $(\frac{1}{2})^3$ ) desde que el *Nautilus* murió. Tres vidas medias del  $^{14}\text{C}$  equivalen a 16 110 años.

## Datación radiométrica

Debes recordar, de la sección 2.2, que un radioisótopo es la forma de un elemento con un núcleo inestable. Los átomos de un radioisótopo se convierten en átomos de otros elementos conforme su núcleo se desintegra. Los productos predecibles que se forman por este decaimiento se conocen como elementos hijos.

El decaimiento radiactivo no es influido por la temperatura, la presión, el tipo de enlaces químicos ni por la humedad, sino que depende únicamente del tiempo. Por lo tanto, al igual que el tic tac de un reloj perfecto, cada tipo de radioisótopo decae a una tasa constante. El tiempo que transcurre para que la mitad de los átomos del radioisótopo decaigan se llama **vida media** (figura 16.10A). Por ejemplo, el uranio 238 radiactivo decae hacia torio 234, el cual a su vez decae en algo más, y así sucesivamente, hasta que después de 4500 millones de años el uranio 238 se convierte en plomo 206.

La predictibilidad del decaimiento radiactivo se puede utilizar para determinar la edad de una roca volcánica, es decir, el momento en el cual se formó. La roca que se encuentra en el interior de la Tierra está a temperaturas muy altas y, por lo tanto, fundida; por ello los átomos se mezclan continuamente en la roca. Cuando esta roca alcanza la superficie, se enfría y endurece. Conforme la roca se enfría, cristalizan los minerales que la conforman. Cada tipo de mineral tiene una composición y una estructura característica. Por ejemplo, el zircón está conformado principalmente por arreglos ordenados de moléculas de silicato de zirconio ( $\text{ZrSiO}_4$ ). Algunas

de las moléculas en un cristal de zircón tienen átomos de uranio en lugar del zirconio, pero éste nunca es sustituido por átomos de plomo. Por lo tanto, los cristales recién formados de zircón, que se forman por el enfriamiento de una roca fundida, no contienen plomo. Sin embargo, el uranio sí decae hacia plomo a una tasa predecible. Por lo tanto, durante el transcurso del tiempo los átomos de uranio desaparecerán de un cristal de zircón y en su lugar se acumularán átomos de plomo. La proporción de átomos de uranio y de plomo se puede medir de manera precisa. Dicha proporción puede utilizarse para calcular hace cuánto tiempo se formó el cristal, es decir, su edad.



zircón

Acabamos de describir la **datación radiométrica**, un método que puede revelar la edad de un material al medir su contenido de un radioisótopo particular y de sus elementos hijos. La roca más antigua que se conoce en la Tierra es un pequeño cristal de zircón australiano, el cual se calcula que tiene 4404 millones de años.

Algunos fósiles recientes que todavía contienen carbón pueden fecharse a partir de su contenido de carbono 14 (figura 16.10B–D). La mayor parte del  $^{14}\text{C}$  en un fósil decae después de 60 000 años. La edad de fósiles más antiguos que eso sólo puede estimarse determinando la edad de las rocas volcánicas que yacen debajo y por encima de ellos.

**datación o fechación radiométrica** Método para estimar la edad de una roca o un fósil al cuantificar el contenido y proporciones de un radioisótopo y sus elementos hijos.

**vida media** Tiempo que debe transcurrir para que la mitad de la cantidad original de un radioisótopo decaiga.

### Para repasar en casa ¿Qué son los fósiles?

- » Los fósiles son evidencia de un organismo que vivió en un pasado remoto, un registro histórico de vida petrificada.
- » Los investigadores utilizan el decaimiento predecible de los radioisótopos para estimar la edad de fósiles y rocas.

## 16.6 Poner el tiempo en perspectiva

- Las transiciones en el registro fósil son fronteras entre grandes periodos en la escala geológica del tiempo.

La datación radiométrica y los fósiles nos permiten reconocer secuencias similares de los estratos de rocas sedimentarias alrededor del mundo. Las transiciones entre los estratos marcan las fronteras entre grandes intervalos de la **escala geológica del**

**tiempo**, la cual es una cronología de la historia de la Tierra (figura 16.11). La composición de cada estrato ofrece pistas sobre las condiciones de la Tierra durante el tiempo en el cual se depositaron. Los fósiles localizados en estratos determinados son un registro de la vida presente en ese periodo particular de tiempo.

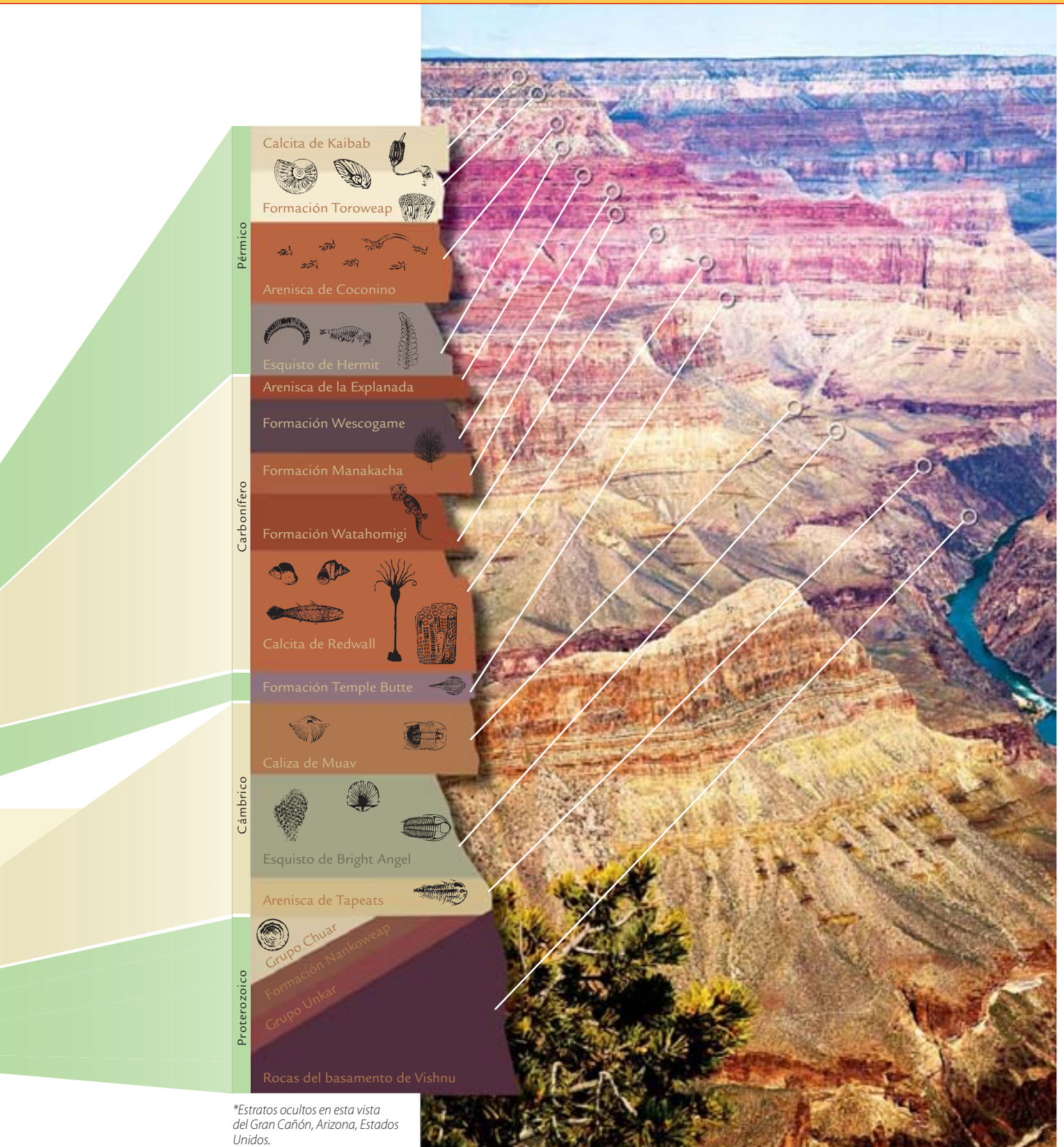
**escala geológica del tiempo** Cronología de la historia de la Tierra.

Eón	Era	Periodo	Época	m.a.	Principales eventos geológicos y biológicos	
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Reciente	0.01	Evolución de los humanos modernos. Un evento mayor de extinción está en marcha.	
			Pleistoceno	1.8		
		Terciario	Plioceno	5.3		Las regiones tropicales y subtropicales se extendieron hacia los polos. El clima se enfría; emergen bosques secos y pastizales. Radiación adaptativa de mamíferos, insectos y aves.
			Mioceno	23.0		
			Oligoceno	33.9		
			Eoceno	55.8		
	Mesozoico	Cretácico	Tardío	65.5	◀ <b>Evento de extinción masiva</b> , probablemente causado por el impacto de un asteroide. Extinción masiva de todos los dinosaurios y de muchos organismos marinos.	
			Temprano	99.6	Clima muy caluroso. Los dinosaurios continúan dominando. Aparecen los actuales grupos de insectos (abejas, mariposas, termitas, hormigas y herbívoros como los áfidos y los grillos). Surgen las plantas con flor y se convierten en las plantas terrestres dominantes.	
		Jurásico	145.5	Era de los dinosaurios. Vegetación exuberante; abundan las gimnospermas y los helechos. Aparecen las aves. Se divide el supercontinente Pangea.		
		Triásico	199.6	◀ <b>Evento de extinción masiva</b> Recuperación de la extinción ocurrida al final del Pérmico. Aparecen muchos grupos nuevos, incluyendo tortugas, dinosaurios, pterosaurios y mamíferos.		
		Paleozoico	Pérmico	251	◀ <b>Evento de extinción masiva</b> Se forman el supercontinente Pangea y el océano mundial. Radiación adaptativa de las coníferas. Aparecen las cícadas y los ginkgos. Clima relativamente seco que conduce a la selección de las gimnospermas e insectos, como escarabajos y moscas, mejor adaptados.	
			Carbonífero	299	El alto nivel de oxígeno en la atmósfera favorece el desarrollo de artrópodos gigantes. Dominan las plantas que liberan esporas. Edad de los grandes árboles de licopodiofitas; se forman extensos bosques de carbón. Evolución del oído en anfibios; el pene evoluciona en los primeros reptiles (la vagina evolucionará después, y sólo en los mamíferos).	
	359			◀ <b>Evento de extinción masiva</b> Aparecen los tetrápodos terrestres. La explosión de la diversidad vegetal conduce a las formas arbóreas, los bosques y muchos grupos nuevos de plantas, incluyendo licopodiofitas, helechos con hojas complejas y plantas con semilla.		
	Silúrico		416	Radiaciones de invertebrados marinos. Primera aparición de hongos terrestres, plantas vasculares, peces óseos y quizá animales terrestres (milípedos, arañas).		
	Ordovícico	443	◀ <b>Evento de extinción masiva</b> Periodo mayor de especiación. Aparecen las primeras plantas, los primeros peces y los primeros corales formadores de arrecifes. Gondwana se desplaza hacia el Polo Sur y se vuelve extremadamente frío.			
	Cámbrico	488	La Tierra se descongela. Explosión de la diversidad animal. Aparecen (en los océanos) los principales grupos de animales. Evolucionan los trilobites y los organismos con concha.			
Proterozoico			542	El oxígeno se acumula en la atmósfera. Origen del metabolismo aerobio. Origen de las células eucariotas y posteriormente de los protistas, hongos, plantas y animales. Evidencia de que la Tierra estuvo prácticamente congelada tras una serie de eras glaciales globales en un periodo que abarcó de 750 a 600 m.a.		
Arqueano y anteriores			2500	3800-2500 m.a. Origen de las bacterias y las arqueas. 4600-3800 m.a. Origen de la corteza terrestre, primera atmósfera, primeros mares. La evolución química y molecular condujo al origen de la vida (desde protocélulas hasta células anaerobias simples).		

**Figura 16.11 Animada** La escala geológica del tiempo y su correlación con las rocas sedimentarias expuestas por la erosión en el Gran Cañón, Estados Unidos. **A** Las transiciones entre cada estrato indican grandes periodos en la historia de la Tierra (aunque no en la misma escala). La abreviación m.a. significa millones de años. Las fechas fueron determinadas en el 2007 por la Comisión Internacional de Estratigrafía.

**B** Podemos reconstruir algunos de los eventos en la historia de la vida al estudiar las evidencias rocosas en los diferentes estratos. Los triángulos rojos señalan periodos en los que ocurrieron extinciones masivas. "Primera aparición" se refiere a la aparición en el registro fósil y no necesariamente a la primera aparición en la Tierra; con frecuencia se descubren fósiles que son mucho más antiguos que los especímenes descubiertos anteriormente.





\*Estratos ocultos en esta vista del Gran Cañón, Arizona, Estados Unidos.

**C** Cada estrato de rocas tiene una composición y un conjunto de fósiles que reflejan los eventos ocurridos durante su deposición. Por ejemplo, la arenisca de Coconino, que se extiende desde California hasta Montana, está formada básicamente por capas de arena. Las marcas de las ondulaciones de la arena y las huellas de reptiles son los únicos fósiles en este estrato. Muchos piensan que son la evidencia de un extenso desierto, similar al desierto del Sahara actual.

### Para repasar en casa ¿Qué es la escala geológica del tiempo?

► La escala geológica del tiempo es una cronología de la historia de la Tierra que correlaciona los eventos geológicos y biológicos ocurridos en el pasado remoto.



## 16.7 Deriva continental y formación de mares

► Durante miles de millones de años, el desplazamiento de las capas externas de la Tierra ha modificado la distribución de los continentes, la atmósfera y los océanos, con profundas consecuencias sobre la evolución de la vida.

El viento, el agua y otras fuerzas naturales han esculpido la superficie de la Tierra, pero son sólo una parte de la visión completa del cambio geológico. La Tierra misma también cambia de manera considerable. Por ejemplo, las costas atlánticas de Sudamérica y África parecen “embonar” como las piezas de un rompecabezas. Una teoría postula que todos los continentes que existen en la actualidad alguna vez formaron parte de un solo supercontinente llamado **Pangea**, el cual se dividió en fragmentos que se desplazaron de manera independiente. Esta idea explica por qué el mismo tipo de fósiles se encuentran en roca sedimentaria a ambos lados del Océano Atlántico.

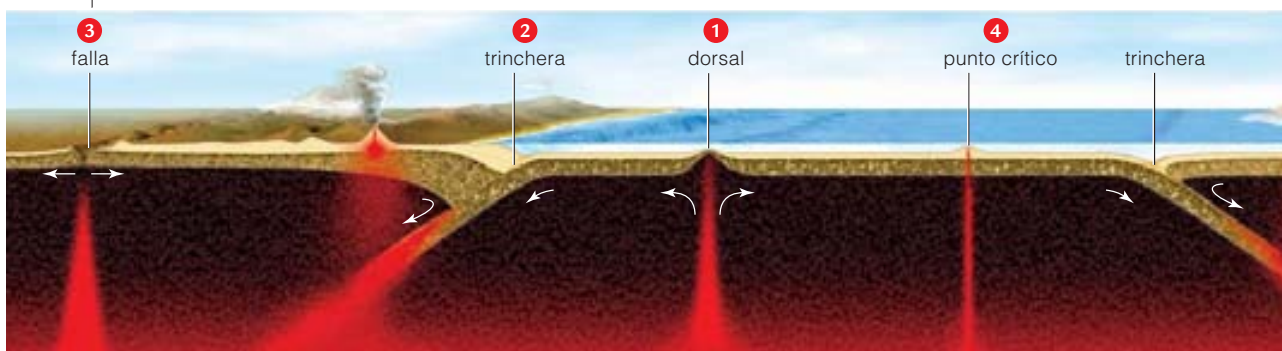
En un inicio, la comunidad científica rechazó esta teoría conocida como la deriva continental. La simple idea de que los

continentes se desplazaran sobre la superficie de la Tierra parecía imposible. Nadie sabía que ese tipo de movimientos ocurrieran. Sin embargo, gradualmente aparecieron las evidencias que apoyarían este modelo. Por ejemplo, las corrientes convectivas que ocurren en el interior de la Tierra desplazan la roca fundida hacia la superficie, donde se solidifica. Algunos minerales rocosos ricos en hierro se vuelven magnéticos cuando se solidifican debido a que sus polos magnéticos están alineados con el polo de la Tierra. Si los continentes no se hubieran movido nunca, todos los campos magnéticos de estas rocas antiguas estarían alineados de norte a sur, como la aguja de una brújula. De hecho, los polos magnéticos de las formaciones rocosas sí están alineados, pero no de norte a sur. Los polos de las formaciones rocosas de distintos continentes apuntan en diferentes direcciones. Esto quiere decir que el eje del polo magnético de la Tierra ha experimentado varios cambios importantes o que los continentes se desplazan. Los exploradores de las profundidades marinas también han descubierto que los fondos marinos no son estáticos ni carentes de rasgos definitivos, como se pensaba antes.



**Figura 16.12 Animada** La tectónica de placas. Enormes placas de la capa más externa de la Tierra se desplazan lentamente apartándose y chocando en forma continua. El movimiento de las placas transporta los continentes alrededor del globo. La configuración actual de las placas se muestra en el apéndice VIII.

- 1 En las dorsales oceánicas, las corrientes convectivas de roca fundida que se forman en el interior de la Tierra conducen el movimiento de las placas tectónicas. La corteza recién formada en la superficie se propaga hacia el exterior, forzando a las placas tectónicas adyacentes a alejarse de la dorsal y atrincherándolas en otros lugares.
- 2 En las trincheras, los límites de las placas que se desplazan se entierran bajo una placa adyacente y la sacuden.
- 3 Las fallas son rupturas en la corteza de la Tierra, localizadas en los sitios donde se encuentran dos placas tectónicas. El diagrama muestra un tipo de falla conocido como grietas o *rift*, en las cuales las placas se desplazan hacia lados opuestos, apartándose una de la otra. La fotografía aérea del lado izquierdo muestra alrededor de 4.2 kilómetros de la Falla de San Andrés, la cual se extiende a lo largo de 1300 km a través del estado de California, Estados Unidos. Esta falla es un límite entre dos placas tectónicas que se deslizan de manera lateral.
- 4 Las corrientes convectivas de roca fundida fragmentan una placa tectónica en sitios conocidos como “puntos calientes”. Las islas hawaianas se han formado a partir de roca fundida que continúa haciendo erupción desde un punto caliente localizado debajo de la placa tectónica del Pacífico.





A 420 m.a.

B 237 m.a.

C 152 m.a.

D 65.5 m.a.

E 14 m.a.

**Figura 16.13** Una serie de reconstrucciones de la deriva continental. **A** El supercontinente Gondwana (*amarillo*) comenzó a fragmentarse en el Silúrico. **B** El supercontinente Pangea, formado durante el Triásico, **C** comenzó a fragmentarse en el Jurásico. **D** El límite K-T. **E** Los continentes alcanzaron su configuración actual durante el Mioceno.

A través de miles de kilómetros en el suelo marino, se extienden inmensas dorsales (figura 16.12). Las corrientes convectivas que ocurren al interior de la Tierra, junto con la roca fundida que brota desde las dorsales, empujan el suelo marino antiguo hacia direcciones opuestas 1. Posteriormente, la roca fundida se enfría y endurece para formar un nuevo suelo oceánico. En otras regiones, el suelo marino antiguo se entierra en profundas trincheras 2.

Estos descubrimientos convencieron a los escépticos. Finalmente existían mecanismos plausibles que explicaran la deriva continental, conocida ahora como **tectónica de placas**. Según esta teoría, la capa más externa de la Tierra (relativamente delgada) está fragmentada en inmensas placas, como el cascarón fragmentado de un huevo gigante. Las corrientes convectivas y la roca fundida que emana desde una dorsal debajo del océano, o desde una grieta continental, empuja la roca antigua de una de las placas hacia una trinchera en el lado opuesto. El movimiento es similar al de un cinturón gigante sobre el que se transportan continentes hacia nuevas ubicaciones. Cada placa se mueve menos de 10 centímetros por año, la mitad de la velocidad con la que crecen las uñas de los dedos de tus pies, pero la suficiente para que un continente dé la vuelta al planeta después de 40 millones de años.

Incluso alrededor de nosotros, en las fallas 3 y otras características geológicas de los paisajes, existe evidencia del movimiento de las placas tectónicas. Por ejemplo, las cadenas de islas volcánicas (archipiélagos) se forman conforme una placa se desplaza a través de un punto caliente. Los puntos calientes son sitios en los que se ha fragmentado una placa 4 y en los cuales emana roca fundida desde el interior de la Tierra.

La tectónica de placas resolvió varios problemas que parecían inexplicables. Considera una formación geológica poco común que ocurre en una cadena montañosa a través de África. La secuencia de estratos de rocas de esta formación es tan compleja que es prácticamente imposible que se haya formado más de una vez de forma independiente. Sin embargo, secuencias idénticas de estratos han sido encontradas en enormes cadenas montañosas que se extienden por la India, Sudamérica, África, Madagascar, Australia

y la Antártida. La explicación más probable para esta amplia distribución es que las formaciones se originaron en un mismo continente que posteriormente se fragmentó. Esta explicación es apoyada por la presencia de fósiles en los estratos de roca: los restos de un tipo de helecho (*Glossopteris*), cuyas semillas eran muy pesadas para flotar o ser dispersadas sobre el océano por la acción del viento, y uno de los primeros reptiles (*Lystrosaurus*), cuyo cuerpo no estaba diseñado para nadar entre los continentes.

Pero existe un problema: *Glossopteris* desapareció durante la extinción masiva ocurrida entre el Pérmico y el Triásico (hace 251 millones de años), mientras que *Lystrosaurus* desapareció 6 millones de años después. Es decir, ambos organismos se extinguieron millones de años antes de que se formara el supercontinente Pangea. ¿Podieron haber evolucionado juntos en un supercontinente diferente, uno que antecediera a Pangea? Las evidencias sugieren que sí. El supercontinente antiguo al que ahora llamamos **Gondwana** incluía la mayor parte de las masas terrestres que existen en la actualidad en el Hemisferio Sur, así como India y Arabia (figura 16.13). Muchas especies modernas, incluyendo algunas aves ratites mostradas en la figura 16.2, habitan en lugares que alguna vez fueron parte de Gondwana.

Después de que Gondwana se formó, se desplazó hacia el sur, a través del Polo Sur, y después hacia el norte hasta fusionarse con otros continentes para dar origen a Pangea. Ahora sabemos que, desde que la corteza de la Tierra se solidificó hace 4550 millones de años, al menos en cinco ocasiones se ha formado y fragmentado un supercontinente único rodeado por un único océano. Como consecuencia, se han producido muchos cambios en la superficie, en la atmósfera y en los océanos de la Tierra, los cuales han tenido un profundo impacto sobre el curso de la evolución de la vida. El clima de un continente cambia, generalmente de modo considerable, dependiendo de su ubicación en el globo. Los continentes que coalicionan separan a los organismos que habitan en el océano y reúnen a aquellos que habitaban en tierras separadas. En cambio, cuando un continente se fragmenta ocurre lo contrario, los organismos que cohabitaban en tierra se separan y se reúnen aquellos que habitaban en océanos separados. Como verás en el capítulo 17, estos cambios son una de las principales fuerzas que dirigen la evolución. Los linajes que no pueden adaptarse a estos cambios, se extinguen, abriendo nuevas oportunidades para los sobrevivientes.

**Gondwana** Supercontinente que existió antes que Pangea, hace más de 500 millones de años.

**Pangea** Supercontinente que se formó hace cerca de 237 millones de años y se fragmentó hace aproximadamente 152 millones de años.

**tectónica de placas** Teoría que plantea que la capa más externa de la Tierra está fragmentada en placas y que su lento movimiento desplaza a los continentes hacia nuevas ubicaciones en la escala geológica del tiempo.

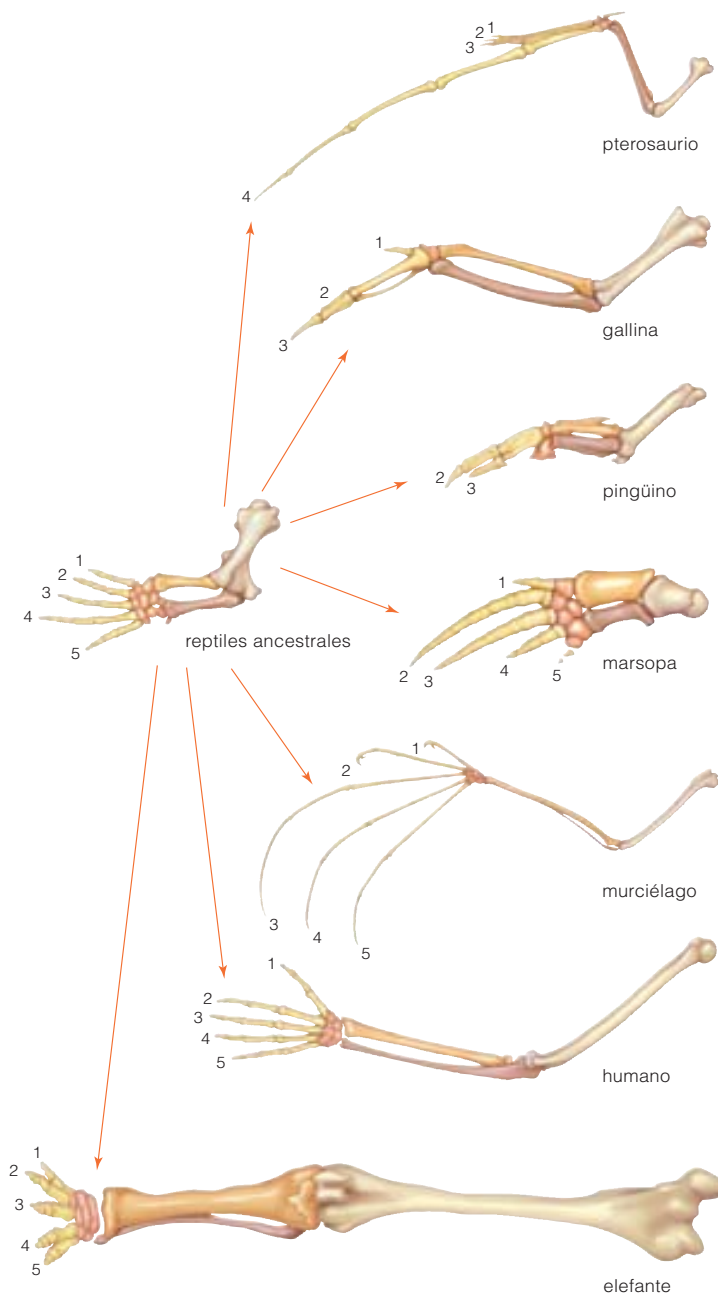
### Para repasar en casa ¿Cómo ha cambiado la Tierra durante el tiempo geológico?

- A lo largo del tiempo geológico, los movimientos de la corteza de la Tierra han provocado grandes cambios en los continentes, la atmósfera y los océanos.
- Estos cambios han influido en el curso de la evolución de la vida.

## 16.8 Similitudes en forma y función

- Las similitudes físicas pueden ser evidencia que dos linajes independientes tienen un ancestro común.

¿Cómo sabemos que la evolución ocurrió en el pasado remoto? Al igual que el impacto de un asteroide, la evolución deja evidencias. Los fósiles son un ejemplo de ello, pero los organismos vivos proporcionan evidencias adicionales. Recuerda que para un biólogo, evolución significa el cambio en una línea de descendencia. Las pistas sobre la historia de un linaje pueden estar codificadas en la forma del cuerpo, en la función o en la bioquímica. Por ejemplo, las similitudes en la estructura de algunas partes del cuerpo frecuentemente reflejan la existencia de ancestros comunes entre



los linajes. La morfología comparada puede utilizarse para revelar relaciones evolutivas en los casos mencionados. Las partes del cuerpo diferentes que evolucionaron a partir de un ancestro común se llaman **estructuras homólogas** (*hom*, igual). Éstas pueden utilizarse para diferentes propósitos en distintos grupos, pero son los mismos genes quienes dirigen su desarrollo.

### Divergencia morfológica

Una parte del cuerpo que a simple vista parece muy distinta entre diferentes linajes puede ser similar en sus características internas. Por ejemplo, aunque las extremidades anteriores de los vertebrados no sean iguales en tamaño, forma o función entre todos los grupos, sí son claramente similares en la estructura y posicionamiento de los elementos óseos. También son similares en los patrones de los nervios, vasos sanguíneos y músculos que se desarrollan en su interior. Este tipo de semejanzas son una evidencia de la existencia de un ancestro compartido.

Como verás en el siguiente capítulo, las poblaciones que no se reproducen entre sí tienden a divergir genética y morfológicamente con el transcurso del tiempo. Los cambios de la forma del cuerpo con respecto al ancestro común ocurren por un patrón evolutivo que se conoce como **divergencia morfológica**. Existen evidencias de huesos fosilizados que indican que todos los vertebrados terrestres modernos descienden de una familia de reptiles conocida como "reptiles ancestrales" que se desplazaban en cuatro patas casi al nivel del suelo. Los descendientes de esta familia ancestral se diversificaron en nuevos hábitats terrestres, los cuales dieron origen a los grupos actuales de reptiles, aves y mamíferos. Algunos de los linajes que se adaptaron a caminar en tierra, regresaron a la vida acuática en los mares.

Durante el transcurso de millones de años, las extremidades con cinco dedos de los reptiles ancestrales se adaptaron para propósitos muy distintos en linajes diferentes (figura 16.14). En un grupo de reptiles extintos llamados pterosaurios, en la mayoría de las aves y en los murciélagos, se modificaron para el vuelo. En los pingüinos y las marsopas, las extremidades se convirtieron en aletas útiles para el nado. En los humanos, dichas extremidades anteriores de cinco dedos se convirtieron en brazos y manos en las que el pulgar evolucionó en oposición a los otros dedos. El pulgar oponible fue la base de movimientos más precisos y una manera de sujetar objetos con mayor firmeza. En los elefantes, las extremidades son similares a pilares capaces de soportar una gran cantidad de peso. En los pitones y las boas constrictoras, las extremidades se degeneraron en protuberancias, mientras que en otros grupos de serpientes desaparecieron.

**Figura 16.14** Divergencia morfológica entre las extremidades anteriores de los vertebrados, las cuales evolucionaron a partir de los huesos de un reptil ancestral. El número y la posición de varios elementos esqueléticos fueron preservados durante la evolución de las formas diversas; observa los huesos de los brazos anteriores. Algunos huesos se perdieron con el tiempo en algunos linajes (compara los dedos numerados del 1 al 5). Los esquemas no están a la misma escala.



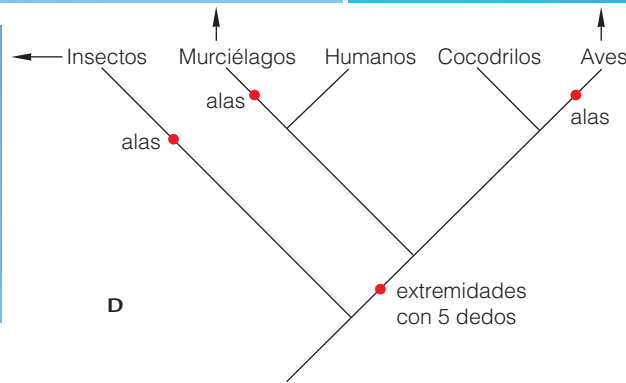
A



B



C



D

**Figura 16.15** Convergencia morfológica. Las superficies de las alas que permiten el vuelo de **A**, un murciélago, **B** un ave y **C** un insecto son estructuras análogas. **D** Evolución independiente de las alas en los tres linajes independientes que condujeron a los murciélagos, las aves y los insectos. Aprenderás más sobre este tipo de diagramas que muestran las relaciones evolutivas en la sección 17.14.

## Convergencia morfológica o analogías

No todas las partes del cuerpo que son similares entre distintas especies son homólogas. Estructuras semejantes pueden evolucionar de manera independiente en linajes separados, como adaptaciones a las mismas presiones del ambiente. Estas partes se conocen como **estructuras análogas**. Éstas se observan de forma muy parecida en diferentes linajes pero no evolucionaron a partir de un ancestro común, sino que lo hicieron de manera independiente después de la divergencia de los linajes. La evolución de partes del cuerpo similares en diferentes linajes se llama **convergencia morfológica**.

En ocasiones podemos identificar estructuras análogas estudiando su forma interna. Por ejemplo, las alas de aves, murciélagos e insectos llevan a cabo la misma función: el vuelo. Sin embargo, diferentes evidencias indican que las superficies de estas alas no son homólogas. Aunque las superficies de las diferentes alas están adaptadas para las mismas restricciones físicas que rigen el vuelo, las adaptaciones son distintas. En el caso de las aves y los

murciélagos, las extremidades son homólogas, pero no las adaptaciones que hacen de aquellas, apéndices útiles para el vuelo. La superficie de las alas de un murciélago es una extensión delgada y membranosa de la piel del animal. En contraste, la superficie de las alas de un ave es un continuo de plumas, las cuales son estructuras especializadas derivadas de la piel. Las alas de los insectos difieren aun más. Éstas se forman como unas extensiones de la pared del cuerpo que tienen una forma de saco. Con excepción de las venas ramificadas, todo el saco se aplana y se fusiona formando una membrana delgada. Las venas son reforzadas con quitina, que actúa como soporte estructural de las alas. Las adaptaciones específicas para el vuelo son una evidencia de que las superficies de las alas de murciélagos, aves e insectos son estructuras análogas que evolucionaron después de que estos grupos divergieran (figura 16.15).

**convergencia morfológica** Patrón evolutivo en el cual partes similares del cuerpo evolucionaron de manera independiente en diferentes linajes.

**divergencia morfológica** Patrón evolutivo en el cual una parte del cuerpo de un ancestro común se modificó en sus descendientes.

**estructuras análogas** Estructuras semejantes del cuerpo que evolucionaron de manera independiente en diferentes linajes.

**estructuras homólogas** Partes similares del cuerpo que evolucionaron en un ancestro común.

### Para repasar en casa ¿Las similitudes del cuerpo son evidencia de relaciones evolutivas?

- › En la divergencia morfológica, una parte del cuerpo heredada de un ancestro común que se modifica de manera distinta en diferentes linajes. Estas partes se llaman estructuras homólogas.
- › En la convergencia morfológica, las partes del cuerpo que se parecen evolucionaron de manera distinta en diferentes linajes y no provienen de un ancestro común. Estas partes son llamadas estructuras análogas.



- › También las similitudes en los patrones del desarrollo embrionario pueden ser evidencia de relaciones evolutivas.
- ◀ Vínculos a Genes maestros en el desarrollo 10.3, Mutaciones de los genes de identidad floral 10.4, Evolución por duplicación génica 14.5

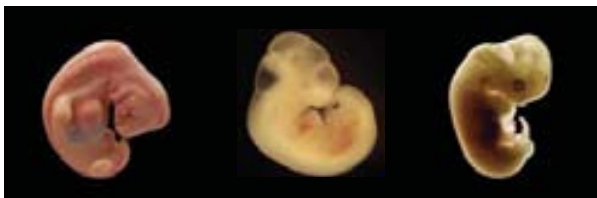
El desarrollo del cuerpo de una planta o un animal parte de un embrión y es orquestado por la distribución diferencial de la expresión de genes maestros. Si un gen maestro que participa en esta sinfonía de expresión falla, puede producir un plan corporal notablemente alterado, con consecuencias devastadoras. Debido a que la mutación en un gen maestro suele interrumpir el desarrollo, estos genes tienden a estar altamente conservados. Un gen conservado es aquel que sufre muy pocos o ningún cambio en su secuencia, y por lo tanto en su función, durante el proceso evolutivo. Por lo tanto, si un gen maestro con una secuencia y una función similar está presente en diferentes linajes, es una fuerte evidencia que sugiere que dichos linajes están relacionados.

### Genes similares en las plantas

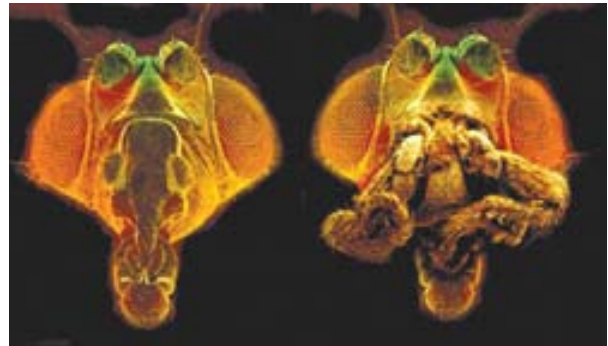
El grupo de genes maestros conocido como genes homeóticos, dirigen la formación de partes del cuerpo específicas durante el desarrollo. Una mutación en un gen homeótico puede alterar los detalles de la forma del cuerpo. Por ejemplo, cualquier mutación que inactive al gen de la identidad floral, *Apetalal*, en las plantas silvestres del repollo o col (*Brassica oleracea*) resultará en plantas con flores mutadas. Estas flores desarrollan estructuras reproductivas masculinas (estambres) en el sitio en donde debieran desarrollarse los pétalos. Al menos en el laboratorio, estas flores con estambres abundantes son excepcionalmente fértiles, pero ese tipo de alteraciones suelen ser seleccionadas de manera negativa en la naturaleza. Las mutaciones en el gen *Apetalal* de plantas trepadoras comunes de la especie *Arabidopsis thaliana*, también resultan en flores que carecen de pétalos (sección 10.4). El gen *Apetalal* afecta la formación de pétalos en distintos linajes, por lo que es muy probable que este gen evolucionara en un ancestro común de todos ellos.

### Comparación del desarrollo en los animales

Los embriones de varias especies de vertebrados se desarrollan de manera similar. Sus tejidos siguen la misma vía de formación: primero las células embrionarias se dividen y después se diferencian e interaccionan. Por ejemplo, todos los embriones de los



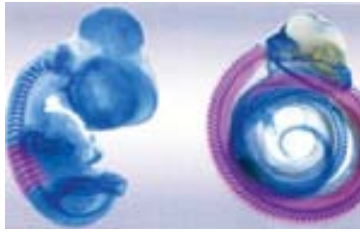
**Figura 16.16** Comparación visual entre embriones de diferentes vertebrados. Todos los vertebrados pasan por una etapa embrionaria en la que tienen cuatro extremidades en gemación, una cola y divisiones del cuerpo en su espalda llamadas somitas. De izquierda a derecha, los embriones de un humano, un ratón y un gato.



**Figura 16.17** La expresión del gen *antennapedia* en los tejidos embrionarios del tórax de un insecto provoca el desarrollo de las patas. Normalmente el gen no se expresa en las células de ningún otro tejido. Una mutación que ocasiona la expresión de *antennapedia* en los tejidos embrionarios de la cabeza de una *Drosophila* (izquierda) causa que las patas se desarrollen en dicha región (derecha).

vertebrados pasan por una etapa en la que tienen cuatro extremidades en gemación, una cola y una serie de somitas, que son divisiones del cuerpo que dan lugar a la médula espinal (figura 16.16). Si son los mismos genes los que dirigen el desarrollo en estos linajes, ¿cómo pueden ser tan distintas las formas adultas? Parte de la respuesta es que existen diferencias en el inicio, en la velocidad y en la culminación de las etapas tempranas del desarrollo. Estas diferencias son provocadas por variaciones en los patrones de expresión de los genes maestros que gobiernan el desarrollo. Al parecer, la variación surgió como resultado de duplicaciones génicas que fueron seguidas por mutaciones, de la misma manera que evolucionaron los múltiples genes de la globina de los primates (sección 14.5).

Por ejemplo, los genes maestros llamados *Hox* esculpen los detalles del cuerpo durante el desarrollo embrionario. El patrón de expresión de estos genes determina la identidad de zonas específicas a lo largo del eje corporal. Los insectos y otros artrópodos tienen 10 genes *Hox*. Uno de ellos, *antennapedia*, determina la identidad del tórax (la porción que contiene las patas). Las patas sólo se desarrollan en el sitio del embrión donde se expresa *antennapedia* (figura 16.17). Los vertebrados tienen cuatro conjuntos de los mismos 10 genes presentes en los insectos. La versión del gen *antennapedia* de los vertebrados, el gen *Hoxc6*, determina la identidad de la espalda (distinta al cuello y a la cola). La expresión de este gen causa el desarrollo de las costillas a partir de una vértebra (figura 16.18). Las vértebras del cuello y de la cola normalmente se desarrollan sin el gen *Hoxc6*, y sin costillas.



**Figura 16.18** Un ejemplo de embriología comparada. La expresión del gen *Hoxc* está indicada por una tinción púrpura en dos embriones vertebrados, uno de pollo (izquierda) y uno de una serpiente garter (derecha). La expresión de este gen causa que algunas vértebras se desarrollen como parte de la espalda. Los pollos tienen 7 vértebras en su espalda y de 14 a 17 vértebras en su cuello; las serpientes tienen más de 450 vértebras en la espalda y carecen de cuello.

Los genes *Hox* también regulan el desarrollo de las extremidades. Apéndices del cuerpo tan distintos como las patas de los cangrejos y de los escarabajos, los brazos de las estrellas de mar, las alas de las mariposas, las aletas de los peces y las patas de los ratones, comienzan su desarrollo como grupos de células embrionarias que emergen desde la superficie del embrión. La gemación se forma en los sitios en los que se expresa el gen homeótico *Dlx*. Este gen codifica un factor de transcripción que da instrucciones a un grupo de células embrionarias para “sobresalir del cuerpo” y posteriormente para dar lugar a los apéndices. Los genes *Hox* suprimen la expresión de *Dlx* en todas las partes del cuerpo donde no habrá apéndices.

**Por siempre joven** En la etapa temprana, los cráneos de un chimpancé y de un humano parecen muy similares. Conforme el desarrollo continúa, el cráneo de cada especie crece a velocidades distintas, causando notables diferencias en su forma (figura 16.19). El cráneo humano experimenta un crecimiento diferencial menos pronunciado que el cráneo de un chimpancé. Como resultado, el cráneo de un humano adulto tiene una bóveda craneana más redonda, una cara más plana y una mandíbula menos sobresaliente que el cráneo de los chimpancés adultos.

En cuanto a proporciones, el cráneo de un humano adulto es más similar al de un chimpancé en su etapa infantil que al de un chimpancé adulto. Esta observación sugiere que la evolución humana involucró cambios que redujeron la velocidad del desarrollo, fijando en la etapa adulta los caracteres que eran típicos de las etapas juveniles.

Otro tipo de características juveniles también persisten en animales adultos como los ajolotes, una especie de salamandras. Las larvas de la mayoría de las especies de salamandras se desarrollan en ambientes acuáticos, por lo que utilizan branquias para respirar. Durante su desarrollo, los pulmones sustituyen a las branquias, permitiendo que los adultos respiren el aire de la atmósfera y que habiten en tierra. En contraste, los ajolotes nunca renuncian a su estilo de vida acuático; sus branquias externas y otros caracteres típicos de las larvas persisten durante la etapa adulta.

El pariente más cercano de los ajolotes es la salamandra tigre. Como podías esperar, las larvas de las salamandras tigre se asemejan a los ajolotes, aunque son más pequeñas.

## Reflexiones sobre un pasado remoto (una vez más)

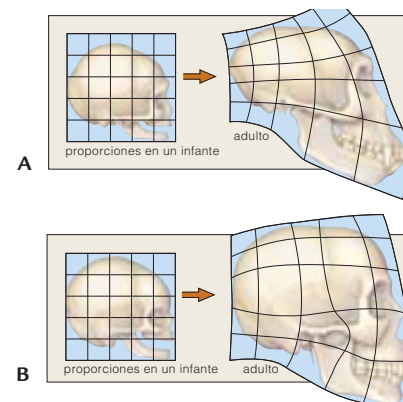


El estrato del límite K-T (izquierda), presente en todo el mundo, es una arcilla poco común formada hace 65 millones de años (la navaja roja de bolsillo nos da una referencia de la escala de la imagen).

Esta arcilla es rica en iridio, un elemento raro en la superficie de la Tierra, pero común en los asteroides. Cuando supieron que el iridio estaba presente en la arcilla del límite K-T, los investigadores buscaron evidencia del impacto de un asteroide lo suficientemente grande como para que sus restos cubrieran toda la superficie de la Tierra. Enterrado debajo de sedimentos en la costa de la Península de Yucatán, en México, encontraron un cráter que se formó hace unos 65 millones de años. El cráter es tan grande (273 kilómetros de diámetro y 1 kilómetro de profundidad) que nadie había notado su forma de cráter. Este cráter es una evidencia del impacto de un asteroide 40 veces más poderoso que aquel que dio origen al cráter Barringer, es decir, lo suficientemente grande como para haber afectado la evolución de la vida en la Tierra.

**¿Cómo votarías?** Muchas teorías e hipótesis sobre los eventos ocurridos en el pasado remoto se basan en las huellas dejadas por los eventos mismos y no en datos recolectados por observación directa. ¿Es esta observación indirecta suficiente para probar que un evento pasado ocurrió? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 16.19 Animada** Diferencias morfológicas entre dos primates. Los cráneos de ambas especies están representados sobre una cuadrícula flexible. Si se estira la cuadrícula se deforma el cráneo. Las diferencias en la forma en la cual se extienden los cráneos son análogas a diferencias en los patrones de crecimiento. Aquí mostramos los cambios en la proporción del cráneo de un A chimpancé y el de un B humano durante su desarrollo. El cráneo de los chimpancés cambia más que el humano, por lo tanto, las proporciones relativas en los cráneos de un adulto y de un infante humano son más similares entre sí que las proporciones entre un cráneo de un chimpancé adulto y las de uno en la etapa infantil.

### Para repasar en casa ¿Las similitudes en el desarrollo son evidencia de un ancestro común entre diferentes linajes?

- ▶ Las similitudes en los patrones del desarrollo son el resultado de la expresión de genes maestros que han sido conservados durante el tiempo evolutivo.
- ▶ Algunas diferencias entre las especies cercanas surgen como resultado de cambios en la velocidad del desarrollo.

## Resumen



**Sección 16.1** Los eventos ocurridos en el pasado remoto pueden explicarse mediante los mismos procesos físicos, químicos y biológicos que operan en la actualidad. El impacto de un asteroide pudo haber causado una **extinción masiva** hace 65.5 millones de años.



**Sección 16.2** Las expediciones realizadas por los **naturalistas** del siglo XIX produjeron una descripción más detallada de la naturaleza. El progreso de ciencias como la geología, la **biogeografía** y la **morfología comparada** de los organismos y de sus **fósiles** condujo a una revolución del pensamiento sobre el mundo natural.



**Sección 16.3** El sistema prevaleciente de creencias puede influir en la interpretación de las causas que subyacen en los eventos naturales. Los naturalistas del siglo XIX propusieron el **catastrofismo** y la **teoría del uniformitarismo** en un intento de reconciliar las ideas tradicionales con la evidencia física de la **evolución** o del cambio en un **linaje** a través del tiempo.



**Sección 16.4** Los humanos seleccionamos caracteres deseados en los animales mediante la reproducción selectiva, también llamada **selección artificial**. Charles Darwin y Alfred Wallace propusieron, de forma independiente, una teoría sobre cómo los ambientes pueden seleccionar caracteres: una población tiende a crecer hasta que agota los recursos ambientales. Cuando esto ocurre, la competencia por esos recursos se intensifica entre los individuos de la población. Los individuos que comparten formas de caracteres heredables, que los hacen más aptos para competir por los recursos, tienden a producir una mayor descendencia. Por lo tanto, los **caracteres adaptativos** (o **adaptaciones**) que proporcionan a los individuos una mayor **adecuación**, aumentan su frecuencia en las poblaciones al paso de las generaciones. El proceso mediante el cual las presiones ambientales causan una sobrevivencia y una reproducción diferenciales de los individuos de una población es llamada **selección natural** y es uno de los procesos que guían la evolución.



**Sección 16.5** La mayoría de los fósiles han sido encontrados en los estratos de rocas sedimentarias depositados más recientemente. Los fósiles más jóvenes suelen encontrarse en los estratos superiores, mientras que los fósiles más antiguos se encuentran en los estratos inferiores. El registro fósil siempre estará incompleto porque los fósiles son relativamente escasos. La **vida media** es una característica de un radioisótopo que nos permite determinar la edad de las rocas y los fósiles por medio de la **datación radiométrica**.



**Sección 16.6** Las transiciones en el registro fósil equivalen a fronteras entre grandes intervalos de la **escala geológica del tiempo**, la cual es una cronología de la historia de la Tierra que correlaciona los eventos geológicos y evolutivos.



**Sección 16.7** La teoría de la **tectónica de placas** propone que los movimientos de las placas tectónicas de la Tierra transportan las masas continentales a lo largo del globo. Estos movimientos tienen un impacto muy profundo en la dirección de la evolución de la vida. Durante la historia de la Tierra, las masas continentales han convergido para formar

supercontinentes en varias ocasiones. **Gondwana** y **Pangea** son dos ejemplos de ello.



**Sección 16.8** La morfología comparada puede revelar conexiones entre los linajes. Las **estructuras homólogas** son partes del cuerpo similares que han sido modificadas de manera distinta entre diferentes linajes por un evento conocido como **divergencia morfológica**. Dichas estructuras son evidencia de un ancestro común entre los linajes. Las **estructuras análogas** son partes del cuerpo de diferentes linajes que parecen semejantes, pero que no evolucionaron en un ancestro común, sino que evolucionaron por una **convergencia morfológica** posterior a la divergencia de los linajes.



**Sección 16.9** Las similitudes en los patrones del desarrollo embrionario reflejan la existencia de un ancestro común entre linajes distintos. Los genes que afectan el desarrollo tienden a estar conservados. Las mutaciones que alteran la velocidad del desarrollo pueden permitir que los caracteres juveniles persistan en la etapa adulta.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El número de especies en una isla depende de su tamaño y de su distancia de tierra firme. Es probable que esta afirmación la hiciera un \_\_\_\_\_.
  - explorador
  - biogeógrafo
  - geólogo
  - filósofo
- La evolución \_\_\_\_\_.
  - es la selección natural
  - es el cambio heredable en una línea de descendencia
  - puede ocurrir por selección natural
  - b y c
- De los siguientes, ¿cuál es un fósil?
  - Un insecto encerrado en la resina de un árbol, el cual tiene 10 millones de años
  - Un mamut lanudo congelado en el permafrost del Ártico durante los últimos 50 000 años.
  - Los restos mineralizados de un animal similar a las ballenas descubierto en el desierto egipcio.
  - Impresión de la hoja de una planta en una roca.
  - Todas las anteriores.
- ¿Qué supercontinente se formó primero, Pangea o Gondwana?
- Los huesos de las alas de un ave son similares a los huesos de un ala de murciélago. Esta observación es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - uniformitarismo
  - evolución
  - morfología comparada
  - un linaje
- Si la vida media de un radioisótopo es de 20 000 años, entonces una muestra en la cual han decaído tres cuartos del radioisótopo tiene \_\_\_\_\_ años.
  - 15 000
  - 26 667
  - 30 000
  - 40 000
- Las fuerzas del cambio geológico incluyen \_\_\_\_\_ (selecciona las opciones correctas).
  - erosión
  - fosilización
  - actividad volcánica
  - evolución
  - movimiento de las placas tectónicas
  - viento
  - impactos de asteroides
  - puntos calientes

# Actividades de análisis de datos



**Abundancia de iridio en el límite K-T** A finales de la década de 1970, el geólogo Walter Álvarez investigaba la composición de un estrato de arcilla de 1 centímetro de grosor, localizado en todo el mundo, que marcaba la frontera entre el Cretácico y el Terciario (K-T). Recurrió a su padre, el ganador del premio Nobel de física, Luis Álvarez, para que lo ayudara a analizar su composición. La fotografía muestra a Luis y Walter Álvarez con una sección de la frontera K-T.

Padre e hijo, junto con otros colegas, analizaron la composición del estrato en Italia y en Dinamarca. Los investigadores descubrieron que el

límite K-T contenía niveles mucho más altos de iridio que los estratos que lo rodeaban. Algunos de sus resultados se muestran en la tabla de la **figura 16.20**.

El iridio pertenece a un grupo de elementos (apéndice IV) que son mucho más abundantes en los asteroides y otros materiales del sistema solar, que en la corteza de la Tierra. El grupo científico de los Álvarez concluyó que el estrato del límite K-T debió originarse a partir de material extraterrestre. Calcularon que un asteroide de 14 kilómetros de diámetro podría contener suficiente iridio para explicar el contenido del límite K-T.

1. ¿Cuál fue el contenido de iridio del estrato del límite K-T?
2. ¿Qué tan alto era el contenido de iridio del límite K-T respecto del calculado en una muestra de un estrato localizado 0.7 metros debajo de él?

Profundidad de la muestra	Abundancia promedio de iridio (ppm)
+ 2.7 m	< 300
+ 1.2 m	< 300
+ 0.7 m	360
límite K-T	41 600
- 0.5 m	250
- 5.4 m	300

**Figura 16.20** Abundancia de iridio dentro y alrededor del límite K-T en Stevns Klint, Dinamarca. Para determinar el contenido de iridio se tomaron varias muestras de roca obtenidas de estratos superiores e inferiores al límite K-T, además de las muestras del estrato K-T. La profundidad está dada como metros arriba o abajo del límite.

El contenido de iridio promedio de una roca terrestre es de 400 partes por millón (ppm). En promedio, un meteorito contiene alrededor de 550 000 partes por millón de iridio.

8. El Cretácico terminó hace \_\_\_\_\_ millones de años.
9. La vida se originó en el \_\_\_\_\_.
10. Mediante la \_\_\_\_\_, la parte de un cuerpo de un ancestro es modificada de manera distinta en diferentes linajes descendientes.
  - a. divergencia morfológica
  - b. divergencia adaptativa
  - c. convergencia morfológica
  - d. evolución homóloga
11. Las estructuras homólogas entre los grupos principales de organismos pueden diferir en \_\_\_\_\_.
  - a. tamaño
  - b. forma
  - c. función
  - d. todas las anteriores
12. Relaciona las columnas.
 

___ adecuación	a. evidencia de la vida en un pasado remoto
___ fósiles	b. cambios geológicos que ocurren de manera continua
___ genes homeóticos	c. los brazos humanos y las alas de las aves
___ vida media	d. desempeña una importante función en el desarrollo
___ estructuras homólogas	e. se mide de acuerdo al éxito reproductivo
___ uniformitarismo	f. las alas de un insecto y las alas de las aves
___ estructuras análogas	g. sobrevivencia del mejor adaptado
___ selección natural	h. característica de un radioisótopo

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Partes vestigiales del cuerpo; Escala geológica del tiempo; Vida media; Datación radiométrica; Tectónica de placas; Cambio de las proporciones en el desarrollo embrionario.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. La datación radiométrica no mide la edad de un átomo individual, sino que es una medida de la edad de una población de átomos, es decir, una estadística. Como cualquier medida estadística, sus valores pueden desviarse alrededor de un promedio (sección 1.8, errores de muestreo). Imagina que se determina la edad de 10 muestras del mismo estrato de roca. En nueve de las muestras se calculó una edad cercana a los 225 000 años. En cambio, en la muestra restante se determinó una edad aproximada de 3.2 millones de años. ¿Los nueve resultados consistentes implican que el único que se desvía es incorrecto, o más bien el resultado inconsistente invalida a los nueve consistentes?

2. Si piensas el tiempo geológico como un periodo de minutos, la historia de la vida puede ser representada en un reloj, como el que se muestra del lado *derecho*. De acuerdo con este reloj, la época más reciente comenzó durante el segundo 0.1 anterior al mediodía. ¿En qué instante te encontrarías tú en este reloj?



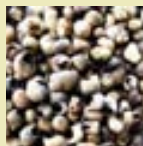




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo se sustenta en la teoría de la selección natural (sección 16.4). Sería conveniente que revisaras la organización de la vida (1.2), la escala geológica del tiempo (16.6) y la tectónica de placas (16.7). Verás una vez más los experimentos (1.7), los errores de muestreo (1.8), los alelos (12.2), la reproducción sexual (11.3, 12.2, 12.3), las bases genéticas de los caracteres (10.3, 13.2, 13.5, 13.6), los efectos de los cambios genéticos (9.6, 14.2, 14.6), las bacterias (4.1, 4.5), la melamina (13.5) y las plantas transgénicas (15.7).



### Microevolución

Los individuos de una población heredan diferentes alelos y por ello su fenotipo es diferente. Durante el curso de las generaciones, cualquier alelo puede aumentar o disminuir su frecuencia en una población. Estos cambios se conocen como microevolución.



### Procesos microevolutivos

La selección natural puede mantener o desplazar el intervalo de variación de un rasgo compartido y heredable en una población. El flujo génico contrarresta los efectos de las mutaciones, la selección natural y la deriva génica.

# 17 Proceso evolutivo

## 17.1 Ascenso de las súper ratas

Las ratas son parte de las páginas de la historia humana como la mayor y más nociva plaga de mamíferos que se haya descrito. Las ratas proliferan en los centros urbanos donde la basura es abundante y no hay depredadores naturales (figura 17.1). Una ciudad promedio de Estados Unidos puede sostener alrededor de una rata por cada 10 personas. Parte de su éxito se basa en su habilidad para reproducirse con rapidez. Las poblaciones de ratas se pueden multiplicar en semanas para alcanzar el número máximo de individuos que puede sostener la basura que generan las ciudades y que es su principal fuente de alimento. Desafortunadamente para nosotros, las ratas portan y transmiten patógenos y parásitos asociados con la peste bubónica y la fiebre tifoidea. Mastican todo lo que encuentran en su camino, incluyendo paredes y cables e ingieren o ensucian entre 20 y 30 por ciento de nuestra producción total de alimento. Cada año, las ratas nos cuestan unos 19 mil millones de dólares estadounidenses.

Por muchos años, las personas las han combatido con venenos, incluidos el arsénico y el cianuro. Los cebos con warfarina, un compuesto orgánico que interfiere con la coagulación sanguínea, eran populares en la década de 1950. Las ratas ingerían los cebos que contenían el veneno y morían pocos días después a causa del sangrado interno o por la pérdida de sangre a través de cortes y raspaduras. La warfarina era muy efectiva y, comparada con otros venenos de ratas, tenía un menor impacto sobre las especies inofensivas. Muy rápido se convirtió en el producto preferido para exterminar estos roedores.

Sin embargo, en 1958 un investigador escocés reportó que la warfarina no tenía ningún efecto sobre algunas ratas. Este estudio fue seguido por reportes similares realizados en otros países europeos. Alrededor de 20 años después, cerca de 10 por ciento de las ratas capturadas en las áreas urbanas de Estados Unidos era resistente a la warfarina. ¿Qué fue lo que sucedió?

Para responder esta pregunta, los investigadores compararon las ratas resistentes a la warfarina con aquellas que no lo eran. La diferencia fue rastreada hasta un gen de los cromosomas de las ratas. Algunas mutaciones en el gen eran comunes entre las poblaciones de ratas resistentes a la warfarina pero poco comunes en aquellas que eran vulnerables a la misma sustancia. La warfarina inhibe el producto del gen mencionado, una enzima que recicla la vitamina K después de que ésta es utilizada para acti-



**Figura 17.1** Las ratas como plagas. Arriba, las ratas que infestan los campos de arroz arruinan más de 20 por ciento de los cultivos. En la página anterior, las ratas florecen en los sitios donde prosperan los humanos. La colocación de venenos en los edificios y suelos no suele exterminar las poblaciones de ratas, las cuales se recuperan muy rápido. En cambio, este tipo de prácticas selecciona las ratas que son resistentes a los venenos.

var los factores de coagulación de la sangre. Las mutaciones hacían menos activa la enzima, pero también menos sensible a la warfarina.

“Lo que pasó” fue la evolución por medio de la selección natural. La warfarina ejerció una presión selectiva sobre las poblaciones de ratas, las cuales cambiaron como consecuencia de la presión. Los alelos que antes eran poco comunes, se volvieron adaptativos. Las ratas que tenían un gen sin mutaciones morían después de ingerir la warfarina. Las ratas afortunadas que tenían los alelos de la resistencia a la warfarina, sobrevivieron y heredaron el alelo a su descendencia. Las poblaciones de ratas se recuperaban muy rápido y durante las generaciones siguientes una mayor proporción de ratas portaba el alelo resistente. Después de cada embate de warfarina, la frecuencia del alelo aumentaba en las poblaciones de ratas.

Las presiones de selección pueden provocar cambios y lo hacen. Cuando la resistencia a la warfarina aumentó en las poblaciones de ratas, las personas dejaron de utilizarla. Entonces, la frecuencia de los alelos resistentes a la warfarina disminuyó de nuevo, quizá porque las ratas que portaban esos alelos no eran tan saludables como las ratas normales. Ahora, los exterminadores de plagas que trabajan en áreas urbanas, saben que la mejor forma de controlar una infestación de ratas es ejercer otro tipo de presión: eliminar su fuente de alimento, que suele ser la basura. Entonces las ratas comenzarán a comerse unas a otras.



### Cómo surgen las especies

La especiación varía en sus detalles, pero siempre involucra la interrupción del flujo génico entre poblaciones. Los

eventos microevolutivos independientes conducen a divergencias genéticas, las cuales son reforzadas por el aislamiento.



### Macroevolución

Los patrones del cambio genético que involucran a más de una especie son conocidos como macroevolución. Los patrones recu-

rrentes de la macroevolución incluyen el origen de los grupos mayores, una especie que dio lugar a varias, y la extinción masiva.



### Cladística

Los árboles evolutivos están basados en la premisa de que todas las especies están interconectadas a través

de ancestros comunes. La agrupación de especies por medio de ancestros comunes proporciona una representación más adecuada de la historia evolutiva que los sistemas tradicionales de clasificación.



- › La evolución comienza con mutaciones en los individuos.
  - › Las mutaciones son la fuente de nuevos alelos.
  - › La reproducción sexual puede propagar con rapidez una mutación en toda una población.
- ◀ Vínculos a Organización de la vida 1.2, Mutación 9.6, Alelos 12.2, Herencia mendeliana 13.2, Caracteres complejos 13.5 y 13.6

### Variación en las poblaciones

Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que se reproducen entre sí en un área determinada (sección 1.2). Los individuos de una especie (y de una población) comparten ciertas características. Por ejemplo, las jirafas tienen cuellos muy largos, manchas de color café en su pelaje, y más. Éstos son algunos ejemplos de caracteres morfológicos (*morfos*, forma). Los individuos de una especie también comparten algunos caracteres fisiológicos, como las actividades metabólicas. También responden de la misma forma ante un estímulo idéntico, como cuando las jirafas hambrientas se alimentan de las hojas de los árboles. Éstos son rasgos o caracteres de comportamiento.

Los individuos de una población tienen los mismos caracteres porque tienen los mismos genes. Sin embargo, casi todos los caracteres compartidos varían un poco entre los individuos de una población (figura 17.2). Los alelos de los genes compartidos son la mayor fuente de variación. Muchos caracteres tienen dos o más formas distintas (*morfos*). Un carácter con dos formas se dice que es dimórfico (*di*, dos). Las flores violetas y blancas de las plantas del chícharo o guisante que estudió Gregor Mendel son un ejemplo de carácter dimórfico (sección 13.3). Las flores dimórficas están presentes en este caso porque la interacción entre los dos alelos, que determinan el carácter, es una relación clara de dominancia. Los caracteres con más de dos formas distintas son polimórficos (*poli*, muchos). El tipo sanguíneo, el cual es determinado por los alelos codominantes *ABO*, es un ejemplo (sección 13.5). Los caracteres que varían sin interrupción entre los individuos de una población suelen surgir por interacciones entre alelos de varios genes y pueden ser influidos por factores ambientales (secciones 13.5 y 13.6).

En los capítulos anteriores aprendiste sobre los procesos que introducen y mantienen las variaciones en los caracteres entre los



individuos de una especie. La tabla 17.1 resume los eventos clave que participan en dichos procesos. Las mutaciones son la fuente original de nuevos alelos. Otros eventos distribuyen los alelos de manera aleatoria en diferentes combinaciones, pero ¿qué es la distribución aleatoria? Existen  $10^{16\ 446\ 000}$  combinaciones posibles de los alelos humanos, pero en la actualidad ni siquiera hay  $10^{10}$  personas vivas. A menos que tengas un gemelo idéntico, es muy improbable que otra persona con tu misma combinación genética haya existido o exista alguna vez.

### Visión evolutiva de las mutaciones

Al ser la fuente original de nuevos alelos, las mutaciones merecen ser revisadas desde otro punto de vista, esta vez en el contexto de su impacto sobre las poblaciones. No podemos predecir cuándo o en cuál de los individuos particulares mutará un gen. Sin embargo, podemos predecir el promedio de la tasa de mutaciones de una especie, la cual, es la probabilidad de que una mutación ocurra en un intervalo de tiempo definido. En los humanos, esa tasa es de  $2.2 \times 10^{-9}$  mutaciones por cada par de bases al año. Eso quiere decir que casi 70 mutaciones se acumulan en el genoma humano en cada década.

Muchas mutaciones causan alteraciones estructurales, funcionales o en el comportamiento, que reducen las oportunidades de supervivencia y reproducción de un individuo. Incluso un solo cambio bioquímico puede ser devastador. Por ejemplo, la piel, los huesos, los tendones, los pulmones, los vasos sanguíneos y otros órganos de los vertebrados incorporan la proteína colágena. Si uno de los genes que codifican la colágena muta en una forma que modifica la función de la proteína, el cuerpo entero puede resultar afectado. Una mutación de este tipo puede cambiar el fenotipo de manera tan drástica que resulta en la muerte, en cuyo caso es una **mutación letal**.

Una **mutación neutral** cambia la secuencia de bases en el ADN, pero no tiene ningún efecto sobre la reproducción ni sobre la supervivencia. Tampoco ayuda ni causa ningún daño al individuo. Por ejemplo, si tienes una mutación que mantiene tus lóbulos de las orejas unidos a la cabeza en lugar de estar despegados, los lóbulos unidos no deberían, en sí mismo, impedir tu supervivencia y reproducción como ocurre en todos los demás individuos. Por lo tanto, la selección natural no altera la frecuencia de esta mutación particular en una población.

**Tabla 17.1** Fuentes de variación en los caracteres de los individuos de una especie

Evento genético	Efecto
Mutación	Fuente de nuevos alelos
Entrecruzamiento en la meiosis I	Introduce nuevas combinaciones de alelos en los cromosomas
Distribución independiente en la meiosis I	Combina los cromosomas maternos y paternos
Fertilización	Combina alelos de dos progenitores
Cambios en la estructura o número cromosómico	Transposición, duplicación o pérdida de cromosomas



**Figura 17.2** Muestreo de la variación fenotípica en **A** (página anterior) una especie de caracol encontrada en islas del Caribe y en **B** humanos. La variación en los caracteres compartidos entre los individuos es una consecuencia de las variaciones en los alelos que influyen dichos caracteres.

En algunas ocasiones, un cambio en el ambiente favorece una mutación que antes había sido neutral o incluso alguna que había sido perjudicial. El gen de la resistencia a la warfarina en las ratas es un ejemplo. Incluso si una mutación benéfica otorga una ventaja muy ligera, su frecuencia tenderá a aumentar en una población con el transcurso del tiempo. Esto es porque la selección natural opera con bases genéticas sobre los caracteres. Recuerda que en la selección natural, las presiones ambientales causan un aumento de la frecuencia de un carácter benéfica en una población a lo largo de las generaciones (sección 16.4).

Las mutaciones han alterado los genomas durante miles de millones de años y lo siguen haciendo. Al acumularse, han sido la fuente de la asombrosa biodiversidad de la Tierra. Piensa en ello: la razón por la cual eres distinto de un aguacate, de una lombriz o incluso de tu vecino de al lado, comenzó con las mutaciones que ocurrieron en las diferentes líneas de descendencia.

## Frecuencias alélicas

Juntos, todos los alelos de todos los genes de una población componen el acervo de recursos genéticos conocido como **acervo génico**. Los miembros de una población se reproducen entre sí de manera más frecuente que con miembros de otras poblaciones, por lo que su acervo génico se encuentra relativamente aislado. La **frecuencia alélica** se refiere a la abundancia de un alelo particular entre los individuos de una población. El cambio en la frecuencia

alélica de una población es lo mismo que el cambio en la línea de descendencia, o lo mismo que evolución. La evolución que ocurre al nivel de una población o una especie se llama **microevolución**.

El **equilibrio génico**, que es un punto de referencia teórico, ocurre cuando las frecuencias alélicas de una población no cambian (en otras palabras, la población no está evolucionando). El equilibrio génico sólo puede ocurrir si se presentan cada una de las siguientes cinco condiciones: 1) no ocurren mutaciones; 2) la población es infinitamente grande; 3) la población está aislada de las demás poblaciones de su especie; 4) el apareamiento es aleatorio, y 5) todos los individuos sobreviven y producen el mismo número de descendencia. Como puedes imaginar, las cinco condiciones nunca se cumplen en la naturaleza, por lo tanto las poblaciones naturales no están en equilibrio.

La microevolución ocurre sin interrupción en las poblaciones naturales porque los procesos que la conducen siempre están operando. En las secciones restantes de este capítulo, explorarás los procesos microevolutivos y sus consecuencias. Los principales procesos microevolutivos son las mutaciones, la selección natural, la deriva génica y el flujo génico. Recuerda que, aun cuando podamos reconocer los patrones evolutivos, ninguno de ellos tiene un propósito. La evolución sólo ocupa los espacios de oportunidad que se abren de forma continua.

**acervo génico** Todos los alelos de todos los genes de los integrantes de una población; un acervo de todos los recursos genéticos.

**equilibrio génico** Estado teórico en el cual una población no evoluciona.

**frecuencia alélica** Abundancia de un alelo particular entre los miembros de una población.

**microevolución** Cambio en la frecuencia alélica en una población o especie.

**mutación letal** Mutación que altera de forma significativa el fenotipo; causa la muerte de su portador.

**mutación neutral** Mutación que no tiene efecto alguno sobre la sobrevivencia ni la reproducción.

**población** Grupo de organismos de la misma especie que habitan en un área específica y se reproducen entre sí de manera más frecuente que con miembros de otras poblaciones.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los mecanismos que conducen el proceso evolutivo?

- ▶ Podemos caracterizar de manera parcial una población natural por sus rasgos morfológicos, fisiológicos y caracteres conductuales compartidos.
- ▶ Los diferentes alelos son la base de las diferencias en los detalles de los caracteres compartidos de una población.
- ▶ Los alelos de todos los individuos en una población componen su acervo génico.
- ▶ Las poblaciones naturales evolucionan sin interrupción, lo que significa que la frecuencia alélica de su acervo génico varía de forma continua a lo largo de las generaciones.
- ▶ La microevolución se refiere a los cambios evolutivos que ocurren a nivel de una población o una especie.

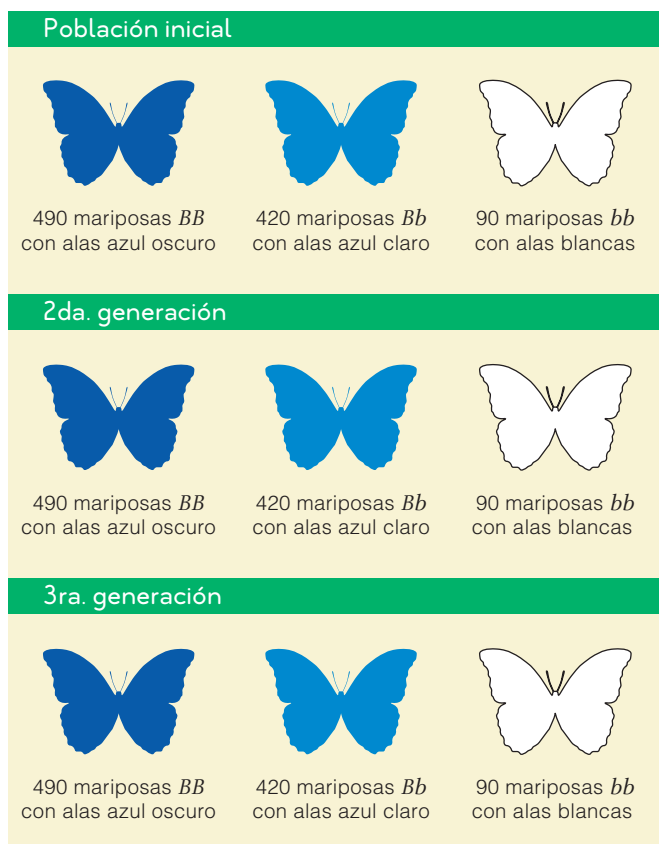


## 17.3 Acercamiento al equilibrio génico

- Los investigadores saben si una población evoluciona al rastrear las desviaciones sobre una línea base de equilibrio génico.
- Vínculo a Alelos codominantes 13.5

**Fórmula de Hardy-Weinberg** A principios del siglo XX, Godfrey Hardy (un matemático) y Wilhelm Weinberg (un médico) aplicaron, de manera independiente, las reglas de la probabilidad a las poblaciones que se reproducen de manera sexual. Los dos investigadores notaron que los acervos génicos podían permanecer estables sólo si se cumplían cinco condiciones:

- Que no ocurrieran mutaciones.
- Que la población fuera infinitamente grande.
- Que la población estuviera aislada de las otras poblaciones de su especie (no hay flujo génico).
- Que el apareamiento fuera aleatorio.
- Que todos los individuos sobrevivieran y produjeran el mismo número de descendencia.



**Figura 17.3 Animada** Método para determinar si una población evoluciona. Las frecuencias de los alelos que determinan el color de las alas entre todos los individuos de esta población hipotética de mariposas no cambian, por lo tanto, la población no evoluciona.

Estas condiciones nunca se cumplen en la naturaleza. Por lo tanto, las frecuencias alélicas para cualquier gen del acervo compartido varían sin interrupción. Sin embargo, podemos pensar en una situación hipotética en la cual las cinco condiciones se cumplan y una población no evolucione.

Hardy y Weinberg desarrollaron una fórmula sencilla que puede utilizarse para definir si una población de cualquier especie sexual se encuentra en un estado de equilibrio. Considera un gen hipotético que codifica un pigmento azul en las mariposas. Dos alelos de este gen, *B* y *b*, son codominantes. Las mariposas homocigotas para el alelo *B* (*BB*) tienen las alas de color azul oscuro. Una mariposa homocigota para el alelo *b* (*bb*) tiene alas blancas. Y una mariposa heterocigota (*Bb*) tendría las alas azul claro (figura 17.3).

En el equilibrio génico, las proporciones de los genotipos son:

$$p^2(BB) + 2pq(Bb) + q^2(bb) = 1.0$$

en donde *p* y *q* son las frecuencias de los alelos *B* y *b*. Esta ecuación se conoce como la ecuación del equilibrio de Hardy-Weinberg y define la frecuencia de un alelo dominante (*B*) y uno recesivo (*b*) para un gen que controla un carácter particular en una población.

Las frecuencias de *B* y *b* deben sumar 1.0. Para darte un ejemplo específico, si *B* representa 90 por ciento de los locus, entonces *b* debe ocupar el restante 10 por ciento ( $0.9 + 0.1 = 1.0$ ). Sin importar las proporciones,

$$p + q = 1.0$$

Recuerda que en la meiosis, los pares de alelos son distribuidos en diferentes gametos. La proporción de gametos con el alelo *B* es *p*, y la proporción con el alelo *b* es *q*. El cuadro de Punnett de abajo muestra los genotipos posibles en la siguiente generación (*BB*, *Bb* y *bb*). Observa que las frecuencias de los tres genotipos suman 1.0:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1.0$$

	$p$ <i>B</i>	$q$ <i>b</i>
$p$ <i>B</i>	<i>BB</i> ( $p^2$ )	<i>Bb</i> ( $pq$ )
$q$ <i>b</i>	<i>Bb</i> ( $pq$ )	<i>bb</i> ( $q^2$ )

Supón que la población tiene 1000 individuos y que cada uno produce dos gametos:

490 individuos *BB* producen 980 gametos *B*

420 individuos *Bb* producen 420 gametos *B* y 420 gametos *b*

90 individuos *bb* producen 180 gametos *b*

La frecuencia de los alelos  $B$  y  $b$  entre los 2000 gametos es:

$$B = \frac{980 + 420}{2000 \text{ alelos}} = \frac{1400}{2000} = 0.7 = p$$

$$b = \frac{180 + 420}{2000 \text{ alelos}} = \frac{600}{2000} = 0.3 = q$$

Durante la fertilización, la combinación aleatoria de los gametos inicia una nueva generación. Si el tamaño de la población es de 1000, habrá 490 individuos  $BB$ , 420  $Bb$  y 90  $bb$ . Las frecuencias de los alelos para las alas azul oscuro, azul claro y blancas es la misma que la de los gametos originales. Por lo tanto, las alas azul oscuro, azul claro y blancas ocurren con la misma frecuencia en la nueva generación.

Debido a que los supuestos asumidos por Hardy y Weinberg se mantienen vigentes, también los patrones persisten. Si los caracteres aparecen en proporciones distintas de una generación a la siguiente, entonces una o más de las cinco condiciones no se cumplen. En ese caso, puede comenzar la búsqueda para identificar las fuerzas evolutivas que dirigen el cambio.

**Aplicaciones de la regla** ¿Cómo funciona la fórmula de Hardy-Weinberg en el mundo real? Los investigadores pueden utilizarla para estimar la frecuencia de los portadores de alelos que causan los caracteres y los trastornos genéticos.

Como ejemplo, la hemocromatosis hereditaria (HH) es el trastorno genético más común entre las personas de origen irlandés. Los individuos afectados absorben del alimento un exceso de hierro. Los síntomas de este trastorno autosómico recesivo incluyen problemas en el hígado, fatiga y artritis. Un estudio realizado en Irlanda mostró que la frecuencia del alelo que causa la HH es de 0.14. Si  $q = 0.14$ , entonces  $p$  es 0.86. Basado en este estudio, la frecuencia del portador ( $2pq$ ) estimada es de alrededor de 0.24. Esta información es útil para los doctores y los profesionales de la salud pública.

Otro ejemplo es la mutación del gen  $BRCA2$ , la cual ha sido relacionada con el cáncer de mama en adultos. Una desviación de las frecuencias de nacimiento predichas por el modelo de Hardy-Weinberg sugiere que esta mutación puede tener algún efecto antes del nacimiento. En un estudio, un grupo de investigadores analizó la frecuencia de la mutación entre niñas recién nacidas. Encontraron menos heterocigotas de las estimadas por la fórmula de Hardy-Weinberg. Por lo tanto, este resultado indica que en las homocigotas, la mutación disminuye la sobrevivencia de los embriones femeninos.

**Para repasar en casa** ¿Cómo medimos el cambio genético?

- Los investigadores miden los cambios genéticos al compararlos con una línea base teórica de equilibrio génico.

- La selección natural ocurre en patrones distintos, dependiendo de los organismos involucrados y de su ambiente.
- Vínculo a Teoría de la selección natural y adecuación 16.4

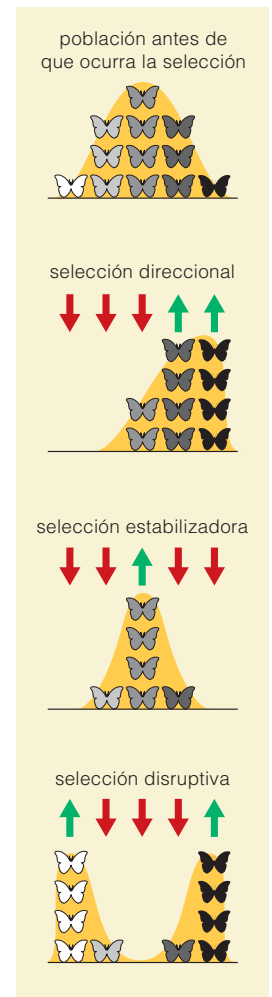
El resto de este capítulo explora los mecanismos y efectos de los procesos que dirigen la evolución, entre ellos la selección natural. La **selección natural** es un proceso en el cual las presiones ambientales resultan en la sobrevivencia y reproducción diferencial de los individuos en una población. Influye en la frecuencia de los alelos en una población al operar sobre los fenotipos que tienen bases genéticas.

Dependiendo de las presiones de selección y de los organismos involucrados, observamos varios patrones de selección natural. Algunas veces, los individuos con un carácter en un extremo de un intervalo de variación son seleccionados de forma negativa y aquellos en el otro extremo son favorecidos. A este tipo de patrones los conocemos como selección direccional. La selección estabilizadora, en cambio, favorece las formas intermedias, mientras que ambos extremos son seleccionados de manera negativa. En la selección disruptiva, las formas de los dos extremos son favorecidas y las formas intermedias son seleccionadas de manera negativa. Discutiremos estos tres modos de selección natural, resumidos en la **figura 17.4**, en las siguientes dos secciones.

La sección 17.7 explora la selección sexual, un tipo de selección natural que opera sobre una población al influir sobre el éxito reproductivo. En la misma sección también se discute el polimorfismo balanceado, un caso particular de selección natural en el cual la adecuación (sección 16.4) de los individuos heterocigotos es mayor que la de los individuos homocigotos en un ambiente particular.

La selección natural y otros procesos evolutivos pueden alterar una población o una especie a tal magnitud que éstas pueden convertirse en nuevas especies. En las secciones finales de este capítulo discutiremos los mecanismos de especiación.

**selección natural** Proceso mediante el cual las presiones ambientales resultan en una sobrevivencia y reproducción diferencial en los individuos de una población que varían en los detalles de sus caracteres heredables compartidos.



**Figura 17.4** Representación de los tres modos de selección natural.

**Para repasar en casa** ¿La evolución ocurre en patrones reconocibles?

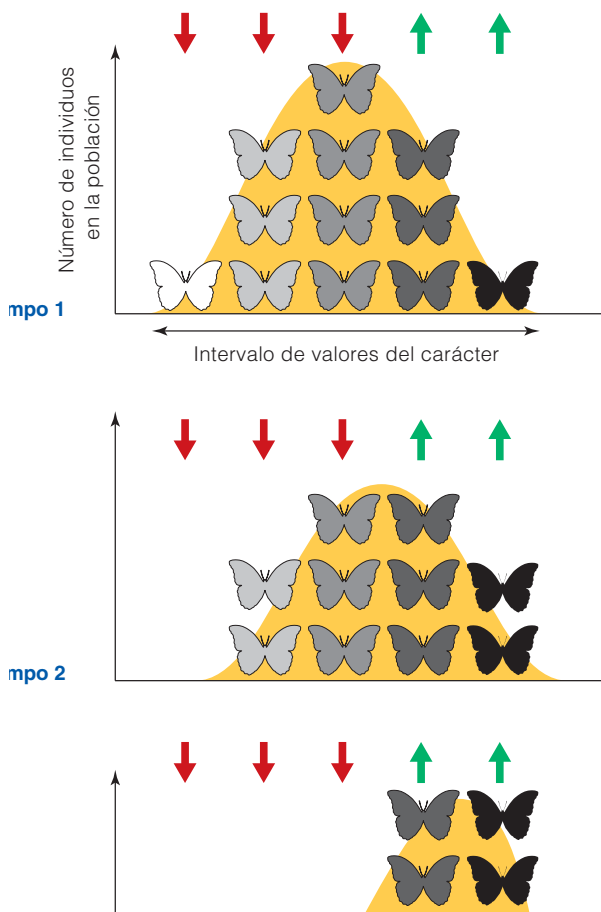
- La selección natural ocurre en patrones que dependen de los organismos y del ambiente donde habitan.

## 17.5 Selección direccional

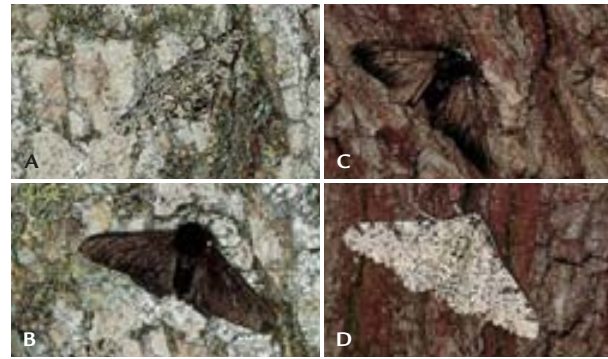
- › La selección direccional favorece un fenotipo de uno de los extremos de un intervalo de variación.
- ◀ Vínculos a Diseño experimental 1.7, Bacterias 4.1 y 4.5, Deposition de melanina en el pelo 13.5, Variación continua 13.6

La **selección direccional** desplaza la frecuencia de un alelo hacia una dirección determinada, por ello las formas de uno de los extremos de un intervalo fenotípico de variación se vuelven más comunes con el transcurso del tiempo (figura 17.5). Los siguientes ejemplos muestran cómo las observaciones de campo proporcionan evidencia de selección direccional.

**Polillas del abedul.** Las polillas del abedul se alimentan y reproducen por las noches y descansan sin moverse durante el día. Su comportamiento y coloración les ofrece un camuflaje ante las aves que las depredan y que son activas durante el día. Las polillas de colores claros predominaban durante el periodo previo a la



**Figura 17.5 Animada** Selección direccional. La curva con forma de campana indica una variación continua del color de las alas de una especie de polillas. Las flechas rojas muestran cuáles de las formas son seleccionadas de forma negativa; las verdes muestran las formas favorecidas.

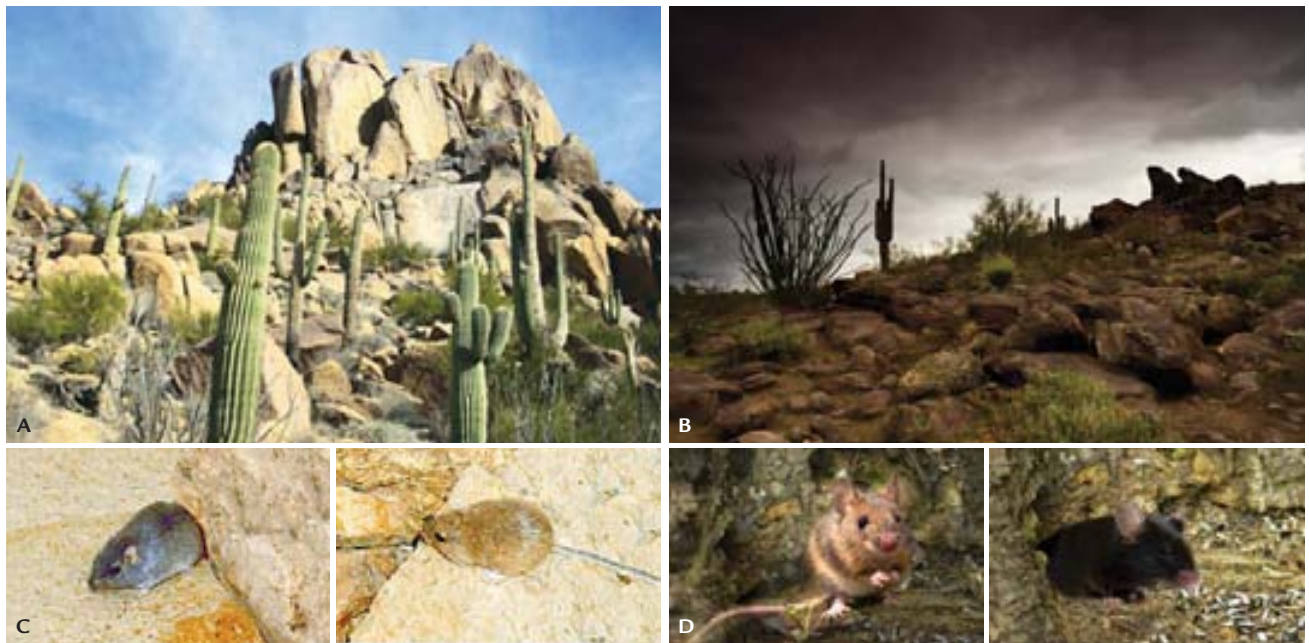


**Figura 17.6 Animada** Selección direccional en las polillas del abedul. **A** Las polillas claras que descansan en el tronco de un árbol sin hollín están ocultas de sus depredadores. **B** Las oscuras son identificadas muy fácil. En los lugares donde el hollín oscureció los troncos de los árboles, el color oscuro **C** es más adaptativo que el claro **D**.

industrialización de Inglaterra. Un alelo dominante, que confería el color oscuro, era poco común. En ese tiempo, el aire era limpio y los líquenes de color grisáceo crecían sobre los troncos y ramas de la mayoría de los árboles. Las polillas claras, que descansaban sobre los líquenes que cubrían la superficie de los árboles, estaban camufladas, pero las polillas oscuras no lo estaban (figura 17.6A,B). En la década de 1850 las polillas oscuras se habían vuelto mucho más comunes. ¿Por qué? En esos años había dado inicio la revolución industrial y el humo producido por las fábricas que quemaban carbón, comenzó a cambiar el ambiente. La contaminación del aire estaba matando los líquenes. Entonces, las polillas oscuras, que descansaban sobre los árboles oscurecidos por el hollín, tenían un mejor camuflaje (figura 17.6C,D). Los investigadores dedujeron que las aves estaban eliminando de manera selectiva las polillas claras de las poblaciones de polillas de abedules que habitaban en áreas industrializadas. En la década de 1950, H. B. Kettlewell crió ambas formas de polillas en cautiverio y marcó cientos de ellas de tal manera que pudieran ser identificadas con facilidad. Las liberó en dos zonas distintas de Inglaterra, la primera cerca de un área muy industrializada cerca de Birmingham y la segunda cerca de un área no contaminada de Dorset. Su equipo recapturó más de las polillas oscuras en el área contaminada y más de las polillas claras en el área cercana a Dorset.

Los primeros controles sobre la contaminación industrial se aplicaron en 1952. Como resultado, de manera gradual se limpiaron de hollín los troncos de los árboles y los líquenes regresaron. Kettlewell también observó cambios en los fenotipos de las polillas: en los sitios donde la contaminación se redujo, la frecuencia de polillas oscuras también disminuyó. Desde entonces, varios investigadores han confirmado los resultados de Kettlewell, es decir, el aumento y la caída de las formas de color oscuro de las polillas del abedul.

**Ratones abazón** La selección direccional también afecta el color de los ratones abazón en la parte del desierto de Sonora localizada en Arizona, Estados Unidos. Estos ratones son mamíferos pequeños que duermen durante el día en madrigueras subterráneas y emergen en la noche para forrajear semillas.



**Figura 17.7** Selección direccional en poblaciones de ratones abazón. **A** Los ratones con pelo claro son más comunes en las áreas con granito de color claro. **B** Los ratones con el pelo oscuro son más comunes en las áreas con basalto oscuro. **C,D** Los ratones con pelaje de colores distintos de su entorno son más fáciles de localizar por sus depredadores, por lo tanto, son eliminados de las poblaciones.

El desierto de Sonora es dominado por afloramientos de granito de color café claro (figura 17.7A), pero también existen algunos parches de roca de basalto oscura que son restos de flujos de lava antiguos (figura 17.7B). La mayoría de los ratones de las poblaciones que habitan en la roca oscura tiene pelaje de color gris oscuro. La mayoría de los ratones que habitan en roca de granito de color café claro tiene pelaje café. La diferencia surge porque los ratones con el pelo de color más parecido a la roca de su hábitat están camuflados ante sus depredadores naturales. Los búhos nocturnos identifican con mayor facilidad los ratones cuyo pelaje contrasta con la roca y, por lo tanto, los eliminan de las poblaciones (figura 17.7C,D). La depredación preferencial resulta en un desplazamiento direccional de la frecuencia de los alelos que afectan el color del pelaje. Comparado con las poblaciones que habitan en el granito, las que habitan en el basalto oscuro tienen una frecuencia mucho mayor de los cuatro alelos que causan el aumento de la deposición de melanina en el pelaje.

**Resistencia a los antibióticos** Los intentos humanos por controlar el ambiente pueden resultar en una selección direccional, como lo es el caso de las ratas resistentes a la warfarina. El uso de antibióticos es otro ejemplo. Antes de la década de 1940, la fiebre escarlata, la tuberculosis y la neumonía causaban una cuarta parte de las muertes anuales tan sólo en Estados Unidos. A partir de la década de 1940, hemos utilizado antibióticos como penicilina para eliminar estas y otras enfermedades bacterianas peligrosas. También los utilizamos en otras circunstancias lamentables. Los antibióticos son utilizados de **selección direccional**. Modo de selección natural en la cual son favorecidos los fenotipos de un extremo del intervalo de variación.

manera preventiva en humanos y en animales de ganado. Son parte de las raciones diarias que reciben vacas, cerdos, pollos, peces y otros animales que son criados en granjas industriales.

Las bacterias evolucionan a una tasa mucho mayor que los humanos, en gran parte porque se reproducen mucho más rápido. Por ejemplo, la bacteria común del intestino *E. coli* se puede dividir cada 17 minutos. Cada nueva generación representa una oportunidad para las mutaciones, por lo que el acervo génico de una población bacteriana varía de manera amplia. Por lo tanto, en cualquier población de bacterias es probable que algunas células porten alelos que les permitan sobrevivir a los tratamientos con antibióticos. Cuando se reproducen las células que sobreviven, la frecuencia de los alelos de resistencia a los antibióticos aumenta en la población. Un tratamiento típico de dos semanas con antibióticos puede ejercer de forma potencial una presión selectiva sobre cerca de mil generaciones de bacterias y puede resultar en la selección de cepas de bacterias resistentes a los antibióticos.

Las bacterias resistentes a los antibióticos han sido una plaga en los hospitales durante muchos años y ahora se están volviendo comunes en las escuelas. Aun cuando los investigadores trabajan para encontrar nuevos antibióticos, esta tendencia es una mala noticia para los millones de personas que cada año contraen cólera, tuberculosis u otras bacterias peligrosas.

#### Para repasar en casa ¿Cuál es el efecto de la selección direccional?

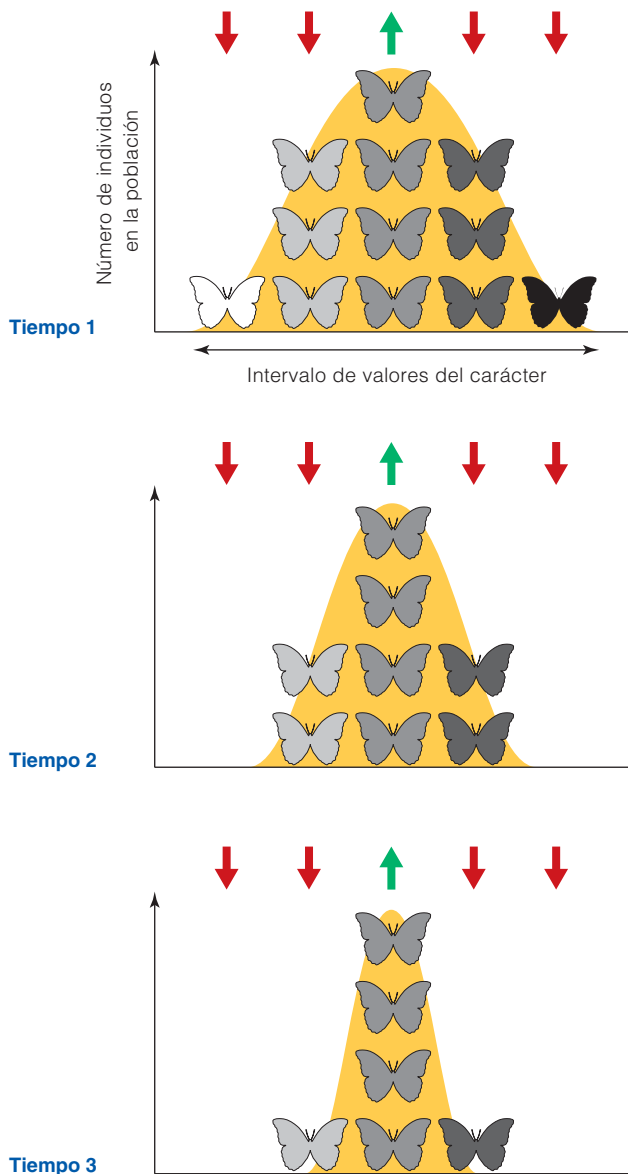
- La selección direccional causa que la frecuencia de un alelo distribuido en un intervalo de variación se desplace en una dirección determinada.



## 17.6 Selección estabilizadora y disruptiva

- La selección estabilizadora es una forma de selección natural que mantiene un fenotipo intermedio.
- La selección disruptiva favorece las formas de un carácter localizadas en los extremos opuestos del intervalo de variación.

La selección natural puede producir un desplazamiento direccional en el intervalo de fenotipos de una población. Dependiendo del ambiente y los organismos involucrados, el proceso puede favorecer las formas intermedias de un carácter o eliminar las formas intermedias y favorecer los extremos.

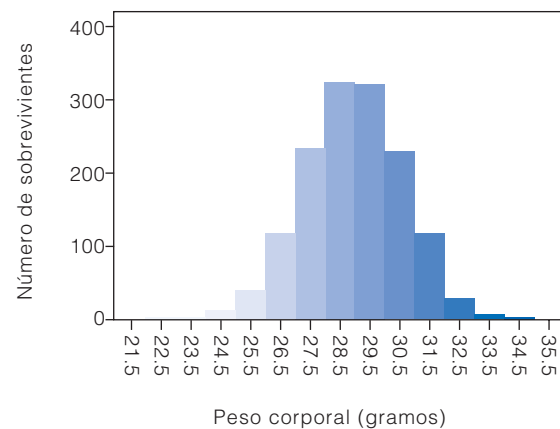


**Figura 17.8 Animada** La selección estabilizadora elimina las formas extremas de un carácter y mantiene la predominancia de un fenotipo intermedio en una población. Las flechas rojas indican las formas que son seleccionadas de manera negativa; las verdes, las formas favorecidas. Compara con los datos del experimento de campo mostrado en la figura 17.9.

### Selección estabilizadora

En la **selección estabilizadora**, la forma intermedia de un carácter es favorecida, mientras que las formas extremas no lo son. Este modo de selección natural es también conocido como selección balanceadora porque tiende a preservar los fenotipos intermedios de una población (figura 17.8). Por ejemplo, el peso corporal de los tejedores republicanos (*Philetairus socius*) es sujeto de la selección estabilizadora (figura 17.9). Estas aves tejen grandes nidos comunales en algunas áreas de la sabana africana. En el periodo de 1993 a 2000, Rita Covas y sus colegas capturaron, marcaron, pesaron y liberaron aves en nidos comunales antes de comenzar la estación reproductiva. Cuando terminó la estación reproductiva, los investigadores recapturaron y pesaron las aves sobrevivientes.

Los estudios de campo de Cova indicaron que el peso corporal de los tejedores republicanos es un compromiso entre la inanición y la depredación. El forrajeo de alimento no es sencillo en el extenso hábitat de la sabana africana y los animales delgados no almacenan suficiente grasa para evitar la inanición. La escasa disponibilidad de alimento selecciona de manera negativa las aves con bajo peso corporal. Las aves más robustas pueden ser más atractivas para los depredadores, pero sobre todo no son tan ágiles para escapar de ellos. Los depredadores seleccionan de forma negativa las aves de alto peso corporal. Por lo tanto, las aves de peso intermedio tienen la ventaja selectiva y conforman el grueso de las poblaciones de tejedores republicanos.



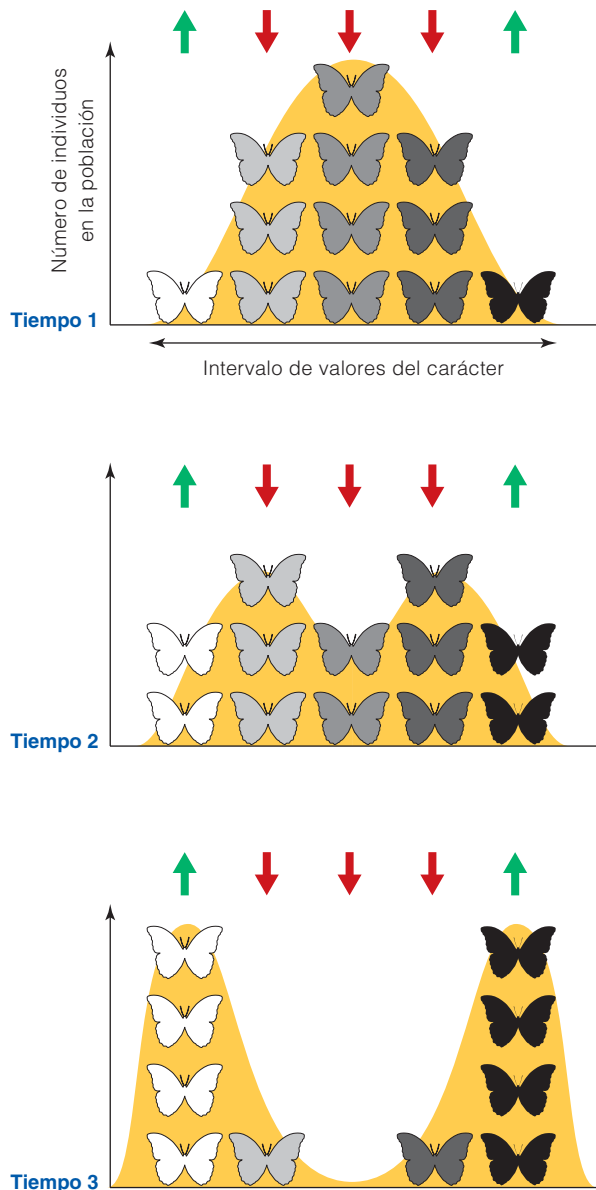
**Figura 17.9** Selección estabilizadora en los tejedores republicanos. La gráfica muestra el número de aves (de un total de 977) que sobrevivieron durante la estación reproductiva.

➤ **Adivina:** ¿Cuál es el peso óptimo de un tejedor republicano?

Respuesta: Alrededor de 29 gramos

## Selección disruptiva

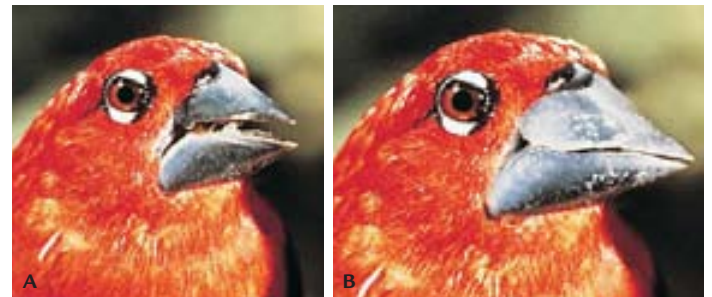
Las condiciones que favorecen las formas de un carácter localizado en los extremos de un intervalo de variación conducen la **selección disruptiva**. En este modo de selección natural, las formas intermedias son seleccionadas de forma negativa (figura 17.10). Considera el pinzón de panza negra (*Pyrenestes ostrinus*), una especie colorida de pinzón nativa de Camerún, África. En estas aves existe una base genética para el tamaño del pico. El pico del pinzón típico de panza negra, macho o hembra, es de 12 milímetros o de más de 15 milímetros de ancho (figura 17.11). Las aves que tienen un pico de entre 12 y 15 milímetros de ancho son poco comunes. Los pinzones con las formas grande y pequeña del pico habitan



**Figura 17.10 Animada** La selección disruptiva elimina las formas intermedias de un carácter y mantiene sus formas extremas. Las flechas rojas indican las formas seleccionadas de manera negativa; las verdes, las formas favorecidas.

en las mismas regiones geográficas y se reproducen de manera aleatoria sin importar el tamaño del pico. Es como si los humanos midieran 120 o 180 centímetros, sin ninguna altura intermedia.

Los factores ambientales que afectan la alimentación de los pinzones mantienen el dimorfismo del tamaño del pico. Los pinzones se alimentan sobre todo de las semillas de dos tipos de juncias, las cuales son plantas similares a los pastos. Una de las especies de juncias produce semillas duras, mientras que la otra produce semillas suaves. Los picos pequeños son mejores para abrir las semillas suaves y los picos grandes son mejores para romper las duras. Todas las semillas son abundantes durante las temporadas húmedas y, por lo tanto, todos los pinzones se alimentan de ambos tipos de semillas. Sin embargo, durante la temporada seca, las semillas de las juncias son escasas y cada ave se enfoca en alimentarse de las semillas que puede abrir con mayor eficiencia. Las aves con picos pequeños se alimentan en especial de semillas suaves y las aves de picos grandes se alimentan de las semillas duras. Las aves con picos de tamaño intermedio son incapaces de abrir, de forma tan eficiente como las otras aves, cualquiera de los dos tipos de semillas, por lo que tienen menos probabilidad de sobrevivir durante las temporadas secas.



**Figura 17.11 Animada** Selección disruptiva en las poblaciones de pinzones africanos. En estas aves, el dimorfismo en el tamaño de los picos es consecuencia de la competencia por el escaso alimento durante las temporadas secas. Estas condiciones favorecen a las aves con picos que miden entre **A** 12 milímetros de ancho y **B** 15-20 milímetros de ancho. Las aves con picos de tamaño intermedio son seleccionadas de manera negativa.

**selección disruptiva** Modo de selección natural que favorece las formas de un carácter localizadas en los extremos del intervalo de variación; las formas intermedias son seleccionadas de forma negativa.

**selección estabilizadora** Modo de selección natural en el cual son favorecidas las formas intermedias de un carácter.

### Para repasar en casa ¿Qué tipos de selección favorecen las formas intermedias o extremas de los caracteres?

- » En la selección estabilizadora, un fenotipo intermedio es favorecido, mientras que las formas extremas son seleccionadas de manera negativa.
- » En la selección disruptiva, las formas extremas de un carácter son favorecidas, mientras que las formas intermedias son seleccionadas de manera negativa.

- › Los individuos pueden ser agentes selectivos para su propia especie.
- › Cualquier modo de selección natural puede mantener dos o más alelos en una población.
- ◀ Vínculos a Anemia falciforme 9.6, Codominancia 13.5

Las presiones de selección que operan sobre las poblaciones naturales suelen ser más complejas que los ejemplos de las secciones anteriores. Un alelo puede ser adaptativo en una circunstancia pero dañino en otra, como lo ilustra la historia sobre la resistencia a la warfarina en las ratas. Incluso los individuos de la misma especie pueden desempeñar un papel importante en estos tipos de selección natural.

**Apareamiento no aleatorio** No todos los eventos de selección natural ocurren como resultado de las interacciones entre una especie y su ambiente. La competencia dentro de una misma especie también dirige la evolución. Piensa en los individuos de varias especies que se reproducen de manera sexual y que tienen distintos fenotipos masculinos y femeninos. Los individuos de un sexo (por lo general los masculinos) tienden a ser más coloridos, grandes o agresivos que los individuos del otro sexo. Estos caracteres parecen ser desconcertantes porque quitan energía y tiempo a las actividades de sobrevivencia. Además, algunas de ellas pueden ser adaptaciones negativas porque atraen a los depredadores. ¿Por qué persisten entonces?

La respuesta es la **selección sexual**, en la cual los vencedores genéticos se reproducen más que otros en una población, porque son mejores para asegurar parejas. En este modo de selección natural, las formas más adaptativas son aquellas que ayudan a los individuos a vencer a sus rivales del mismo sexo durante la competencia por las parejas, o aquellas que son más atractivas para el sexo opuesto.

Por ejemplo, las hembras de algunas especies se agrupan cuando son sexualmente receptivas. Es común que los machos de estas especies compitan por el acceso a los grupos de hembras. La competencia por los grupos de hembras favorece los machos combativos (figura 17.12A).

Otro ejemplo son los machos o hembras que son más exigentes en la elección de su pareja y que, por lo tanto, actúan como agentes selectivos dentro de su misma especie. Las hembras de algunas especies buscan a su pareja entre los machos que exhiben las señales especie-específicas como una apariencia especializada o un comportamiento de cortejo (figura 17.12B). Estas señales incluyen partes del cuerpo o comportamientos llamativos, o caracteres que pueden ser un obstáculo físico y que pueden atraer a los depredadores. Sin embargo, la sobrevivencia de un macho llamativo, a pesar de su desventaja evidente, implica salud y vigor, dos caracteres que pueden mejorar las oportunidades de una hembra de producir descendencia sana y vigorosa. Los machos seleccionados transmiten los alelos de sus caracteres atractivos a la siguiente generación de machos y las hembras heredan a la siguiente generación de hembras los caracteres que influyen sobre la selección de pareja.

La selección sexual puede dar origen a caracteres muy exagerados. Por ejemplo, la mosca malaya de ojos pedunculados, éstos se encuentran en los extremos de largos tallos oculares que les proporcionan un valor sexual adaptativo: las moscas femeninas prefieren aparearse con los machos que tienen los tallos oculares más largos (figura 17.12C).

**polimorfismo balanceado** Conservación de la alta frecuencia de dos o más alelos de un carácter en una población como resultado de la selección natural contra los homocigotos.

**selección sexual** Modo de selección natural en la cual algunos individuos de una población se reproducen mucho más que otros porque son mejores para asegurar pareja.



**Figura 17.12**

La selección sexual en acción.

**A** Los elefantes marinos machos luchan por el acceso sexual a un grupo de hembras.

**B** Un ave del paraíso macho exhibe su llamativo cortejo que ha capturado la mirada (y quizá el interés sexual) de una hembra. Las hembras de esta especie son muy selectivas; un macho se aparea con cada hembra que lo acepta.

**C** Las moscas de ojos pedunculados se agrupan en raíces aéreas para aparearse. Las hembras prefieren los machos con los tallos oculares más largos. Esta fotografía, tomada en Malasia, muestra un macho con tallos oculares muy largos (*arriba*) que ha capturado el interés de las tres hembras que se encuentran debajo de él.

**Polimorfismo balanceado** Cualquier modo de selección natural puede resultar en un **polimorfismo balanceado**. En este estado, dos o más alelos son conservados en una población con una frecuencia relativamente alta por un ambiente que favorece los heterocigotos (individuos con alelos diferentes de un gen).

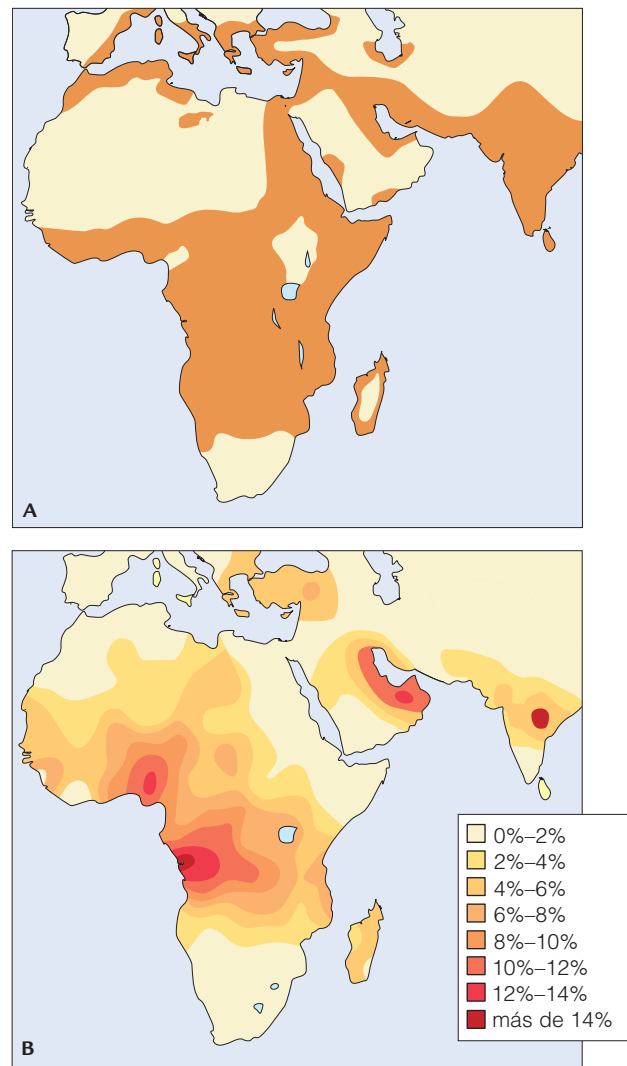
Considera el gen que codifica la cadena de la beta globina de la hemoglobina, la cual es una proteína que transporta oxígeno en la sangre. El alelo *HbA* es el alelo normal de este gen. El alelo *HbS* codominante porta una mutación que causa la anemia falciforme (sección 9.6).

Los individuos homocigotos para el alelo *HbS* es normal que mueran en la pubertad o poco después de cumplir los 20 años. A pesar de ser tan dañino, el alelo *HbS* persiste con una frecuencia muy alta entre las poblaciones de las regiones tropicales y subtropicales de Asia y África. ¿Por qué? Las poblaciones con la mayor frecuencia del alelo *HbS* son aquellas que tienen la mayor incidencia de malaria (figura 17.13). Los mosquitos transmiten a los humanos el parásito protista *Plasmodium*, que causa la malaria. El *Plasmodium* se multiplica en el hígado y después en los glóbulos rojos de la sangre. Durante episodios recurrentes de la grave enfermedad, las células se rompen y liberan nuevos parásitos.

Resulta que la gente que tiene tanto la hemoglobina normal como la falciforme tiene más probabilidades de sobrevivir a la malaria que la gente que sólo tiene la hemoglobina normal. Esta observación se puede explicar por varios mecanismos. Por ejemplo, en los heterocigotos *HbA/HbS*, los glóbulos rojos infectados con *Plasmodium* algunas veces adquieren la forma de una hoz. La forma anormal de estas células llama la atención del sistema inmune, el cual, las destruye junto con los parásitos que alojan. En cambio, los glóbulos rojos infectados con *Plasmodium* de los individuos *HbA/HbA* son todos esféricos, por lo que el parásito puede permanecer dentro de ellos oculto del sistema inmune.

En áreas donde la malaria es común, la persistencia del alelo *HbS* es producto de un compromiso entre dos males. Tanto la malaria como la anemia falciforme son potencialmente letales. Los heterocigotos *HbA/HbS* tienen mayores probabilidades de sobrevivir que los homocigotos *HbA/HbA*. Los heterocigotos no son saludables por completo, pero producen suficiente hemoglobina para sobrevivir. Con o sin la malaria, los heterocigotos tienen más probabilidad de sobrevivir lo suficiente para reproducirse que los homocigotos *HbS/HbS*. El resultado es que casi un tercio de las

personas que habitan en las regiones del mundo con mayor incidencia de malaria es heterocigoto para el alelo *HbS*.



**Figura 17.13** La malaria y la anemia falciforme.

**A** Distribución de los casos de malaria (*naranja*) reportados en África, Asia y Medio Oriente en 1920, antes del comienzo de los programas de control de mosquitos, los cuales transmiten el parásito protista que ocasiona la enfermedad.

**B** Distribución (por porcentaje) de las personas que portan el alelo de las células falciformes. Observa la correlación entre los mapas.

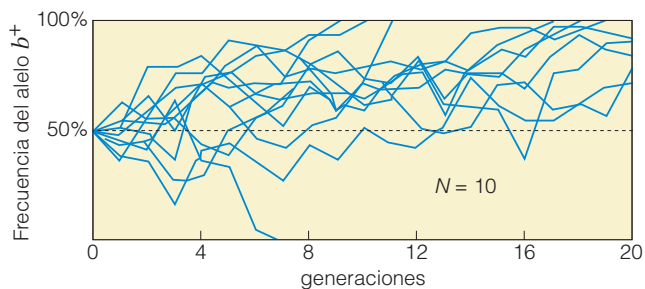
### Para repasar en casa ¿Cómo mantiene la diversidad la selección natural?

- › En la selección sexual, un carácter es adaptativo si proporciona una ventaja para que un individuo asegure pareja. La selección sexual refuerza las diferencias fenotípicas entre machos y hembras y, en algunas ocasiones, genera caracteres exagerados.
- › Las presiones ambientales que favorecen los individuos heterocigotos pueden conducir a un polimorfismo balanceado.



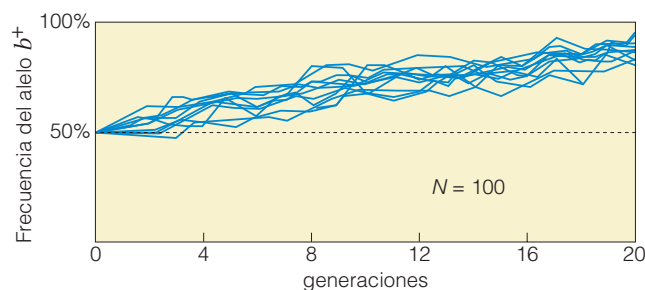
- En especial en las poblaciones pequeñas, los cambios aleatorios en las frecuencias de los alelos pueden conducir a la pérdida de diversidad genética.
- ◀ Vínculos a Probabilidad y errores de muestreo 1.8, Locus 13.2, Síndrome de Ellis-van Creveld 14.2

La **deriva génica** es un cambio aleatorio en la frecuencia de los alelos durante un lapso de tiempo, provocado simplemente por la probabilidad. Explicamos la deriva génica en términos de probabilidad, es decir, de la posibilidad de que un evento ocurra. Recuerda que el tamaño de la muestra es importante en la probabilidad (sección 1.8). Por ejemplo, cada vez que echas un volado con una moneda, existe 50 por ciento de probabilidad de que obtengas una cara. En 10 volados puedes obtener un número de caras que sea muy distinto de 50 por ciento. Pero en 1000 volados, la proporción será mucho más cercana a 50 por ciento. Podemos aplicar la misma regla a las poblaciones: mientras más grande sea la población, menor será el impacto de los cambios en las frecuencias alélicas.



$N$  = número de individuos que se reproducen en cada generación

**A** El tamaño de estas poblaciones de escarabajos se mantuvo en 10 individuos. El alelo  $b^+$  se perdió en una población (una línea de la gráfica intersecta el eje  $x$  en el 0).



$N$  = número de individuos que se reproducen en cada generación

**B** El tamaño de estas poblaciones se mantuvo en 100 individuos. La deriva fue menor en estas poblaciones que en las poblaciones pequeñas mostradas en **A**.

**Figura 17.14 Animada** Deriva génica en los escarabajos de la harina (*Tribolium castaneum*, mostrado en la imagen de la izquierda sobre una hojuela de cereal). Los escarabajos heterocigotos seleccionados de forma aleatoria para los alelos  $b^+$  y  $b$  se mantuvieron en las poblaciones de **A** 10 individuos o **B** 100 individuos durante 20 generaciones.



Las líneas de la gráfica en **B** tienen menos variación que las de **A**, indicando que la deriva génica fue mayor en los grupos de 10 escarabajos y menor en los de 100. Observa que el promedio de la frecuencia del alelo  $b^+$  es casi la misma en ambos grupos, una señal de que la selección natural estaba funcionando: el alelo  $b^+$  fue muy poco favorecido.

►► **Adivina:** ¿En cuántas poblaciones se fijó el alelo  $b^+$ ?

Respuesta: En seis

Imagina dos poblaciones, una con 10 y otra con 100 individuos. Si el alelo  $X$  está presente en ambas poblaciones con una frecuencia de 10 por ciento, entonces sólo una persona de la población pequeña portará el alelo. Si esta persona muere sin reproducirse, entonces el alelo desaparecerá de la población. Sin embargo, en la población más grande el alelo está presente en 10 personas. Para que el alelo desapareciera, las 10 personas tendrían que morir antes de reproducirse. Por lo tanto, la probabilidad de que el alelo  $X$  desaparezca es mayor en la población pequeña que en la grande. Steven Rich y sus colegas demostraron este efecto en las poblaciones de escarabajos de la harina (figura 17.14).

La deriva génica puede conducir a la pérdida de la diversidad génica en una población. Este resultado es posible en todas las poblaciones, pero es más probable que ocurra en las pequeñas. Cuando todos los individuos de una población son homocigotos para un alelo, podemos decir que el alelo ha sido **fijado**. La frecuencia de un alelo que ha sido fijado no cambiará a menos de que una mutación u otro proceso introduzcan un alelo distinto en la población.

**Cuellos de botella** La deriva génica puede ser dramática cuando unos cuantos individuos reconstruyen una población o comienzan una nueva, como ocurre después de un **cuello de botella**. Un cuello de botella es una disminución drástica del tamaño de una población, provocada por una fuerte presión de selección. Por ejemplo, la caza excesiva redujo la población de elefantes marinos del norte (mostrados en la figura 17.12A) hasta alcanzar tan sólo 20 individuos a finales de 1890. Después de haberse implementado las restricciones de caza, la población se recuperó hasta alcanzar unos 170 000 individuos, pero cada individuo de la población es homocigoto para cada uno de los locus analizados hasta el día de hoy. La deriva génica posterior al cuello de botella fijó todos los alelos en esta población.

Los cuellos de botella también pueden ocurrir cuando un pequeño grupo de individuos funda una nueva población. Si las frecuencias alélicas del grupo no son representativas de la población original, entonces la nueva población tampoco lo será. Este resultado es conocido como **efecto fundador**. Si un grupo fundador es muy pequeño, la diversidad genética de la nueva población será muy reducida. Imagina que un ave marina aterriza en medio de una población de plantas en tierra firme. En el acervo génico de esta población, la mitad de los alelos que determinan el color de las flores especifican flores blancas y la mitad restante especifica flores amarillas. Unas cuantas semillas se adhieren a las plumas del ave. El ave vuela hacia una isla lejana y las semillas caen justo ahí. Si la mayoría de las semillas era homocigota para el alelo de las flores amarillas, entonces la frecuencia de dicho alelo en la población será mucho mayor que 50 por ciento.

**cuello de botella** Reducción del tamaño de una población que disminuye de manera considerable su diversidad genética.

**deriva génica** Cambio en las frecuencias alélicas de una población y que son consecuencia de la probabilidad.

**efecto fundador** Cambio en las frecuencias alélicas que ocurre cuando un número pequeño de individuos establece una nueva población.

**endogamia** Reproducción entre parientes cercanos.

**fijado** En referencia a un alelo para el cual todos los integrantes de una población son homocigotos.

## 17.9 Flujo génico



**Figura 17.15** Bebé amish que padece el síndrome de Ellis-van Creveld. Este síndrome se caracteriza porque los individuos que lo padecen, entre otros síntomas, presentan enanismo, polidactilia y defectos del corazón. El alelo recesivo que lo causa es común en el grupo amish del condado de Lancaster, Pensilvania en Estados Unidos y es consecuencia del efecto fundador y de una endogamia moderada en la población.

La deriva génica afecta las frecuencias alélicas en las poblaciones endogámicas. La **endogamia** es la reproducción no aleatoria o la reproducción entre parientes cercanos, quienes comparten más alelos que los individuos no emparentados. La endogamia reduce la diversidad genética de una población. La pérdida de la diversidad genética tiende a tener efectos negativos porque significa que un mayor número de individuos en la población son homocigotos para alelos recesivos que pueden tener efectos perjudiciales. Es por ello que la mayoría de las sociedades prohíben o desalientan el incesto, o la reproducción entre padres e hijos o entre hermanos.

Un ejemplo de los efectos de la endogamia es el grupo de la congregación amish del condado de Lancaster en Pensilvania, Estados Unidos. Las personas de este grupo se casan sólo entre miembros de su comunidad. El matrimonio con miembros de otros grupos no está permitido y no se acepta la incorporación de “personas ajenas” a la comunidad. Como resultado, las poblaciones amish son moderadamente endogámicas y muchos de sus integrantes son homocigotos para alelos dañinos. La población de Lancaster tiene una frecuencia elevada muy inusual del alelo recesivo que causa el síndrome de Ellis-van Creveld (figura 17.15). El origen de este alelo ha sido rastreado hasta un hombre y su mujer, sólo dos personas de un grupo de 400 amish que inmigraron hacia Estados Unidos a mediados del siglo XVIII. Como resultado del efecto fundador y de la endogamia, cerca de una de cada ocho personas de la población son heterocigotas para el alelo y una de cada 200 son homocigotas.

### Para repasar en casa ¿Cómo se reduce la diversidad genética de una población?

- › La deriva génica o el cambio aleatorio en las frecuencias alélicas puede reducir la diversidad genética de una población. Su mayor efecto es sobre las poblaciones pequeñas, como aquellas que resisten un cuello de botella.

- › Los individuos, junto con sus alelos, entran y salen de las poblaciones. Este flujo de alelos contrarresta el cambio genético que tiende a ocurrir entre una población.

◀ [Vínculo a Plantas transgénicas 15.7](#)

Los individuos tienden a aparearse o reproducirse de manera más frecuente con miembros de su propia población. Sin embargo, la mayoría de las poblaciones de una especie no está por completo aislada una de otra, por lo que puede haber apareamiento entre los miembros de poblaciones cercanas. También, algunas veces los individuos abandonan una población para unirse a otra. En esas ocasiones ocurre el intercambio de alelos entre poblaciones distintas, también conocido como **flujo génico**. El flujo génico estabiliza las frecuencias de los alelos, por lo que contrarresta los efectos de las mutaciones, la selección natural y la deriva génica.

El flujo génico es típico entre las poblaciones de animales, las cuales tienden a ser más móviles, pero también ocurre en las poblaciones de plantas. Considera las bellotas que son dispersadas por los azulejos cuando colectan nueces para el invierno. Cada otoño, los azulejos visitan una y otra vez los robles que producen bellotas y entierran las bellotas que colectan en el suelo de los territorios que habitan, los cuales pueden ser mayores a un kilómetro (figura 17.16). Los azulejos propagan las bellotas (y con ellas sus alelos) entre las poblaciones de robles que de otra forma estarían aisladas.



**Figura 17.16** Un azulejo, el vehículo que ayuda a mantener el flujo génico entre las poblaciones separadas de robles.

El flujo génico también ocurre en las plantas cuando el polen es transferido de un individuo hacia otro, con frecuencia a lo largo de grandes distancias. Muchas personas que se oponen a la ingeniería genética argumentan que puede ocurrir flujo génico entre un organismo transgénico y los organismos de poblaciones silvestres por medio del polen. Los genes de la resistencia a los herbicidas y el gen Bt (sección 15.7) han sido encontrados en las malas hierbas y plantas no modificadas que crecen cerca de los campos de plantas transgénicas. Los efectos a largo plazo de este tipo de intercambios se desconocen.

**flujo génico** Movimiento de los alelos entre distintas poblaciones.

### Para repasar en casa ¿Cómo afecta el flujo génico las frecuencias alélicas en una población?

- › El flujo génico es el movimiento físico de alelos entre distintas poblaciones. Tiende a contrarrestar los efectos evolutivos de las mutaciones, la selección natural y la deriva génica.

- › La especiación difiere en sus detalles pero los mecanismos de aislamiento reproductivo siempre forman parte del proceso.
- ◀ Vínculos a Cigoto 12.2, Meiosis 12.3

Las mutaciones, la selección natural y la deriva génica operan sobre todas las poblaciones naturales y lo hacen de manera independiente en las poblaciones que evitan la endogamia. Cuando el flujo génico no puede mantener las similitudes entre dos poblaciones, en cada una de ellas se acumulan diferentes cambios genéticos. Tarde o temprano, las poblaciones serán tan distintas que las clasificaremos como especies diferentes. El proceso evolutivo mediante el cual se originan nuevas especies es llamado **especiación**.

La evolución es un proceso dinámico, extravagante, desordenado y en marcha continua, que puede ser un reto para quienes gustan de las categorías bien definidas. La especiación ofrece un ejemplo perfecto, porque rara vez ocurre en un tiempo preciso. A menudo, los individuos de poblaciones divergentes continúan reproduciéndose entre sí y las poblaciones que ya han divergido pueden reunirse de nuevo para reproducirse entre sí.

Cada vez que ocurre un evento de especiación, ocurre de manera única, porque cada especie es el producto de su historia evolutiva única. Sin embargo, podemos identificar algunos

patrones recurrentes. Por ejemplo, el aislamiento reproductivo siempre es parte de la especiación. El **aislamiento reproductivo** se refiere a la interrupción del intercambio génico entre las poblaciones. Es parte del proceso mediante el cual las especies sexuales adquieren y mantienen separada su identidad. Al prevenir el éxito de la reproducción entre poblaciones distintas, el aislamiento reproductivo refuerza las diferencias entre las poblaciones divergentes. Se dice que el aislamiento es precigótico si la polinización o el apareamiento no pueden llevarse a cabo, o si los cigotos no pueden formarse. Si los híbridos se forman pero son incompatibles o infértiles, entonces el aislamiento es postcigótico (figura 17.17).

### Mecanismos de aislamiento reproductivo



**Aislamiento temporal** Algunas poblaciones no pueden reproducirse porque difiere el tiempo en que ocurre su reproducción. Las cigarras periódicas (*recuadro*) nos ofrecen un ejemplo. Estos insectos maduran debajo del suelo, alimentándose de raíces y, una vez alcanzada la madurez, emergen para reproducirse.

Tres especies de cigarras se reproducen cada 17 años. Cada una tiene una especie hermana con una forma y comportamiento casi idénticos, excepto porque la especie hermana emerge después de un ciclo de 13 años y no de 17. Las especies hermanas tienen el potencial para reproducirse, pero coinciden cada ¡221 años!

**Aislamiento mecánico** En algunos casos, el tamaño o la forma de las partes reproductivas de un individuo evita que se aparee con miembros de otra población. Por ejemplo, la salvia negra (*Salvia mellifera*) y la salvia blanca (*S. apiana*) crecen en la misma área, pero es raro que produzcan híbridos porque las flores de las dos especies se han especializado para diferentes polinizadores (figura 17.18). Los abejorros carpinteros, las polillas halcón y otros insectos de gran tamaño polinizan las flores de salvia blanca cuando fuerzan los pétalos para tener acceso al néctar oculto en su interior. Las abejas son muy pequeñas para contactar las partes reproductivas de una flor de salvia blanca, pero son del tamaño exacto para polinizar las flores de salvia negra. El peso de las abejas más grandes que se posan sobre las pequeñas flores de salvia negra perfora los delicados pétalos cerrados de las pequeñas flores. Los abejorros perforan los pétalos de la flor para acceder al néctar, por lo que no tocan las partes reproductivas de la flor y no pueden polinizarlas.

**Aislamiento ecológico** Las poblaciones adaptadas a diferentes microambientes de la misma región pueden estar aisladas ecológicamente. Por ejemplo, dos especies de manzanita (una planta) nativas de la Sierra Nevada en Estados Unidos, rara vez producen híbridos. Una de las especies está mejor adaptada para conservar el agua en los ambientes secos de las laderas rocosas. La otra especie habita en pendientes reducidas donde la carencia de agua no es un problema. La separación física provoca que la polinización entre las especies sea muy poco probable.

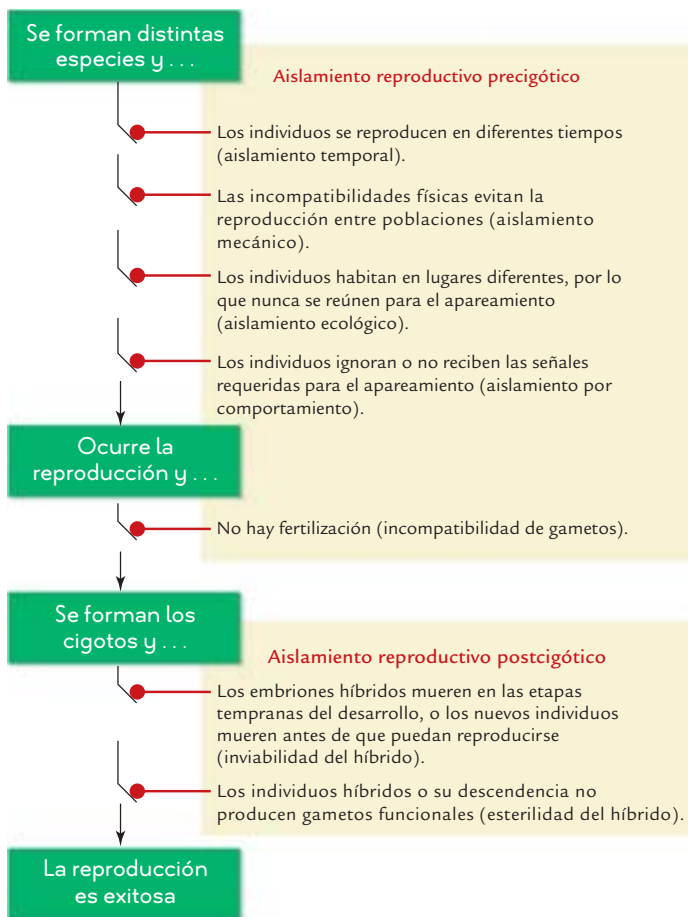


Figura 17.17 Animada Cómo el aislamiento reproductivo evita la reproducción.



**A** La salvia negra es polinizada sobre todo por abejas y otros insectos pequeños.



**B** Las flores de la salvia negra son demasiado delicadas para soportar los insectos grandes. Los insectos grandes acceden a las pequeñas flores de la salvia al perforar los pétalos, como lo hace este abejorro carpintero. Esta manera de acceder al néctar evita que tengan contacto con las partes reproductivas de la flor.



anteras

estigma

**C** Las partes reproductivas de la flor (anteras y estigma) de la salvia blanca están muy alejadas de los pétalos para ser polinizadas por las abejas, por lo tanto las abejas no polinizan estas flores. Las flores de la salvia blanca son polinizadas en especial por abejorros y polillas, que son grandes para tocar las anteras y estambres de las flores mientras apartan los pétalos para acceder al néctar.

**Figura 17.18**

El aislamiento mecánico en la salvia.

**Aislamiento conductual** En los animales, las diferencias en el comportamiento pueden detener el flujo génico entre especies relacionadas. Por ejemplo, los machos y hembras de algunas especies de aves realizan exhibiciones como parte de su cortejo antes del sexo (figura 17.19). Una hembra reconoce las vocalizaciones y los movimientos de un macho de su especie como la antesala del sexo, pero las hembras de otras especies no suelen reconocerlos de igual manera.

**Incompatibilidad de gametos** Aun cuando los gametos de dos especies distintas puedan reunirse, suelen tener incompatibilidades moleculares que evitan su fusión. La incompatibilidad de los gametos puede ser la primera ruta hacia la especiación de animales en los que la fertilización de los óvulos ocurre por la liberación del espermatozoide en el agua.



**Figura 17.19**

Aislamiento conductual. El cortejo especie-específico precede el sexo entre varias aves, incluidos estos albatros.

**aislamiento reproductivo** Ausencia de flujo génico entre las poblaciones; siempre es parte de la especiación.

**especiación** Uno de varios procesos por los cuales surgen nuevas especies.

**Inviabilidad del híbrido** Conforme las poblaciones divergen, también lo hacen sus genes. Incluso los cromosomas de las especies que han divergido poco pueden tener diferencias mayores. Por lo tanto, un cigoto híbrido puede tener genes sobrantes, faltantes, o genes con productos incompatibles. Si las incompatibilidades genéticas interrumpen el desarrollo, el embrión híbrido puede morir. La descendencia híbrida que sobrevive suele tener una adecuación reducida. Por ejemplo, los ligres o tigones (la descendencia de leones y tigres) tienen más problemas de salud y una menor expectativa de vida que los individuos de cualquiera de las dos especies parentales.

**Esterilidad del híbrido** Algunas cruces interespecíficas producen una descendencia robusta pero estéril. Por ejemplo, el apareamiento entre un caballo hembra (64 cromosomas) y un asno macho (62 cromosomas) produce una mula. Los 63 cromosomas de la mula no pueden formar pares durante la meiosis, por lo que este animal produce muy pocos gametos viables.

Cuando los híbridos son fértiles, su descendencia suele tener una adecuación menor entre cada generación sucesiva. La causa puede ser la incompatibilidad entre el ADN nuclear y el ADN mitocondrial (el ADN mitocondrial es heredado sólo por la madre).

### Para repasar en casa ¿Cómo las especies consiguen y mantienen separada su identidad?

- La especiación es un proceso evolutivo mediante el cual se forman nuevas especies y que varía en sus detalles y duración.
- El aislamiento reproductivo, el cual ocurre mediante uno de varios mecanismos, siempre es parte de la especiación.



- › En la especiación alopátrica, una barrera física surge e impide el flujo génico entre poblaciones.
- ◀ Vínculos a Islas Galápagos 16.4, Tectónica de placas 16.7

Los cambios genéticos que conducen a nuevas especies pueden comenzar con la separación física entre poblaciones, por lo tanto la **especiación alopátrica** es una vía para la formación de nuevas especies (*allos*, diferente; *patria*, familia o clan). En este modo de especiación, una barrera física separa dos poblaciones e impide el flujo génico entre ellas. Después, los mecanismos de aislamiento actúan de tal forma que, aun si las poblaciones se encuentran de nuevo en un futuro, sus individuos no podrán reproducirse.

Las poblaciones de la mayoría de las especies están separadas por alguna distancia y el flujo génico entre ellas es intermitente. La forma en que una barrera geográfica puede bloquear el flujo génico depende de si un organismo se desplaza, de cómo lo hace (nadando, caminando o volando) y de cómo se reproduce (por ejemplo, por fertilización interna o por dispersión de polen). Una barrera geográfica puede surgir en un instante o tardar todo un eón en aparecer. La muralla China es un ejemplo de una barrera que surgió de manera abrupta. Conforme fue construida, interrumpió el flujo génico entre las poblaciones de plantas polinizadas por insectos. La comparación de las secuencias del ADN muestra que los árboles, arbustos y hierbas de cada lado de la muralla están divergiendo de forma genética.

El aislamiento geográfico suele ocurrir mucho más lento. Por ejemplo, tomó millones de años de movimientos de placas tectónicas (sección 16.7) para que los continentes de Norte y Sudamérica se acercaran lo suficiente para colisionar. El puente donde ahora se

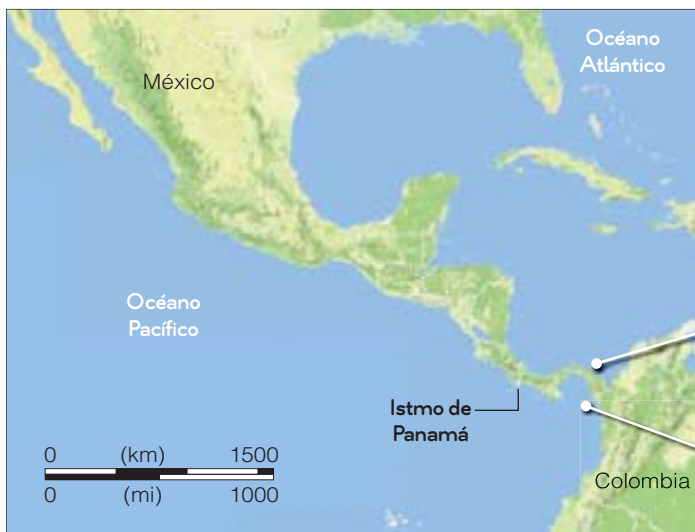
conectan los dos continentes se llama Istmo de Panamá. Cuando este istmo se formó hace casi 4 millones de años, interrumpió el flujo de agua, pues separó un extenso océano en lo que ahora son los océanos Pacífico y Atlántico y, por lo tanto, cortó también el flujo génico entre las poblaciones de organismos acuáticos (figura 17.20).

### Especiación en los archipiélagos

Los cayos de Florida, Estados Unidos y algunas otras cadenas de islas, están tan cerca de la tierra continental que el flujo génico no está del todo interrumpido, por lo que en dichos sitios se conocen pocos ejemplos de especiación. Las islas de Hawái, las Islas Galápagos y algunas otras cadenas de islas son archipiélagos. Estas islas remotas y aisladas surgieron a partir de puntos calientes en el fondo oceánico. Como son las cimas de volcanes, podemos asumir que sus superficies ardientes fueron, en un inicio, lugares estériles e inhóspitos para la vida.

Los vientos o corrientes en ocasiones acarrear algunos individuos desde la tierra continental hasta una isla de un archipiélagos. Si los individuos se reproducen, sus descendientes pueden establecer una población en la isla. El océano extenso que rodea la isla funciona como una barrera geográfica que impide el flujo génico. Por lo tanto, con el paso de las generaciones, la población de la isla diverge de la especie continental.

Los individuos de la población divergente pueden colonizar otras islas del archipiélagos. Los diferentes hábitats y presiones de selección de cada isla pueden fomentar una mayor divergencia con respecto a las especies ancestrales. Aun cuando las poblaciones se hayan diferenciado en especies distintas, algunos individuos pueden regresar a una isla colonizada por sus ancestros.



**Figura 17.20** Especiación alopátrica en los camarones del género *Alpheus*. Cuando se formó el istmo de Panamá (arriba) hace 4 millones de años, interrumpió el flujo génico entre las poblaciones de estos camarones. Ahora, los individuos de los lados opuestos del istmo son tan similares que se pueden reproducir, pero están aislados conductualmente: en lugar de reproducirse cuando son reunidos, utilizan sus pinzas para atacarse. Las fotos del lado derecho muestran dos individuos de las muy cercanas especies que habitan en lados opuestos del istmo.





Akekee ( <i>Loxops caeruleirostris</i> )	Pinzón de Nihoa ( <i>Telespiza ultima</i> )	Palila ( <i>Loxioides bailleui</i> )	Pico de loro de Maui ( <i>Pseudonestor xanthophrys</i> )	Apapane ( <i>Himatione sanguinea</i> )
Insectos, arañas, néctar; selva alta	Insectos, brotes, semillas, flores, huevos de aves marinas; pendientes rocosas o llenas de arbustos	Semillas de mamane, brotes, flores, bayas, insectos; bosques secos de alta montaña	Larvas de insectos, pupas, orugas; bosques de montaña, maleza densa	Néctar, orugas y otros insectos, arañas; bosques de alta montaña

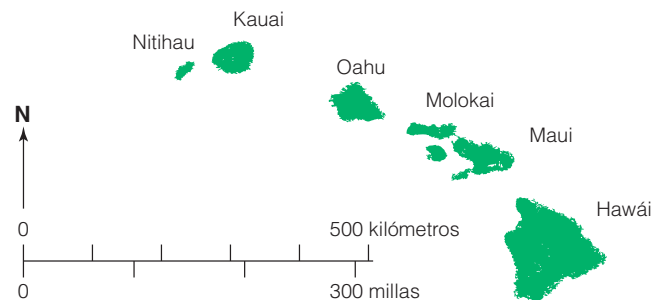


Poouli ( <i>Melamprosops phaeosoma</i> )	Alauahio de Maui ( <i>Paroreomyza montana</i> )	Amakihi de Kauai ( <i>Hemignathus kauaiensis</i> )	Akiapolaau ( <i>Hemignathus munroi</i> )	Akohekohe ( <i>Palmeria dolei</i> )	Iiwi ( <i>Vestiaria coccinea</i> )
Caracoles de árboles, insectos del sotobosque; el último murió en el 2004	Insectos que habitan en corteza o en las hojas, algunos néctares; selva alta	Insectos de la corteza de los árboles, arañas, néctar; selva alta	Busca y extrae insectos de grandes árboles; selva alta	Con predominancia néctar de árboles con flores, algunos insectos, polen; selva alta	En su mayoría néctar (flores de ohia, lobelias, mentas), algunos insectos; selva alta

**Figura 17.21 Animada** Especiación alopátrica en un archipiélago.

Los archipiélagos, como el formado por las islas hawaianas (*derecha*), están separados del continente por miles de kilómetros de océano y representan una barrera geográfica que impide el flujo génico entre los colonizadores de una isla y las poblaciones continentales. Cuando los colonizadores se dispersan hacia las otras islas de la cadena ocurre una mayor divergencia.

Arriba, algunas de las especies conocidas de mieleros hawaianos, con algunos de sus alimentos y hábitats predilectos. Los picos y comportamientos especializados adaptaron a los mieleros para que se alimentaran de algunos insectos, semillas, frutas, néctar y otro tipo de alimentos. Las comparaciones entre sus secuencias de ADN sugieren que los ancestros de todos los mieleros hawaianos se asemejan al carpodaco doméstico (*Carpodacus*) del lado izquierdo.



El archipiélago de Hawái está conformado por 19 islas y más de 100 atolones que se extienden a lo largo de 2400 kilómetros en el océano Pacífico. Los hábitats sobre las masas de tierra de estos archipiélagos varían desde lechos de lava, bosques tropicales y pastizales hasta bosques secos y montañas cubiertas de nieve. Las primeras aves que las colonizaron encontraron un buffet de frutas, semillas, néctar e insectos apetitosos. La ausencia de competencia y de depredadores en estos hábitats ricos y deshabitados estimularon la rápida especiación. La **figura 17.21** nos da pistas sobre la

variación entre los mieleros hawaianos, descendientes de las especies de pinzones que arribaron al archipiélago hace unos 3.5 millones de años. Los mieleros hawaianos, junto con miles de especies más, son exclusivos del archipiélago de Hawái.

**Para repasar en casa ¿Qué pasa después de que surge una barrera física que evita la reproducción entre poblaciones?**

➤ Una barrera física que interviene entre las poblaciones o subpoblaciones de una especie interrumpe el flujo génico entre ellas. Cuando el flujo génico desaparece, las divergencias genéticas dan lugar a nuevas especies. Este proceso es llamado especiación alopátrica.

**especiación alopátrica** Patrón de especiación en el que una barrera física separa los miembros de una población e impide el flujo génico entre ellos.

- Algunas veces puede haber especiación entre las poblaciones sin la necesidad de una barrera física que obstruya el flujo génico entre ellas.
- ◀ Vínculos a Poliploidía 14.6, Adecuación 16.4

### Especiación simpátrica

En la **especiación simpátrica** (*sim* significa juntos), las poblaciones que habitan en la misma región geográfica pueden experimentar especiación aun en ausencia de una barrera física que las separe.

La especiación simpátrica puede ocurrir en un instante como consecuencia de un cambio en el número cromosómico. Alrededor de 95 por ciento de las especies de helechos y de 70 por ciento de las especies de plantas con flor, así como algunas coníferas, insectos y otros artrópodos, moluscos, peces, anfibios y reptiles, son poliploides. Recuerda que el número cromosómico puede cambiar como resultado de una no disyunción (sección 14.6). El trigo común surgió porque se multiplicó el número cromosómico de la descendencia de los híbridos que produjeron especies relacionadas (figura 17.22). En las plantas con flor, un cambio en el número cromosómico también puede surgir en un progenitor. Si la división mitótica de una célula somática falla, las células poliploides que resultan pueden proliferar para formar brotes y flores. Si estas flores se autofertilizan pueden producir una nueva especie.

La especiación simpátrica también puede ocurrir sin cambios en el número cromosómico. Las plantas de la salvia que están aisladas de manera mecánica y de la cual aprendiste en la sección 17.10, experimentan eventos de especiación sin barreras físicas que impidan el flujo génico. Otro ejemplo son las más de 500 especies de cíclidos (peces de agua dulce) que experimentan especiación en las aguas poco profundas del lago Victoria. Este extenso lago de agua dulce se localiza en una elevada planicie africana del Gran Valle del Rift, aislado de la afluencia de ríos. Desde que el lago Victoria se formó hace alrededor de 400 000 años, se ha secado en más de tres ocasiones. Las comparaciones entre las secuencias de ADN de los peces indican que casi todas las especies de cíclidos

de este lago surgieron después del último periodo de sequía, el cual ocurrió hace 12 400 años. ¿Cómo pudieron surgir tantas especies en tan poco tiempo? La respuesta comienza con las diferencias en el color de la luz del ambiente y la claridad del agua en diferentes partes del lago. El agua absorbe la luz azul, por lo que mientras mayor sea la profundidad, menor será la luz azul que la penetra. La luz en las aguas poco profundas es principalmente azul, pero la luz que penetra en las aguas profundas es predominantemente roja.

Los cíclidos del lago Victoria varían en color y en sus patrones de coloración (figura 17.23). Fuera de cautiverio, las hembras de los cíclidos rara vez se aparean con machos de otras especies. Si pueden elegir, prefieren los colores brillantes de los machos de su propia especie. Su preferencia tiene bases moleculares en los genes que codifican los pigmentos del ojo sensibles a la luz. Los pigmentos que producen las especies que habitan en las aguas poco profundas y claras son más sensibles a la luz azul. Los machos de estas especies también son los más azules. Los pigmentos que producen las especies que habitan en las aguas profundas y más oscuras son más sensibles a la luz roja. Los machos de estas especies tienen las coloraciones más rojas de todas las especies. En otras palabras, los colores que las hembras de los cíclidos distinguen son los mismos que exhiben los machos de su especie. Por lo tanto, es probable que los genes que afectan la percepción del color determinen la selección de parejas y de hábitat. Este tipo de mutaciones es el mecanismo probable mediante el cual ocurre la especiación simpátrica en estas especies de peces.

La especiación simpátrica también ocurrió en las curruacas verdes de Asia Central (*Phylloscopus trochiloides*). Una cadena de poblaciones de estas aves rodea la meseta del Tíbet. Los individuos de las poblaciones adyacentes se reproducen entre sí, excepto por dos poblaciones localizadas en el norte de Siberia. La distribución de los individuos de estas poblaciones se superpone pero no se cruzan entre sí porque no reconocen el canto de los individuos de la otra población. Se han aislado por su comportamiento. Las diferencias genéticas mínimas entre las poblaciones han causado diferencias mayores entre las dos poblaciones del extremo de la cadena. Las poblaciones de la cadena

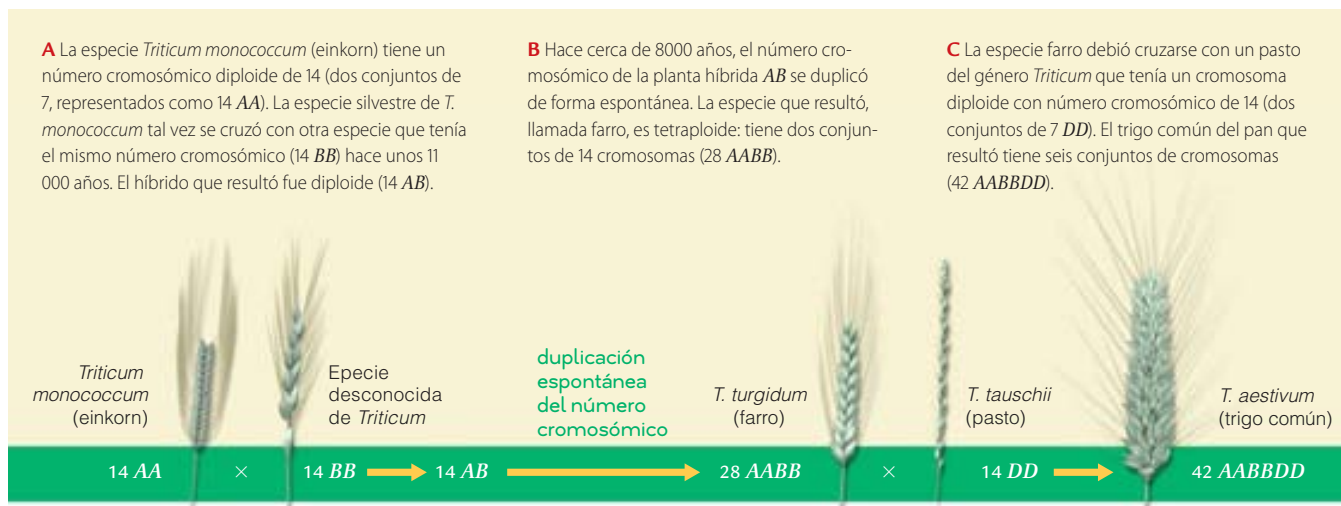


Figura 17.22 Eventos de especiación simpátrica en el trigo.



**Figura 17.23** Pejo rojo, pejo azul: los machos de cuatro especies cercanas de cíclidos nativos del lago Victoria, África. Cientos de cíclidos que habitan en este lago experimentaron especiación simpátrica. Las mutaciones en los genes que afectan la percepción del color en ambientes de menor y mayor profundidad también afectan la selección de sus parejas. Las hembras de los cíclidos prefieren aparearse con los machos de colores brillantes de su misma especie.

» **Adivina:** ¿Qué mecanismo de la selección natural ha conducido la especiación simpátrica en los cíclidos que habitan en el lago Victoria?

Respuesta: Selección sexual

de currucas verdes son conocidas colectivamente como especies anillo. Este tipo de especies representa una paradoja para la gente a la que le gustan las categorías bien definidas: el flujo génico ocurre de manera continua alrededor de la cadena, pero dos poblaciones localizadas en un extremo son dos especies distintas. ¿En dónde dibujamos la línea que separa aquellas especies?

### Especiación parapátrica

La **especiación parapátrica** puede ocurrir cuando una población se extiende a lo largo de una región amplia abarcando diversos hábitats. Los diferentes hábitats ejercen diversas presiones de selección sobre distintas partes de la población y el resultado puede ser divergencias que conduzcan a la especiación. Los híbridos que se forman en la zona de contacto están menos adaptados que los individuos que habitan a cada lado.

Considera los gusanos terciopelo, que se parecen a las orugas, pero que están más relacionados con las arañas. Estos gusanos son depredadores que liberan una especie de pegamento de su cabeza para atrapar insectos. Una vez atrapados en el pegamento, los insectos son presa fácil de los gusanos. Dos especies raras de gusanos terciopelo son nativas de la isla de Tasmania. El gusano terciopelo gigante (*Tasmanipatus barretti*) y el gusano terciopelo ciego (*T. anophthalmus*) se pueden reproducir entre sí, pero sólo lo hacen en un área reducida donde sus hábitats se superponen. La descendencia híbrida es estéril y puede ser la razón por la cual

**especiación parapátrica** Modelo de especiación en el cual diferentes presiones de selección conducen a divergencias entre una población.

**especiación simpátrica** Patrón en el cual la especiación ocurre en ausencia de una barrera física.

**Tabla 17.2** Comparación de los modelos de especiación

Modelo de especiación:	Alopátrica	Simpátrica	Parapátrica
Población original			
Evento inicial:	surge una barrera	cambio genético	ingreso en un nuevo nicho
Ocurre el aislamiento reproductivo			
Surgen nuevas especies:	en aislamiento	dentro de la población	en un nuevo nicho

las especies mantienen identidades separadas aun cuando no hay una barrera física que separe sus poblaciones. La **tabla 17.2** compara la especiación parapátrica con los demás modelos de especiación.

### Para repasar en casa ¿Pueden ocurrir eventos de especiación sin barreras físicas que impidan el flujo génico?

- » En el modelo simpátrico de especiación, nuevas especies surgen a partir de una población aun en la ausencia de una barrera física.
- » En el modelo parapátrico de especiación, las poblaciones que mantienen contacto a través de un límite común evolucionan en especies distintas.



- La macroevolución incluye patrones de cambio como el surgimiento de múltiples especies a partir de una sola, el origen de los grupos mayores y los eventos de extinción masiva.
- ◀ Vínculos a Genes homeóticos 10.3, Escala geológica del tiempo 16.6, Tectónica de placas 16.7

### Patrones de la macroevolución

La microevolución es un cambio en la frecuencia alélica entre una especie o una población. La macroevolución es el nombre que damos a los patrones evolutivos que ocurren a gran escala. Las plantas con flor evolucionaron a partir de las plantas con semilla, los animales con cuatro patas (tetrápodos) evolucionaron a partir de los peces, las aves evolucionaron a partir de los dinosaurios. Todos los anteriores son ejemplos de macroevolución ocurridos durante millones de años.

Un tema central de la macroevolución es que las novedades evolutivas mayores han surgido a partir de la adaptación de una estructura existente que desempeñaba una función completamente distinta. Este fenómeno es llamado preadaptación o **exaptación**. En las especies modernas, algunos caracteres sirven para propósitos diferentes a los que cumplían cuando evolucionaron por primera vez. Por ejemplo, las plumas que permiten volar a las aves modernas son derivados de plumas que evolucionaron por vez primera en algunos dinosaurios. Aquellos dinosaurios pudieron no haber



**Figura 17.24** Ejemplo de estasis. *Arriba*, un fósil de un celacanto de hace 320 millones de años encontrado en Montana, Estados Unidos. *Abajo*, un celacanto (*Latimeria chalumnae*) vivo capturado en 1998 en las aguas de la isla de Célebes. El linaje del celacanto ha cambiado muy poco a través del tiempo evolutivo.

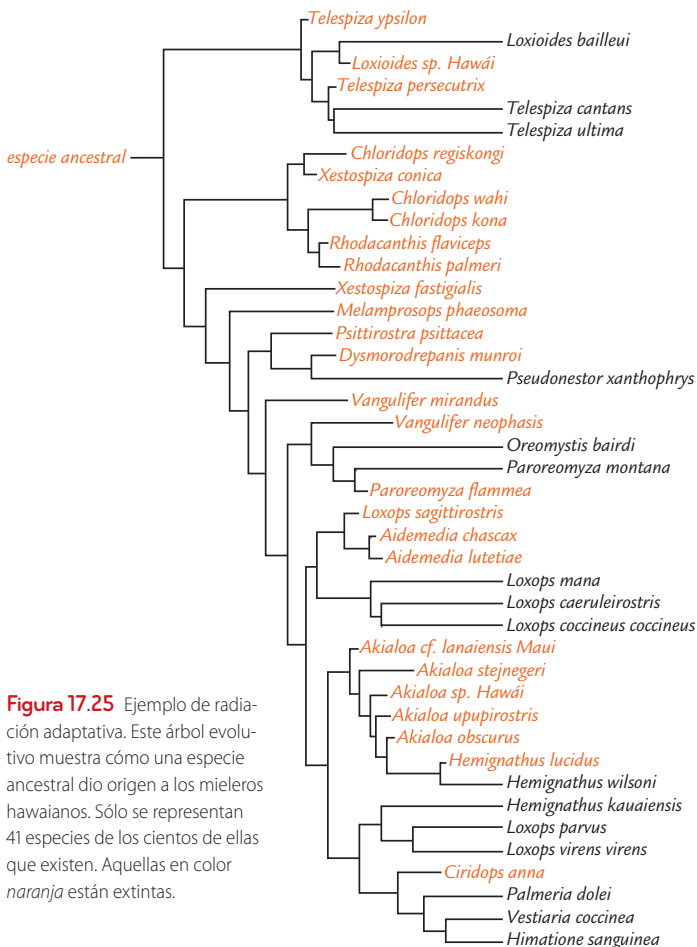
utilizado sus plumas para volar, pero quizá las utilizaban para aislar sus cuerpos. Por lo tanto, decimos que las plumas para el vuelo son una exaptación de las plumas aislantes de los dinosaurios.

**Estasis** En el patrón macroevolutivo más simple, la **estasis**, los linajes persisten durante millones de años con pocos cambios o incluso sin cambio alguno. Considera los celacantos, un orden de peces de aletas lobuladas que se creyó extinto desde hace 70 millones de años, hasta que un pescador capturó uno en 1938. Las especies de celacanto modernas son muy similares a los especímenes fósiles de millones de años de antigüedad (**figura 17.24**).

**Extinciones en masa** Según algunas estimaciones actuales, más de 99 por ciento de las especies que alguna vez existieron se encuentran **extintas**, es decir, desaparecieron irreversiblemente de la Tierra. Junto con las continuas extinciones ocurridas a pequeña escala, el registro fósil indica que han ocurrido más de 20 extinciones en masa, o la pérdida simultánea de varios linajes. Éstas incluyen cinco eventos catastróficos en los cuales desaparecieron la mayoría de las especies de la Tierra (sección 16.6).

**Radiación adaptativa** En el patrón evolutivo conocido como **radiación adaptativa**, un linaje se diversifica muy rápido en varias especies nuevas. La radiación adaptativa puede ocurrir después de que los individuos colonizan un ambiente nuevo que tiene una variedad de hábitats distintos y pocos o ningún competidor. La adaptación de las poblaciones en diferentes regiones de los nuevos ambientes produce nuevas especies. Los mieleros hawaianos, sobre los que leíste en la sección 17.11, surgieron por esta vía (**figura 17.25**).

La radiación adaptativa pudo haber ocurrido después de la evolución de una novedad evolutiva. Una **novedad evolutiva** es un carácter nuevo que permite a su portador explotar un ambiente de manera más eficiente o de una forma novedosa. La evolución de los pulmones es un ejemplo de ello, porque los pulmones fueron una novedad evolutiva que abrió las puertas a la radiación adaptativa de los vertebrados en tierra.



**Figura 17.25** Ejemplo de radiación adaptativa. Este árbol evolutivo muestra cómo una especie ancestral dio origen a los mieleros hawaianos. Sólo se representan 41 especies de los cientos de ellas que existen. Aquellas en color naranja están extintas.



**Figura 17.26** Ejemplo de especies que coevolucionan.

**A** La mariposa azul (*Maculinea arion*) parasita una especie de hormigas rojas, *Myrmica sabuleti*.

**B** En presencia de una hormiga, la oruga de *Maculinea arion*, la cual exuda un tipo de miel, adquiere una forma que asemeja una larva de hormiga. Esto engaña a la hormiga y provoca que la lleve a su nido, en donde la oruga se alimentará de las larvas de hormigas durante los siguientes 10 meses hasta que alcance su etapa de pupa.

Las radiaciones adaptativas también ocurren después de eventos geológicos o climáticos que eliminan algunas especies de un hábitat. Cuando eso sucede, las especies sobrevivientes pueden explotar los recursos de los cuales habían sido excluidos con anterioridad. Ésta fue la manera en que los mamíferos fueron capaces de llevar a cabo una radiación adaptativa después de la desaparición de los dinosaurios.

**Coevolución** El proceso por el cual las interacciones ecológicas entre dos especies provocan que evolucionen de manera conjunta es llamado **coevolución**. En este proceso, una especie actúa como un agente de selección sobre la otra; cada una se adapta a los cambios que ocurren en la otra. A lo largo del tiempo evolutivo, las dos especies pueden volverse muy interdependientes, a tal grado que no podrían sobrevivir solas.

Las relaciones entre las especies que coevolucionaron pueden ser muy intrincadas. Por ejemplo, la mariposa azul (*Maculinea arion*) parasita hormigas rojas (figura 17.26A). Después de eclosionar, la larva (oruga) de una mariposa azul se alimenta de flores silvestres de tomillo y después cae al suelo. Cuando una hormiga roja, que se encuentra con la oruga, hace contacto con ella, la oruga exuda un tipo de miel. La hormiga se alimenta de la miel y continúa contactando a la oruga, quien a la vez sigue exudando miel. Esta interacción continúa durante horas, hasta que el cuerpo de la oruga adquiere una forma que asemeja una larva de hormiga (figura 17.26B). Entonces, la hormiga levanta la oruga y la lleva

hacia su nido, en donde, en la mayoría de los casos, las otras hormigas la matan. La excepción son las hormigas de la especie *Myrmica sabuleti*. Las secreciones de la oruga de *M. arion* engañan a las hormigas para que las traten como si fueran larvas de su misma especie. Durante los siguientes 10 meses, las orugas habitan en el nido y crecen hasta alcanzar proporciones gigantes al alimentarse de las larvas de las hormigas. Después, la oruga experimenta una metamorfosis y se convierte en una mariposa que depositará sus huevos sobre una planta silvestre de tomillo cercana a otro nido de *M. sabuleti*, comenzando de nuevo el ciclo. Esta relación de coevolución entre una hormiga y una mariposa es en extremo específica. Cualquier aumento en la capacidad de las hormigas para identificar las orugas en su nido, selecciona las orugas que mejor engañan a las hormigas, lo cual a la vez selecciona las hormigas que son más capaces de identificar las orugas. Cada especie ejerce una selección direccional sobre la otra.

### Teoría evolutiva

Los biólogos no dudan que ocurra la macroevolución, pero pueden estar en desacuerdo con sus mecanismos. Sin embargo, escogimos categorizar los procesos evolutivos, el mismo cambio genético puede ser la raíz de toda evolución, ya sea rápida o lenta, de gran o pequeña escala. Los cambios drásticos en morfología, siempre y cuando no sean artificios o huecos en el registro fósil, pueden ser el resultado de mutaciones en los genes homeóticos o en otros genes reguladores. La macroevolución puede incluir más procesos que la microevolución. La macroevolución puede ser una acumulación de varios eventos microevolutivos o puede ser un proceso evolutivo completamente diferente. Los biólogos evolutivos pueden no estar de acuerdo con estas y otras hipótesis, pero todas ellas intentan explicar lo mismo: cómo es que todas las especies descienden de ancestros comunes.

**coevolución** Evolución conjunta de dos especies que interactúan entre así; cada especie es un agente de selección para los caracteres de la otra.

**estasis** Patrón evolutivo en el cual un linaje persiste con pocos o ningún cambio a lo largo del tiempo evolutivo.

**exaptación** Adaptación de una estructura existente para un propósito completamente distinto al original; una novedad evolutiva mayor.

**extinto** Especie que ha desaparecido de manera permanente.

**novedad evolutiva** Adaptación evolutiva que proporciona a su portador la oportunidad de explotar un ambiente particular de manera más eficiente o por una vía novedosa.

**radiación adaptativa** Explosión de las divergencias genéticas a partir de un linaje que da origen a muchas especies.

### Para repasar en casa ¿Qué es la macroevolución?

› La macroevolución comprende patrones de cambio evolutivo de gran escala, como las radiaciones adaptativas, coevolución y extinciones en masa.

- › La cladística nos permite organizar nuestro conocimiento sobre cómo se relacionan las especies.
- ◀ Vínculo a Taxonomía 1.5

### Clasificación contra agrupamiento

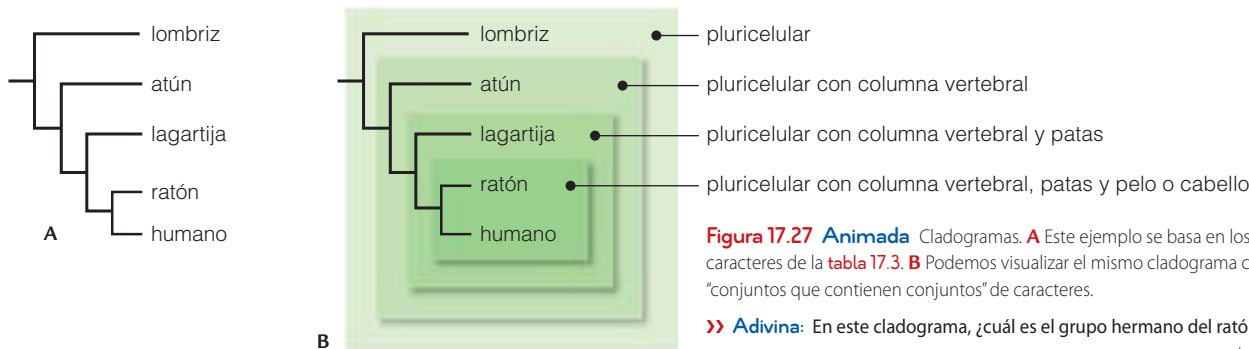
Linneo ideó un sistema de taxonomía antes que cualquier persona supiera algo sobre la evolución, por lo cual las clasificaciones taxonómicas no necesariamente reflejan relaciones evolutivas. Nuestro mayor conocimiento y entendimiento de la evolución está incitando una revisión mayor de la manera en que los biólogos entienden la diversidad de la vida. En lugar de dividir esa tremenda diversidad en una serie de jerarquías, la mayoría de los biólogos se enfoca en las conexiones evolutivas. Cada especie es vista no como un miembro o el representante de una jerarquía, sino como parte de una visión más completa de la evolución.

La **filogenia** es la historia evolutiva de una especie o de un grupo de ellas, un tipo de genealogía que sigue las relaciones evolutivas a través del tiempo. La pregunta central es, “¿Quién se relaciona con quién?”. Los métodos para encontrar la respuesta a dicha pregunta son una parte importante de la filogenia. Uno de los métodos, la **cladística**, agrupa las especies con base en sus caracteres derivados compartidos. Un **carácter** es una característica cuantificable y heredable, es decir cualquier característica física, fisiológica, molecular o de comportamiento de una especie (tabla 17.3).

El resultado de un análisis de cladística es un **cladograma**, un diagrama que muestra una red de relaciones evolutivas (figura 17.27). Cada línea en un cladograma representa un linaje, que puede ramificarse en dos linajes a partir de un nodo. El nodo representa un ancestro común de ambos linajes. Cada rama representa un **clado** (del griego *klados*, rama), es decir, una especie o un grupo de especies que comparten un conjunto de caracteres.

Tabla 17.3 Ejemplos de caracteres

	Pluricelular	Columna vertebral	Piernas	Pelo o cabello
Lombriz	✓	-	-	-
Atún	✓	✓	-	-
Lagartija	✓	✓	✓	-
Ratón	✓	✓	✓	✓
Humano	✓	✓	✓	✓



De forma ideal, cada clado es un **grupo monofilético** que comprende un ancestro y todos sus descendientes. Sin embargo, como aprendiste en la sección 17.10, la evolución puede ser un reto para aquellos que gustan de las categorías bien definidas. Cada especie tiene muchos caracteres y los investigadores de manera continua descubren más especies y más caracteres. Debido a que no conocemos todas las especies, ni todos los caracteres, las agrupaciones cladísticas son necesariamente una hipótesis. Éstas pueden diferir dependiendo de los caracteres que se emplean para el análisis, por lo tanto, los clados suelen cambiar cuando se realizan nuevos descubrimientos.

Los cladogramas y otros tipos de **árboles evolutivos** resumen nuestra mejor hipótesis, basada en datos sobre cómo evolucionó un grupo de especies. Utilizamos estos diagramas para visualizar las tendencias y patrones evolutivos. Por ejemplo, los dos linajes que emergen a partir del nodo de un cladograma son conocidos como **grupos hermanos**. Los grupos hermanos, por defecto, tienen la misma edad. Aunque no sabemos la edad exacta, podemos comparar los grupos hermanos de un cladograma y decir algo sobre sus tasas evolutivas.

Al igual que otras hipótesis, los árboles evolutivos deben ser revisados a cada rato. Sin embargo, los diagramas se basan en la sólida premisa de que todas las especies están conectadas por ancestros comunes. Si regresáramos lo suficiente en el tiempo, notaríamos que cada ser vivo está relacionado con los demás. El trabajo de un biólogo evolutivo es encontrar esas conexiones.

### Cómo utilizamos la biología evolutiva

Los primeros polinesios arribaron a las islas hawaianas alrededor del año 1000 a. C. y los europeos los siguieron en 1778. Los ecosistemas ricos de Hawái son hospitalarios para cualquier recién llegado, incluyendo los perros, gatos, cerdos, vacas, cabras, venados y ovejas que viajaban con los colonizadores. El ganado que escapó, comenzó a pisar y alimentarse de las plantas del bosque tropical que son el alimento y refugio de los mieleros hawaianos. Bosques enteros fueron talados para crecer cultivos de plantas importadas, las cuales también escaparon de los sitios de cultivo y comenzaron a desplazar las plantas nativas. Los mosquitos introducidos en 1826 propagaron enfermedades, provenientes de pollos importados, en las especies nativas de aves. Las ratas y serpientes que arribaron como polizontes en los barcos se alimentaron de aves nativas y de sus huevos. Las mangostas importadas de forma deliberada para eliminar las ratas y serpientes prefirieron alimentarse de aves y de sus huevos.

Figura 17.27 Animada Cladogramas. **A** Este ejemplo se basa en los caracteres de la tabla 17.3. **B** Podemos visualizar el mismo cladograma como “conjuntos que contienen conjuntos” de caracteres.

›› **Adivina:** En este cladograma, ¿cuál es el grupo hermano del ratón?

Respuesta: El humano



**Figura 17.28** Tres especies de mieleros que están desapareciendo de forma gradual.

**A** La palila tiene una adaptación que le permite alimentarse de semillas de mamane, las cuales son tóxicas para la mayoría de las aves. La única población de palila está desapareciendo porque las plantas de mamane están siendo eliminadas para extender los campos donde se alimentan vacas y ovejas. En el 2009 quedaban sólo 2640 palilas.

**B** La malaria aviar, transportada por los mosquitos hacia las altas elevaciones, está diezmando la última población de akekee. Entre el 2000 y 2007, el número de akekee disminuyó de 7839 a 3536.

**C** Este poouli macho, viejo y sin un ojo, murió en el 2004 como consecuencia de la malaria que contrajo. En ese entonces, había sólo dos poouli más, pero ninguno ha sido observado desde entonces.

Irónicamente, el aislamiento que impulsó la radiación adaptativa había vuelto los mieleros vulnerables a la extinción. Las aves no han sido capaces de desarrollar defensas ante sus depredadores o ante las enfermedades provenientes de tierras continentales. Las especializaciones, como los extravagantes picos alargados, se convirtieron en un obstáculo cuando los hábitats de las aves cambiaron o desaparecieron.

**árbol evolutivo** Diagrama que resume las relaciones evolutivas entre grupos de especies.

**carácter** Característica cuantificable y heredable, o un rasgo.

**cladística** Método para determinar las relaciones evolutivas que agrupa especies en clados basándose en caracteres derivados compartidos.

**clado** Especie o grupo de especies que comparte un conjunto de caracteres.

**cladograma** Árbol evolutivo que muestra la red de relaciones evolutivas entre clados.

**filogenia** Historia evolutiva de una especie o de un grupo de especies.

**grupo monofilético** Un ancestro y todos sus descendientes.

**grupos hermanos** Linajes que emergen de un nodo en un cladograma.

## Ascenso de las súper ratas (una vez más)



El gen involucrado con la resistencia a la warfarina en las ratas se hereda con un patrón de dominancia simple. El alelo normal del gen es recesivo cuando forma un par con el alelo mutado que confiere la resistencia. En presencia de la warfarina, el alelo dominante es sin duda adaptativo. Las ratas con este alelo requieren mayores cantidades de vitamina K, pero la deficiencia de vitamina

K no es tan mala cuando se compara con la muerte que causa el veneno. Sin embargo, en ausencia de la warfarina, los individuos que tienen el alelo de la resistencia a la warfarina están en una notable desventaja ante los individuos que no lo portan. Las ratas con el alelo no pueden obtener suficiente vitamina K de su dieta para mantener los niveles normales que requieren la coagulación sanguínea y la formación de huesos. Por lo tanto, el alelo es adaptativo cuando la warfarina está presente, y seleccionado de forma negativa en su ausencia. Las exposiciones periódicas a la warfarina mantienen un polimorfismo.

**¿Cómo votarías?** Las cepas de bacterias resistentes a los antibióticos están ampliamente distribuidas. Es una práctica común dar dosis continuas de los mismos antibióticos prescritos para las personas a los animales sanos del ganado para evitar que contraigan enfermedades. ¿Debe detenerse esta práctica? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Por lo tanto, al menos 43 especies de mieleros que prosperaron en las islas antes del arribo de los europeos, estaban extintas en 1778. En la actualidad, 32 de las 71 especies restantes están en peligro y 26 se extinguieron a pesar de los grandes esfuerzos de conservación implementados desde 1960 (figura 17.28). Las especies invasoras de plantas y animales se han establecido en las islas y el aumento de la temperatura global permite que los mosquitos portadores de parásitos invadan los hábitats elevados que antes eran muy fríos para ellos.

La historia de los mieleros hawaianos es un ejemplo significativo sobre cómo funciona la evolución. También nos muestra cómo el hallazgo de conexiones ancestrales puede ayudar a las especies vivas. Conforme aumenta el número de especies extintas de mieleros, el acervo de diversidad genética disminuye. El decaimiento de la diversidad significa que el grupo completo es menos resistente al cambio y que es muy probable que continúen las pérdidas de especies. Descifrar su filogenia podría decirnos qué especies de mieleros son más diferentes de las otras, siendo las más distintas las más valiosas para preservar la diversidad genética. Este tipo de investigación permite que los recursos y esfuerzos de conservación se concentren en aquellas especies que mantienen la esperanza de supervivencia del grupo. Por ejemplo, sabemos que el poouli (figura 17.28C) es el integrante más distante del género. Desafortunadamente esa información llegó demasiado tarde, pues es probable que la especie se haya extinguido.

### Para repasar en casa ¿Cómo estudian los biólogos evolutivos la biodiversidad?

➤ Los biólogos evolutivos estudian la filogenia para comprender cómo todas las especies están conectadas por ancestros compartidos.



## Resumen



**Sección 17.1** Nuestros esfuerzos para controlar las plagas han resultado en una selección direccional de las poblaciones resistentes. Las poblaciones tienden a cambiar como consecuencia de las presiones selectivas que actúan sobre ellas.



**Secciones 17.2, 17.3** Los individuos de una **población** comparten caracteres con bases hereditarias. Todos los alelos constituyen un **acervo génico**. Los nuevos alelos que surgen por mutaciones pueden ser **neutrales**, **letales** o favorables. La **microevolución**, o los cambios en las **frecuencias alélicas** de una población, ocurren de manera constante por procesos como las mutaciones, selección natural, deriva génica y flujo génico. Para saber si una población evoluciona debemos estudiar las desviaciones a partir del **equilibrio génico**.



**Secciones 17.4 - 17.6** La **selección natural** se lleva a cabo mediante diferentes patrones. La **selección direccional** desplaza en una dirección el intervalo de variación de los rasgos. La **selección estabilizadora** favorece las formas intermedias de un carácter.

La **selección disruptiva** favorece los extremos de un intervalo de variación.



**Sección 17.7** Los rasgos que difieren entre machos y hembras son una consecuencia de la **selección sexual**, en la cual los caracteres adaptativos son aquellos que permiten que sus portadores aseguren pareja. Con el **polimorfismo balanceado**, un ambiente que favorece los heterocigotos mantiene dos o más alelos en una frecuencia alta.



**Secciones 17.8, 17.9** El cambio aleatorio en las frecuencias alélicas, o **deriva génica**, puede conducir a la pérdida de la diversidad genética al **fixar** algunos alelos. La deriva génica tiene efectos mayores sobre las poblaciones pequeñas o **endogámicas**.

El **efecto fundador** puede ocurrir después de un **cuello de botella** evolutivo. El **flujo génico** contrarresta los efectos de las mutaciones, la selección natural y la deriva génica.



**Sección 17.10** Los detalles de la **especiación** difieren cada vez que ésta ocurre, pero el **aislamiento reproductivo**, la ausencia de flujo génico entre poblaciones, siempre es parte del proceso. El momento exacto en el cual se separan dos poblaciones es casi imposible de definir.



**Sección 17.11** En la **especiación alopátrica** surge una barrera geográfica que interrumpe el flujo génico entre las poblaciones. Cuando se corta el flujo génico, las divergencias genéticas producen nuevas especies.



**Sección 17.12** La especiación también puede ocurrir sin la presencia de barreras físicas que interrumpan el flujo génico. En la **especiación simpátrica**, las poblaciones que tienen contacto físico experimentan especiación. Las especies poliploides de varias plantas (y algunos animales) suelen surgir por simpatría. En la **especiación parapátrica**, las poblaciones que tienen contacto en un límite o frontera definido pueden experimentar especiación.



**Sección 17.13** La macroevolución se refiere a los patrones de la evolución que ocurren en un nivel superior a la especie: estasis, radiación adaptativa, coevolución y extinción. Las mayores novedades evolutivas surgen por **exaptación**, que es el empleo de una estructura en un linaje para un propósito distinto al que tenía en su ancestro. En la **estasis**, un linaje cambia muy poco durante el transcurso del tiempo evolutivo. Una **novedad evolutiva** puede resultar en una **radiación adaptativa**, o una diversificación muy rápida hacia nuevas especies. La **coevolución** ocurre cuando dos especies actúan como agentes de selección una sobre la otra. Un linaje que desaparece de manera permanente de la Tierra está **extinto**.



**Sección 17.14** La **cladística** nos permite reconstruir la historia evolutiva (**filogenia**). Con base en los **caracteres** compartidos, las especies son agrupadas en **clados**. De forma ideal, un clado es un **grupo monofilético**, pero los clados pueden cambiar cuando surge nueva información. Un **cladograma** es un tipo de **árbol evolutivo** en el cual cada línea representa un linaje. Un linaje puede ramificarse a partir de un nodo en dos **grupos hermanos**. Los nodos representan ancestros comunes.

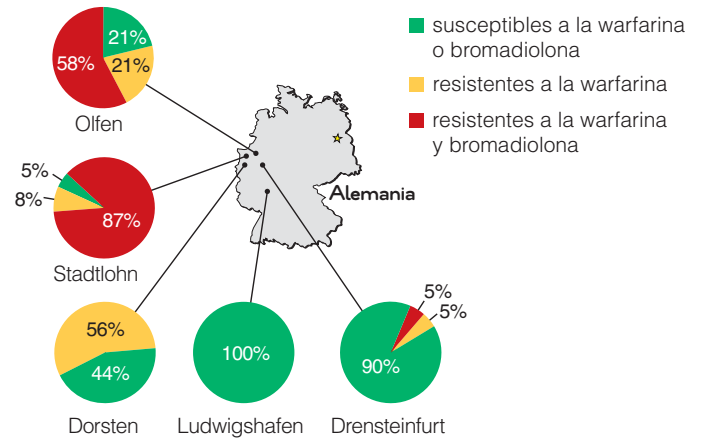
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Los individuos no evolucionan, evolucionan las \_\_\_\_\_ .
- Los biólogos definen la evolución como \_\_\_\_\_ .
  - el cambio en un linaje con un propósito definido
  - el cambio heredable en una línea de descendencia
  - la adquisición de caracteres durante la vida de un individuo
- \_\_\_\_\_ la fuente original de nuevos alelos.
  - Las mutaciones son
  - La selección natural es
  - La deriva génica es
  - El flujo génico es
  - Todas son fuentes originales de nuevos alelos
- La evolución sólo puede ocurrir en las poblaciones cuando \_\_\_\_\_.
  - el apareamiento es aleatorio
  - hay presión de selección
  - ni a ni b son necesarias
- Un incendio devasta todos los árboles de una franja de un bosque. Las poblaciones de una especie de rana que habita en los árboles a cada lado del área divergen hasta convertirse en especies separadas. Éste es un ejemplo de \_\_\_\_\_ .
- La selección estabilizadora tiende a \_\_\_\_\_ (selecciona todas las opciones correctas).
  - eliminar las formas extremas de un carácter
  - favorecer las formas extremas de un carácter
  - eliminar las formas intermedias de un carácter
  - favorecer las formas intermedias de un carácter
  - desplazar las frecuencias alélicas en una dirección
- La selección disruptiva tiende a \_\_\_\_\_ (selecciona todas las opciones correctas).
  - eliminar las formas extremas de un carácter
  - favorecer las formas extremas de un carácter
  - eliminar las formas intermedias de un carácter
  - favorecer las formas intermedias de un carácter
  - desplazar las frecuencias alélicas en una dirección

## Resistencia a los venenos en las poblaciones silvestres de ratas

En 1990 el uso indiscriminado de venenos inició un episodio de infestaciones de ratas en el noroeste de Alemania. En el 2000, Michael H. Kohn y sus colegas analizaron las características genéticas de las poblaciones de ratas que habitaban alrededor de la ciudad de Múnich. Como parte de su investigación, atraparon ratas silvestres de cinco pueblos y probaron cuáles de ellas eran resistentes a la warfarina y a la bromadiolona, un veneno recién desarrollado. Los resultados se muestran en la **figura 17.29**.

1. ¿En cuál de los cinco pueblos se encontraron más ratas susceptibles a la warfarina?
2. De los cinco pueblos, ¿cuál tuvo el mayor porcentaje de ratas silvestres resistentes a los venenos?
3. ¿Qué porcentaje de ratas en Olfen fueron resistentes a la warfarina?
4. ¿En cuál de los pueblos crees que la aplicación de la bromadiolona fue más intensiva?



**Figura 17.29** Resistencia a los venenos de rata en algunas poblaciones de ratas silvestres en Alemania, en el 2000.

8. La selección direccional tiende a \_\_\_\_\_ (selecciona todas las opciones correctas).

- a. eliminar las formas extremas de un carácter
  - b. favorecer las formas extremas de un carácter
  - c. eliminar las formas intermedias de un carácter
  - d. favorecer las formas intermedias de un carácter
  - e. desplazar las frecuencias alélicas en una dirección
9. La selección sexual, como la que ocurre cuando los machos compiten por el acceso a un grupo de hembras fértiles, suele influenciar aspectos de la forma del cuerpo y puede conducir a \_\_\_\_\_.
- a. diferencias entre machos y hembras
  - b. agresiones entre los machos
  - c. caracteres exagerados
  - d. todas las anteriores
10. La persistencia de la malaria y de la anemia falciforme en una población es un caso de \_\_\_\_\_.
- a. cuello de botella
  - b. polimorfismo balanceado
  - c. selección natural
  - d. selección artificial
  - e. b y c
11. \_\_\_\_\_ tiende a mantener las similitudes entre las poblaciones de una misma especie.
- a. La deriva génica
  - b. El flujo génico
  - c. La mutación
  - d. La selección natural
12. En los árboles evolutivos cada nodo representa \_\_\_\_\_.
- a. un solo linaje
  - b. una extinción
  - c. un punto de divergencia
  - d. una radiación adaptativa
13. En los cladogramas, los grupos hermanos \_\_\_\_\_.
- a. son endogámicos
  - b. tienen la misma edad
  - c. están representados por nodos
  - d. pertenecen a la misma familia

14. Relaciona las columnas.

- |                        |  |
|------------------------|--|
| — flujo génico         | a. puede conducir a la interdependencia de las especies                                      |
| — selección natural    | b. cambios en la frecuencia alélica de una población que son consecuencia de la probabilidad |
| — mutación             | c. alelos que entran o abandonan una población   |
| — deriva génica        | d. historia evolutiva  |
| — radiación adaptativa | e. ocurre en patrones distintos  |
| — coevolución          | f. explosión de divergencias de un linaje hacia varios de ellos                              |
| — filogenia            | g. fuente de nuevos alelos   |
| — cladograma           | h. diagramas de conjuntos entre conjuntos  |

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. Rama la cama, un híbrido de llama y camello, nació en 1997. Estos animales fueron cruzados para obtener un animal con la fuerza y resistencia de un camello y el carácter apacible de la llama. Sin embargo, en lugar de obtener un animal grande, fuerte y dulce, Rama es más pequeña de lo esperado y tiene el mal genio de un camello. Los criadores planeaban cruzarlo con Kamilah, una cama hembra, pero se preguntaron si la descendencia de estos híbridos sería fértil. ¿Qué te dice la historia de Rama sobre los cambios genéticos necesarios para el aislamiento reproductivo en la naturaleza? Explica por qué un biólogo pudiera pensar que Rama no es una evidencia de que las llamas y los camellos sean la misma especie.
2. Algunos teóricos han conjeturado que varios de los caracteres humanos únicos surgieron por selección sexual. A lo largo de miles de años, las mujeres atraídas por hombres encantadores e ingeniosos pudieran haber fomentado el desarrollo del intelecto humano más allá de lo necesario para la simple sobrevivencia. Los hombres atraídos por mujeres con características juveniles pudieron haber desplazado la especie hacia un cuerpo con menos vello y con facciones más delicadas que las de nuestros parientes simios. ¿Se te ocurre alguna forma de probar esta hipótesis?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Análisis de Hardy—Weinberg; Selección direccional; Selección direccional en las polillas de los abedules; Selección estabilizadora; Selección disruptiva; Selección disruptiva en los pinzones africanos; Deriva génica; Aislamiento reproductivo; Especiación alopátrica en un archipiélago; Cladogramas.



## ◀ Vínculos a conceptos anteriores

Este capítulo inicia tu exploración en la biodiversidad, introducida en la sección 1.4. Ubicaremos sobre la línea de tiempo de la historia de la Tierra, el origen de los compuestos orgánicos (3.2), de las bacterias y las arqueas (4.5) y de los eucariontes (4.6). Regresaremos a las conexiones entre fotosíntesis y respiración aerobia (capítulos 6 y 7) y consideraremos cómo pudieron haber surgido el núcleo, el RE, las mitocondrias y los cloroplastos (4.7-4.9).

## Conceptos clave



### Preparación del escenario para la vida

La Tierra se formó hace aproximadamente 4 mil millones de años a partir del material distribuido en el espacio por el *big bang* (el origen del Universo).

La Tierra primitiva fue un lugar inhóspito, donde fueron comunes los impactos de meteoritos y las erupciones volcánicas y cuya atmósfera contenía poco o nada de oxígeno.



### Construcción de los bloques de la vida

Todos los organismos están compuestos por las mismas subunidades orgánicas. Las simulaciones de las condiciones presentes en la Tierra primitiva han demostrado que estas

moléculas pudieron haberse formado por reacciones en la atmósfera o en el mar. Las subunidades orgánicas también se forman en el espacio y pudieron haber sido traídas a la Tierra mediante los meteoritos.



# 18 Origen de la vida y evolución temprana

## 18.1 En busca de la vida

La foto de la *izquierda* muestra la Nebulosa del Águila, una inmensa nube de gas y polvo que se encuentra a 7000 años luz de distancia de la Tierra. Vivimos en un vasto universo que apenas hemos comenzado a explorar. Hasta ahora, conocemos un solo planeta que tiene vida: la Tierra. Además, las similitudes bioquímicas, genéticas y metabólicas entre las especies de la Tierra indican que todos los organismos evolucionaron a partir de un ancestro común que vivió hace miles de millones de años. ¿Cuáles fueron las propiedades de la antigua Tierra que permitieron que la vida surgiera, sobreviviera y se diversificara? ¿Podrían ocurrir procesos similares en otros planetas? Éstas son algunas de las preguntas que plantea la **astrobiología**, una disciplina científica que estudia el origen de la vida y su posible distribución en el Universo.

Los astrobiólogos estudian los hábitats extremos de la Tierra para determinar los intervalos de condiciones que pueden tolerar las formas de vida. Un grupo de astrobiólogos encontró bacterias que habitan a alrededor de 30 centímetros de la superficie del suelo en el desierto de Atacama, Chile, lugar que, se dice, es el más árido de la Tierra (**figura 18.1**). Otro grupo perforó 3 kilómetros bajo la superficie del suelo en Virginia, Estados Unidos, donde encontraron bacterias que prosperan en condiciones de altas temperatura y presión. Nombraron a su descubrimiento como *Bacillus infernus*, o “bacterias del infierno”.

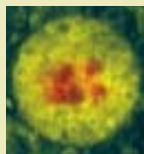
El conocimiento obtenido a partir de los estudios sobre la vida en la Tierra proporciona información útil para quienes están tras la búsqueda de vida extraterrestre. En la Tierra, todas las reacciones metabólicas involucran la interacción entre las moléculas en soluciones acuosas (disueltas en agua). Suponemos que las mismas leyes físicas y químicas operan a lo largo y ancho de todo el Universo, por lo que el agua líquida se considera un elemento esencial para la vida. Por ello, los científicos estaban muy emocionados cuando un robot descubrió agua congelada sobre la superficie de Marte, nuestro vecino planetario más cercano. Si existe vida en Marte, es muy probable que se encuentre bajo el suelo. La atmósfera de Marte carece de una capa de ozono, por lo que la radiación ultravioleta freiría a los organismos que habitaran sobre la superficie del planeta. Sin embargo, la vida marciana puede existir en las profundas capas de roca, de la misma forma en la que existe en la Tierra.



**Figura 18.1** El paisaje del desierto de Atacama, en Chile, es semejante al de Marte. El científico Jay Quade, quien se observa a distancia en el lado *derecho*, fue miembro del equipo que encontró bacterias vivas bajo el suelo del desierto.

Supón que los científicos encuentran evidencia de vida microbiana en Marte u otro planeta. ¿Por qué sería relevante? Este descubrimiento apoyaría la hipótesis que plantea que la vida en la Tierra surgió como una consecuencia de los procesos físicos y químicos que ocurren en todo el Universo. El descubrimiento de microbios extraterrestres también haría que la posibilidad de encontrar vida inteligente en el Universo distinta de la humana fuera más probable. Mientras más sean los sitios donde exista vida, mayor será la probabilidad de que vida compleja e inteligente evolucionara en otros planetas de la misma manera que lo hizo en la Tierra.

**astrobiología** Disciplina científica que estudia el origen de la vida y su posible distribución en el Universo.



### Formación de las primeras células

Todas las células contienen enzimas que llevan a cabo reacciones, una membrana plasmática y un genoma de ADN. Los experimentos proporcionan

información sobre cómo las células surgieron por medio de procesos físicos y químicos, como la tendencia de los lípidos a formar estructuras parecidas a las membranas cuando se mezclan con agua.



### Evolución temprana de la vida

Las primeras células probablemente fueron anaerobias. Una divergencia temprana separó a las bacterias de las arqueas y de los ancestros de las células eucariontes. La evolución de la fotosíntesis productora

de oxígeno en las bacterias, modificó la atmósfera de la Tierra, creando las condiciones que favorecieron el desarrollo de los organismos aerobios.



### Organelos eucariontes

Un núcleo, el RE y otros organelos delimitados por membranas son las características distintivas de las células eucariontes. Algunos organelos pudieron haber

evolucionado a partir de repliegues internos de la membrana. Es probable que las mitocondrias y los cloroplastos descendieran de bacterias que vivían en el interior de otras células.



- › Las fuerzas físicas y geológicas formaron la Tierra, sus mares y su atmósfera.
- › La atmósfera primitiva tenía poco oxígeno.
- ◀ Vínculo a Elementos 2.2

### Del big bang a la Tierra temprana

Nadie estuvo presente para atestiguar el nacimiento del Universo, por lo que nuestras ideas acerca de lo que sucedió permanecerán por siempre en el reino de las conjeturas. Sin embargo, los eventos antiguos que condujeron a la formación del Universo y de nuestro planeta dejaron su firma en la energía y la materia que existen actualmente. Los científicos que estudian las estrellas y el espacio continúan descubriendo pistas sobre cómo se originó el Universo.

La ampliamente aceptada **teoría del big bang** establece que el Universo inició en un pequeño instante, entre 13 mil millones y 15 mil millones de años atrás. En ese instante toda la materia y energía existente apareció repentinamente y explotó hacia el exterior a partir de un solo punto. Los elementos simples, como el hidrógeno y el helio, se formaron en cuestión de minutos. Después, durante millones de años, la gravedad reunió a los gases y éstos se condensaron para formar estrellas gigantes (**figura 18.2**).

Las explosiones de estas estrellas tempranas dispersaron los elementos más pesados, los cuales conforman las galaxias actuales. Nuestra galaxia, la Vía Láctea, probablemente se inició como una nube de desechos estelares de billones de kilómetros de extensión. Algunos de esos desechos se condensaron y formaron las estrellas de la galaxia.

Hace aproximadamente 5 mil millones de años, la estrella que llamamos nuestro Sol era orbitada por una nube de polvo y rocas (asteroides), mas no por planetas. Los asteroides chocaron y se fusionaron formando asteroides de mayor tamaño. Cuanto más pesadas se volvían estas rocas preplanetarias, tanta más atracción gravitacional ejercían y mayor era la cantidad de materiales que reunían. Alrededor de 4600 mil millones de años atrás, la Tierra y los otros planetas de nuestro Sistema Solar ya se habían formado.



**Figura 18.2** Una reconstrucción que nos muestra cómo se habrían observado las nubes de polvo, gases, rocas y hielo alrededor del Sol primitivo.



**Figura 18.3** Representación artística de la Tierra primitiva, en tiempos en los que la actividad volcánica y los impactos de meteoritos eran eventos comunes.

### Condiciones sobre la primitiva Tierra

La formación de planetas no eliminó del todo los desechos estelares que orbitaban alrededor del Sol, por lo que la Tierra primitiva recibió una lluvia constante de meteoritos. La superficie de la Tierra estaba fundida, y más roca fundida y gases eran arrojados por las constantes erupciones volcánicas. Los gases liberados de los volcanes y los impactos de meteoritos fueron los componentes principales de la atmósfera primitiva.

¿Cómo era la atmósfera de la Tierra primitiva? Los estudios sobre erupciones volcánicas, meteoritos, rocas antiguas y otros planetas sugieren que el aire contenía vapor de agua, dióxido de carbono, así como hidrógeno y nitrógeno en estado gaseoso. Sabemos que había muy poco o nada de oxígeno, porque las rocas más antiguas no muestran evidencia de la oxidación del hierro (óxido). Si el oxígeno hubiera estado presente en la atmósfera de la Tierra primitiva, habría causado la formación de óxido. Y aun más importante: de haber estado presente el oxígeno en la atmósfera, hubiera interferido con el ensamblado de los compuestos orgánicos necesarios para la vida. El oxígeno hubiera reaccionado con los compuestos, destruyéndolos al tiempo en que se habían formado.

Al principio, cualquier agua que cayera sobre la superficie fundida de la Tierra se habría evaporado de manera inmediata. Conforme la superficie se enfrió, se formaron las rocas. Después, las lluvias arrastraron las sales minerales de estas rocas y el flujo de agua salada se almacenó en los mares primitivos (**figura 18.3**). Fue en estos mares donde comenzó la vida.

**teoría del big bang** Modelo que describe la formación del Universo como una distribución casi instantánea de la materia en el espacio.

#### Para repasar en casa ¿Cómo eran las condiciones sobre la Tierra primitiva?

- › Los impactos de meteoritos eran comunes.
- › La atmósfera tenía poco o nada de oxígeno.
- › Los mares contenían sales minerales provenientes de las rocas.

## 18.3 Origen de los bloques de construcción de la vida

› Todas las formas de vida están formadas a partir de subunidades orgánicas: azúcares simples, aminoácidos, ácidos grasos y nucleótidos. ¿De dónde salieron las subunidades que conformaron la primera forma de vida? Aquí revisaremos tres posibilidades bien documentadas.

◀ Vínculo a Moléculas de la vida 3.2

### Reacciones atmosféricas estimuladas por los rayos

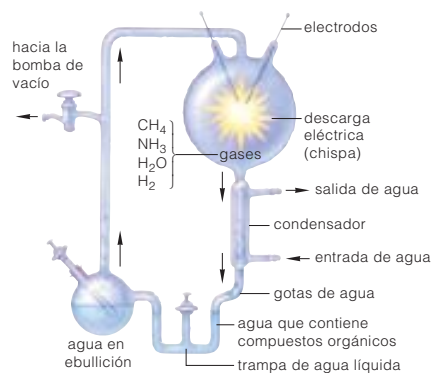
En 1953, Stanley Miller y Harold Urey propusieron que las reacciones que ocurrían en la atmósfera primitiva de la Tierra pudieron haber producido los bloques de construcción para las primeras formas de vida. En ese tiempo, muchos científicos pensaban que la atmósfera primitiva de la Tierra estaba compuesta por metano, amoníaco y gas hidrógeno. Miller y Urey colocaron agua y estos gases dentro de una cámara de reacción (figura 18.4). Conforme la mezcla circulaba por la cámara, chispas producidas por electrodos simulaban la presencia de los rayos en la atmósfera primitiva. En el transcurso de una semana, se había formado una variedad de aminoácidos y otras moléculas pequeñas.

El experimento de Miller y Urey fue inicialmente aclamado como la demostración del primer paso en el camino hacia la vida. Posteriormente, la idea de que la atmósfera primitiva de la Tierra estaba compuesta principalmente por dióxido de carbono y dióxido de nitrógeno ganó aceptación. Miller fue incapaz de detectar la formación de aminoácidos cuando realizó el mismo experimento en presencia de estos dos gases.

Miller murió en el 2007, pero los experimentos de otros científicos han recuperado la validez de sus ideas. Uno de estos experimentos mostró que los aminoácidos sí se forman en una atmósfera simulada de dióxido de carbono y de nitrógeno. Miller no logró detectar aminoácidos cuando utilizó estos gases porque en su experimento también se formaron compuestos que degradaban moléculas de ese tipo. En la Tierra primitiva, las lluvias hubieran drenado hacia los mares los aminoácidos formados por las reacciones atmosféricas, mares donde las reacciones de degradación podrían no haber ocurrido.

### Reacciones en los respiraderos hidrotermales

Las reacciones que ocurren cerca de respiraderos hidrotermales marinos profundos también producen bloques orgánicos de construcción. Un **respiradero hidrotermal** es como un géiser submarino, un lugar donde fluye, a través de una apertura entre las rocas, agua caliente rica en minerales (figura 18.5). El agua es calentada por la energía geotérmica. Günter Wächtershäuser y Claudia Huber simularon las condiciones cercanas a los respiraderos hidrotermales, al combinar agua caliente con monóxido de carbono (CO) y con cianuro de potasio (KCN) y algunos iones metálicos como los que se encuentran en las rocas cercanas a los respiraderos. Sus resultados demostraron que los aminoácidos se formaban después de una semana.



**Figura 18.4 Animada** Diagrama del aparato diseñado por Stanley Miller y Harold Urey para probar si los compuestos orgánicos pudieron haberse formado por interacciones químicas en la atmósfera primitiva de la Tierra. Agua, gas hidrógeno (H<sub>2</sub>), metano (CH<sub>4</sub>) y amoníaco (NH<sub>3</sub>) se mantuvieron en circulación a través del aparato. Las chispas de un electrodo simularon la presencia de rayos.

›› **Adivina:** ¿Cuál de los gases de esta mezcla proporciona el nitrógeno del grupo amino en los aminoácidos?

Respuesta: El amoníaco



**Figura 18.5** Un respiradero hidrotermal en el fondo del mar. Corrientes de agua rica en minerales y calentada por la energía geotérmica salen del respiradero hacia el agua fría del océano. El cambio de temperatura causa que los minerales disueltos se precipiten y formen estructuras que parecen chimeneas alrededor del respiradero.

### Envío desde el espacio

La presencia de aminoácidos, azúcares y bases nucleotídicas en los meteoritos que se impactaron en la Tierra sugieren otro origen posible para los bloques de construcción de la vida. Estas moléculas pudieron haberse formado en nubes interestelares de hielo, polvo y gases y haber alcanzado la Tierra mediante los meteoritos. Durante los primeros años de la Tierra, la frecuencia de los impactos de meteoritos sobre la superficie del planeta era miles de veces mayor que la actual.

**respiradero hidrotermal** Apertura rocosa en el suelo del océano por donde fluyen corrientes de agua caliente rica en minerales. El agua es calentada por la energía geotérmica.

### Para repasar en casa ¿De dónde provinieron los bloques orgánicos simples que dieron lugar a las primeras formas de vida?

- › Los experimentos de simulación apoyan la hipótesis que postula que los compuestos orgánicos simples pudieron haberse formado por reacciones químicas en la atmósfera primitiva de la Tierra o en el mar, cerca de un respiradero hidrotermal.
- › Las observaciones y los experimentos también apoyan la hipótesis que propone que dichos compuestos pudieron haberse formado en el espacio y haber sido transportados a la Tierra en meteoritos.

- Los experimentos demuestran que las características y procesos observados en las células vivas pudieron haber comenzado con reacciones físicas y químicas entre una colección de moléculas inanimadas.

◀ Vínculo a Estructura de la célula 4.2

### Pasos en el camino hacia la vida

Además de compartir los mismos componentes moleculares, todas las células tienen una membrana plasmática con una bicapa lipídica. Tienen un genoma de ADN que es transcrito en ARN por enzimas y ribosomas que traducen el ARN a proteínas. Todas las células se replican y heredan copias de su material genético a sus descendientes. Las similitudes en estructura, metabolismo y procesos de replicación entre todas las formas de vida son una prueba de que descienden de un ancestro celular común.

El tiempo ha borrado toda la evidencia de las primeras células, pero los científicos pueden investigar todavía este primer capítulo en la historia de la vida. Los investigadores utilizan sus conocimientos sobre química para diseñar experimentos que prueben si una hipótesis particular sobre cómo se originó la vida es verosímil. Dichos estudios apoyan la hipótesis que propone que las células se originaron como resultado de un proceso en pasos secuenciales que comenzó con la síntesis de materiales inorgánicos (figura 18.6). Cada paso en el camino hacia la vida puede explicarse por mecanismos químicos y físicos conocidos que siguen ocurriendo en la actualidad.

### Origen del metabolismo

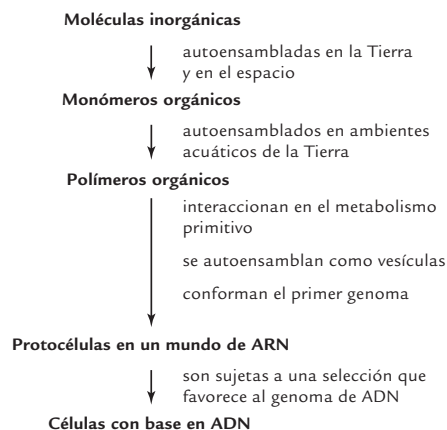
Las células modernas obtienen subunidades orgánicas, las concentran y las ensamblan en polímeros orgánicos. Antes de que hubiera células, un proceso no biológico que concentró subunidades orgánicas en un sitio pudo haber aumentado la posibilidad de que estas subunidades se combinaran.

Una hipótesis sugiere que este proceso ocurrió en planicies marinas ricas en arcilla. Las partículas de arcilla tienen una ligera carga negativa, de modo que moléculas con carga positiva en el agua marina se unen a ellas. Durante la marea baja, la evaporación pudo haber concentrado las subunidades aun más, y la energía del Sol pudo haber causado que se unieran formando polímeros. En las simulaciones de estas condiciones, los aminoácidos forman cadenas cortas.

**Figura 18.7** Cámaras del tamaño de una célula en las rocas ricas en sulfuro de hierro formadas por simulaciones de las condiciones cercanas a los respiraderos hidrotermales. Cámaras similares pudieron haber fungido como ambientes aislados donde se llevaron a cabo las primeras reacciones metabólicas.



20 μm



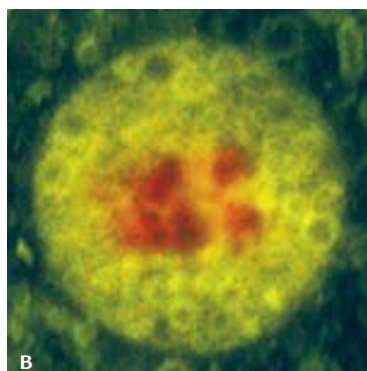
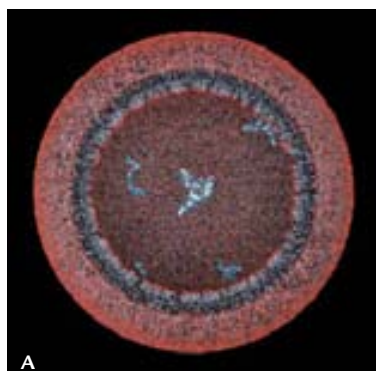
**Figura 18.6** Secuencia propuesta para la evolución de las células. Los científicos investigan este proceso al realizar experimentos y simulaciones que prueban las hipótesis sobre la factibilidad de los pasos individuales.

Otra hipótesis postula que las reacciones metabólicas iniciaron en ambientes de alta presión y temperatura cercanos a los respiraderos hidrotermales. Las rocas alrededor de los respiraderos contienen sulfuro de hierro (pirita) y son porosas, con muchas cámaras pequeñas de tamaños similares al de las células (figura 18.7). El metabolismo pudo haber iniciado cuando el sulfuro de hierro de las rocas donó electrones para disolver el monóxido de carbono, desencadenando las reacciones que formaron compuestos orgánicos grandes. Los investigadores que probaron esta hipótesis al simular las condiciones de los respiraderos encontraron que algunos compuestos orgánicos, como el piruvato, se forman y acumulan en estas cámaras. Además, todos los organismos modernos requieren cofactores de sulfuro de hierro para realizar algunas reacciones. El requerimiento universal de este cofactor puede ser un legado del comienzo de la vida a partir de las rocas.

### Origen de la membrana celular

Si no hubiera habido algo que las rodeara, las moléculas formadas por las reacciones primitivas de síntesis hubieran flotado alejándose unas de otras. En las células modernas, esta función la realiza la membrana plasmática. Si las primeras reacciones se efectuaron en pequeñas cámaras rocosas, la roca pudo haber actuado como frontera. Con el paso del tiempo, los lípidos producidos por las reacciones ocurridas en el interior de las cámaras pudieron haberse acumulado alrededor de la pared de la cámara. Estas colecciones de moléculas interactivas rodeadas por lípidos pudieron haber sido las primeras **protocélulas**. Una protocélula es una colección de moléculas encerradas por una membrana que obtiene materiales del medio y que se replica por sí misma.

Los experimentos realizados por Jack Szostak y otros investigadores han demostrado que las cámaras de roca no son necesarias para la formación de las protocélulas. La figura 18.8A ilustra un tipo de protocélula estudiada por Szostak. La figura 18.8B es una fotografía de una protocélula formada en su laboratorio. Una membrana de bicapa lipídica encierra hebras de ARN. La protocélula



**Figura 18.8** Protocélulas. **A** Ilustración de una protocélula producida en el laboratorio. Tiene una membrana formada por una bicapa de ácidos grasos que rodea a algunas hebras de ARN. Los ribonucleótidos que se difunden al interior de la protocélula se incorporan en hebras complementarias de ARN. La vesícula puede agrandarse al incorporar ácidos grasos adicionales. **B** Protocélula formada en el laboratorio que consiste en ARN cubierto de arcilla (rojo) rodeada por ácidos grasos y alcoholes. **C** Prueba de campo que evalúa una hipótesis acerca de la formación protocelular. David Deamer vierte una mezcla de pequeñas moléculas orgánicas y fosfatos en una charca ácida y con alta temperatura en Rusia.

“crece” al añadir ácidos grasos a su membrana y nucleótidos a su ARN. La fuerza mecánica causa la división de la protocélula.

David Deamer estudia la formación de la protocélula tanto en el laboratorio como en el campo. En el laboratorio, ha demostrado que pequeñas moléculas orgánicas traídas a la Tierra por los meteoritos pueden reaccionar con minerales y agua de mar para formar vesículas con una membrana de bicapa. Sin embargo, Deamer no ha identificado el ambiente natural que facilite este proceso. En un experimento, añadió una mezcla de subunidades orgánicas en las aguas ácidas de una charca volcánica, rica en arcilla, en Rusia (figura 18.8C). Aunque las subunidades orgánicas se unieron fuertemente a la arcilla, no se formaron estructuras similares a las vesículas. Deamer concluyó que las aguas calientes y ácidas de los manantiales volcánicos no contienen las condiciones adecuadas para la formación de las protocélulas. Él continúa realizando experimentos para determinar qué tipo de condiciones naturales pueden favorecer este proceso.

## Origen del genoma

Todas las células modernas tienen un genoma compuesto de ADN y heredan una copia de éste a sus células descendientes, los cuales utilizan las instrucciones codificadas en el ADN para producir proteínas. Algunas de estas proteínas son enzimas que sintetizan nuevo ADN, que se transmite a las nuevas células descendientes en un proceso continuo. Por lo tanto, la síntesis de proteínas depende del ADN, el cual a la vez es producido por proteínas. ¿Cómo comenzó este ciclo?

**mundo de ARN** Intervalo temprano hipotético durante el cual el ARN funcionó como la molécula de la información genética.

**protocélula** Saco membranoso que contiene moléculas orgánicas que interactúan entre sí; se plantea la hipótesis de que se formaron antes de las primeras formas de vida.

**ribozima** Molécula de ARN que funciona como enzima.

En la década de 1960, Francis Crick y Leslie Orgel solucionaron este dilema al sugerir que el ARN pudo haber sido la primera molécula que codificó la información genética. Desde entonces, se ha ido acumulando evidencia de un primitivo **mundo de ARN**, es decir, un tiempo en el cual el ARN almacenaba la información genética y funcionaba como una enzima en la síntesis de proteínas. Las **ribozimas**, o moléculas de ARN que funcionan como enzimas, se han descubierto en células vivas. El ARNr que forma parte de los ribosomas acelera la formación de los enlaces peptídicos durante la síntesis de proteínas. Otras ribozimas eliminan las secuencias no codificantes (intrones) de las moléculas recién formadas de ARN. Los investigadores también han sido capaces de producir ribozimas autorreplicables que son capaces de copiarse a sí mismas ensamblando nucleótidos libres.

Si los primeros sistemas genéticos que se replicaban a sí mismos estaban basados en ARN, entonces, ¿por qué todos los organismos tienen un genoma de ADN? La estructura del ADN puede contener la respuesta. Comparada con una molécula de ADN de doble hebra, el ARN de una sola hebra se destruye con más facilidad y son más susceptibles a las mutaciones. Por lo tanto, el cambio de ARN hacia ADN habría permitido producir genomas más estables y de mayor tamaño.

### Para repasar en casa ¿Qué han revelado los experimentos acerca de los pasos que condujeron hacia la formación de las primeras células?

- Todas las células vivas realizan reacciones metabólicas, se encuentran delimitadas por una membrana y pueden replicarse a sí mismas.
- La concentración de las moléculas en las partículas de arcilla o en pequeñas cámaras rocosas cercanas a los respiraderos hidrotermales pudo haber ayudado a iniciar las reacciones metabólicas.
- Estructuras similares a las vesículas con membrana externa pueden producirse espontáneamente.
- Un sistema de herencia basado en ARN pudo haber precedido a los sistemas basados en ADN.



- Los fósiles y las comparaciones moleculares entre las especies vivas nos informan sobre la historia de la vida en la Tierra.
- ◀ Vínculos a Bacterias y arqueas 4.5, Células eucariontes 4.6, Fotosíntesis 6.4, Evolución de la respiración aerobia 7.2

### Origen de las bacterias y de las arqueas

¿Qué tan antigua es la vida en la Tierra? Distintos tipos de análisis proporcionan respuestas ligeramente distintas. Debido a las diferencias genéticas entre las especies vivas y a las tasas actuales de mutación, los científicos estiman que el ancestro común de todas las células vivió hace unos 43 000 millones de años. La edad de algunos filamentos microscópicos encontrados en Australia que pudieran ser fósiles celulares (figura 18.9A) ha sido estimada en 35 000 millones de años. Los microfósiles de otra localidad australiana son ampliamente aceptados como evidencia de que las células habitaron alrededor de los respiraderos hidrotermales del fondo del mar hace 32 000 millones de años.

El tamaño reducido y la estructura simple de los fósiles celulares primitivos sugieren que no eran eucariontes. Este descubrimiento es consistente con la evidencia derivada de las comparaciones entre las secuencias de genes de los organismos vivos, las cuales sitúan a las bacterias y a las arqueas cerca de la base del árbol de la vida. Debido a que el aire y los mares de la Tierra primitiva poseían poco oxígeno, las primeras células debieron ser anaerobias.

Los análisis genéticos nos indican que una divergencia temprana en la historia de la vida separó los dominios Bacteria y Arquea. Después de su separación, los pigmentos capaces de capturar luz evolucionaron en algunos miembros de ambos grupos. La ruta fotosintética de liberación de oxígeno no cíclica evolucionó únicamente en un linaje bacteriano: las cianobacterias (figura 18.9B,C). Éstas son una rama relativamente reciente del árbol evolutivo de las

bacterias, por lo cual se piensa que la fotosíntesis no cíclica surgió por las mutaciones que modificaron la ruta cíclica.

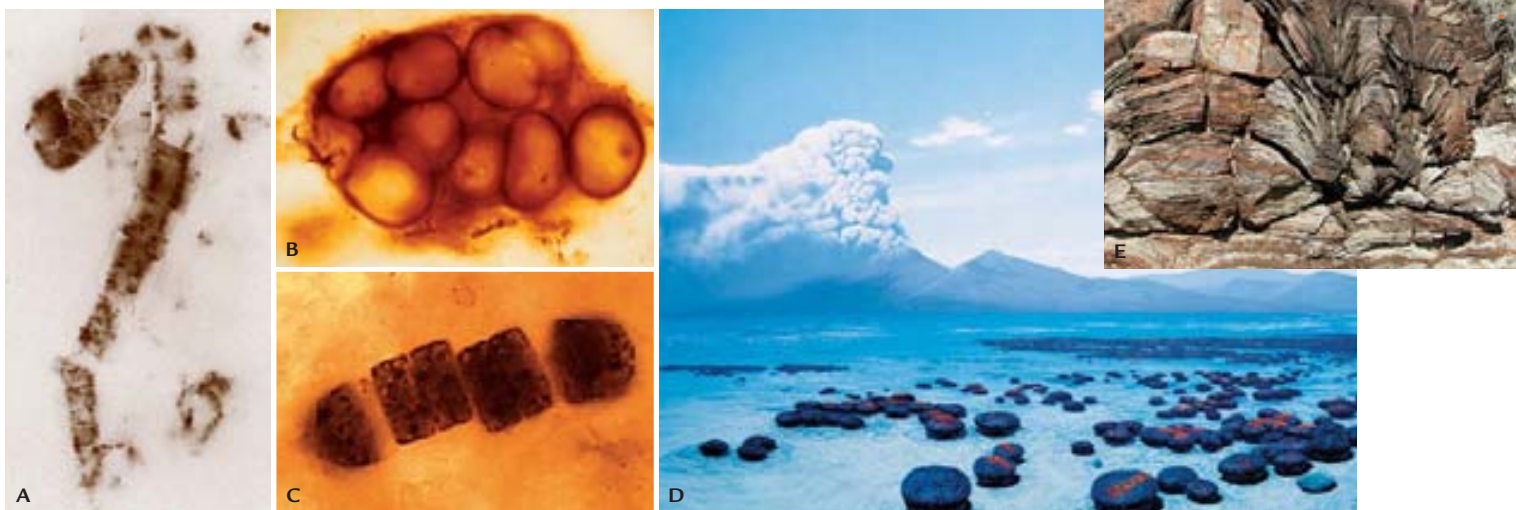
Las cianobacterias y otras bacterias fotosintéticas crecieron como densos tapetes en aguas superficiales bañadas por el sol. Los tapetes atrapaban minerales y sedimentos. Durante muchos años, el crecimiento celular y el depósito continuo de minerales formó grandes estructuras estratificadas en forma de domo, conocidas como **estromatolitos** (figura 18.9D,E). Este tipo de estructuras se siguen formando actualmente en algunos mares.

### Efectos del incremento de oxígeno

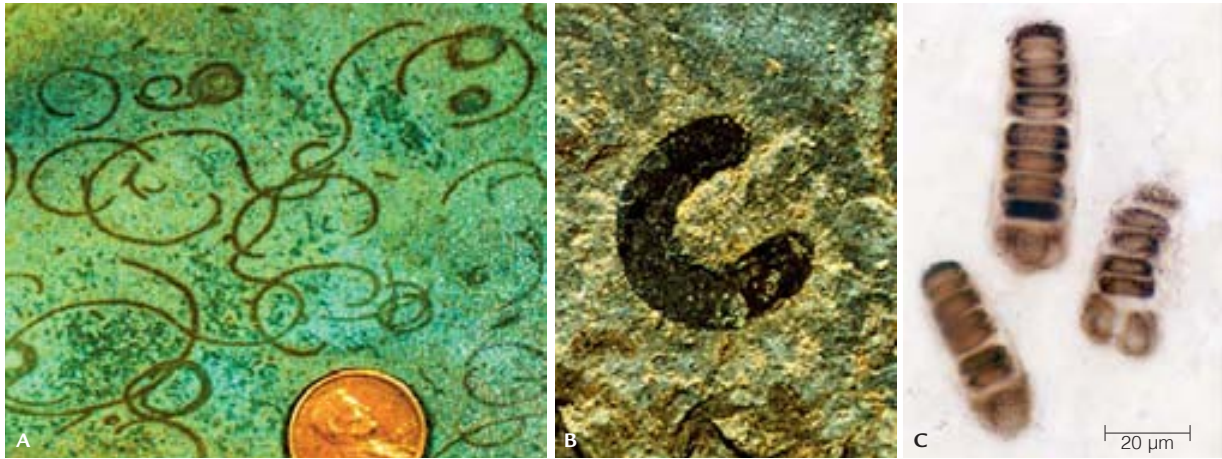
Hace aproximadamente 24 000 millones de años, el oxígeno producido por las cianobacterias comenzó a acumularse en las aguas y en la atmósfera terrestre. A continuación retomamos la historia que comenzamos en la sección 7.2.

El incremento de los niveles de oxígeno en la Tierra tuvo tres importantes efectos en la vida:

1. El oxígeno interfiere en el autoensamblado de compuestos orgánicos complejos, por lo que la vida no pudo surgir bajo estas condiciones a partir de materiales inertes.
2. Los organismos que se desarrollaron en presencia de oxígeno adquirieron una ventaja, mientras que las especies que no pudieron adaptarse a niveles altos de oxígeno se extinguieron o quedaron restringidas a los ambientes con bajos niveles de oxígeno, como los sedimentos del fondo oceánico. La respiración aerobia evolucionó y se distribuyó ampliamente. Esta ruta utiliza oxígeno y es mucho más eficiente para la liberación de energía que otras reacciones. Posteriormente, la respiración aerobia permitiría la evolución de los eucariontes pluricelulares con altos requerimientos energéticos.



**Figura 18.9** Fósiles de la vida primitiva. **A** Una hebra que pudo haber sido un tipo de células bacterianas que data de hace 35 000 millones de años. **B,C** Fósiles de dos tipos de cianobacterias que vivieron hace aproximadamente 850 millones de años en lo que ahora es Bitter Springs, Australia. **D** Representación artística de los estromatolitos en un mar antiguo. **E** Cortes sobre un estromatolito fosilizado. Cada estrato se formó cuando un tapete de células vivientes atrapó sedimentos. Las células descendientes crecieron sobre la capa de sedimentos y atraparon más sedimentos, lo que formó la siguiente capa.



**Figura 18.10** Historia fósil de los eucariontes. **A** El fósil de *Grypania spiralis* tiene una edad aproximada de 21 000 millones de años. Puede ser el organismo eucarionte más antiguo que se conozca, pero algunos científicos creen que las espirales son colonias bacterianas. **B** Fósil de *Tawuia*, una probable alga primitiva. **C** Fósil de un alga roja, *Bangiomorpha pubescens*. Esta especie pluricelular vivió hace 12 000 millones de años. Algunas células desarrollaron un disco adhesivo anclado a su cuerpo. Otras células produjeron esporas sexuales.

- Conforme la atmósfera se enriqueció con oxígeno, algunas moléculas de oxígeno se rompieron y se recombinaron para formar ozono ( $O_3$ ). La formación de la capa de ozono en la atmósfera superior disminuyó la cantidad de radiación solar ultravioleta (UV) que alcanzó la superficie terrestre. La radiación UV puede dañar el ADN y otras moléculas biológicas. No penetra en las aguas profundas, pero sin el efecto protector de la capa de ozono, la vida no podría haberse trasladado hacia la tierra.

### Surgimiento de los eucariontes

El tercer dominio de la vida surgió cuando las células eucariontes se diversificaron a partir del linaje de las arqueas. Trazas de lípidos en rocas de hace 27 000 millones de años nos dan pistas acerca del momento en el cual ocurrió esta segunda gran ramificación. Los lípidos son biomarcadores de los eucariontes. Un **biomarcador** es un compuesto producido por un tipo particular de célula; es como la firma molecular de un organismo.

Las espirales fosilizadas son tan grandes que pueden observarse a simple vista y pueden ser también evidencia de los primeros eucariontes (figura 18.10A,B). El fósil de la figura 18.10C pertenece sin duda a un organismo eucarionte. Es un alga roja que vivió hace aproximadamente 12 000 millones de años. Esta alga también tiene la distinción de ser la especie más antigua que se conoce que se reproducía sexualmente (sólo los eucariontes se reproducen sexualmente). El alga creció como hebras de cabellos, con células en un extremo formando un zarcillo que la mantenía unida a la roca. Las células del extremo opuesto de la hebra se especializaron en la producción de esporas sexuales por medio de la meiosis.

**biomarcador** Molécula producida exclusivamente por un tipo específico de célula.

**estromatolito** Estructura estratificada en forma de domo compuesta por estratos de células bacterianas y sedimentos.

La evolución de la reproducción sexual y la pluricelularidad fueron eventos clave en la historia de la vida. La reproducción sexual proporcionó una nueva forma de intercambiar genes entre los organismos eucariontes. La pluricelularidad, junto con la diferenciación celular, abrió el camino a la evolución de cuerpos más grandes con partes especializadas adaptadas para realizar funciones definidas.

Los restos fósiles y los biomarcadores indican que los animales similares a las esponjas pudieron haber evolucionado hace 870 millones de años. Hace unos 570 millones de años, animales con cuerpos más complejos cohabitaban en el océano con bacterias, arqueas, hongos y protistas, además del linaje de las algas verdes que posteriormente dio origen a las plantas terrestres.

La diversidad de los animales aumentó enormemente durante la gran radiación adaptativa ocurrida durante el Cámbrico, hace 543 millones de años. Cuando terminó ese periodo, todos los linajes mayores de animales, incluyendo los vertebrados (animales con columna vertebral), estaban representados en los océanos.

### Para repasar en casa ¿Qué sabemos acerca de los acontecimientos que ocurrieron en las primeras etapas de la historia de la vida?

- Las primeras células se desarrollaron hace 35 000 millones de años, no tenían núcleo y probablemente eran anaerobias.
- Una primera divergencia separó a las bacterias de las arqueas.
- Después de la evolución de la ruta de la fotosíntesis no cíclica, el oxígeno acumulado en la atmósfera interrumpió lo que antes era el espontáneo origen químico de la vida. El escenario estaba listo para la evolución de las células eucariontes.

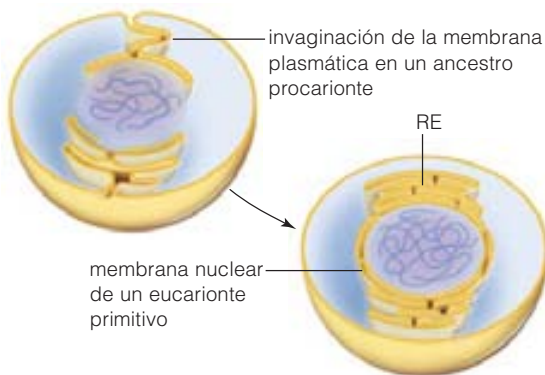
## 18.6 Evolución de los organelos

- › Las células eucariontes tienen un ancestro compuesto, con diferentes componentes derivados de las arqueas y de las bacterias.
  - › Los científicos estudian las células modernas para poner a prueba sus hipótesis acerca de cómo los organelos evolucionaron en el pasado.
- ◀ Vínculos a Núcleo 4.7, Cloroplastos y mitocondrias 4.9

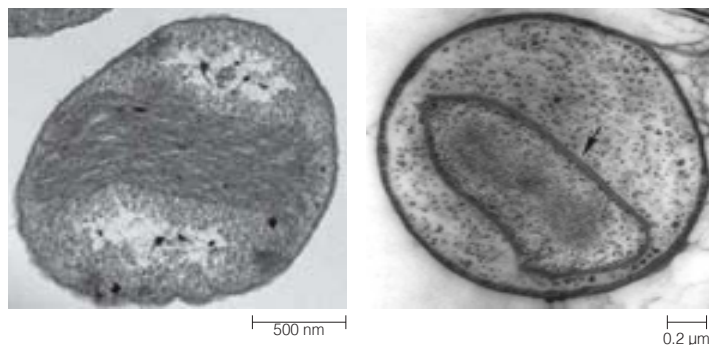
### Origen del núcleo

En todas las células eucariontes, el ADN se encuentra dentro del núcleo. La capa externa del núcleo, la membrana nuclear, consiste en una capa doble de membrana que contiene poros forrados de proteína que controlan el flujo de materiales que entran y salen del núcleo. En cambio, el ADN de las arqueas, los ancestros de los eucariontes, normalmente se encuentra expuesto en el citoplasma.

El núcleo y el sistema endomembranoso probablemente evolucionaron cuando la membrana de una célula ancestral se invaginó



**Figura 18.11 Animada** Un modelo propuesto para explicar el origen de la membrana nuclear y el retículo endoplásmico (RE). Estos organelos pudieron haberse formado cuando porciones de la membrana plasmática se invaginaron en el interior de la célula.



**A** Una bacteria marina (*Nitrosococcus oceanii*) con varias membranas internas plegadas visibles a través de su línea media.

**B** Una bacteria de agua dulce (*Gemmata obscuriglobus*) con el ADN rodeado por una membrana de dos capas (señalada por la flecha).

**Figura 18.12** Bacterias con membranas internas. Las dos imágenes corresponden a micrografías electrónicas.

(figura 18.11). En apoyo a esta hipótesis, algunas bacterias modernas tienen compartimentos delimitados por membranas internas. La invaginación de las membranas puede ser una ventaja selectiva porque la invaginación aumenta el área superficial de la membrana para que se lleven a cabo las reacciones asociadas a ella. Por ejemplo, la bacteria marina *Nitrosococcus oceanii* tiene un sistema de membranas internas altamente plegadas (figura 18.12A). Las enzimas que se localizan en la membrana permiten que la bacteria obtenga energía a partir de la ruptura del amoníaco.

Una membrana que envuelve el material genético de la célula puede ayudar a proteger el genoma ante las amenazas físicas o biológicas. Por ejemplo, *Gemmata obscuriglobus* es una de las pocas bacterias cuyo ADN está rodeado por una membrana (figura 18.12B). Comparada con las bacterias típicas, puede soportar niveles más altos de radiación que causa mutaciones. Los investigadores atribuyen la alta resistencia a la radiación al estrecho empaquetamiento del ADN al interior del compartimento membranoso. En otras bacterias, el ADN está disperso en un área extensa del citoplasma. El encerrar el material genético dentro de una membrana también podría protegerlas de los virus que inyectan su material genético dentro de las bacterias y de la interferencia causada por trozos de ADN absorbidos del ambiente.

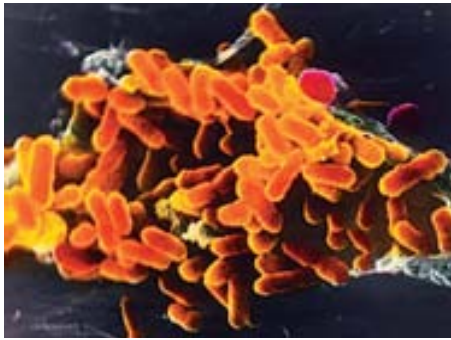
### Mitocondrias y cloroplastos

Las mitocondrias y los cloroplastos son organelos eucariontes cuyo tamaño y estructura asemejan a las bacterias. Al igual que las bacterias, estos organelos poseen un genoma de ADN circular. Los organelos también tienen un comportamiento independiente, duplicando su ADN y dividiéndose a un ritmo diferente de las células que los contienen. Estas dos observaciones juntas provocaron el surgimiento de la hipótesis que propone que tanto las mitocondrias como los cloroplastos evolucionaron como consecuencia de la **endosimbiosis**: una relación en la que un tipo celular (el simbiote) habita y se replica en el interior de otra célula (el hospedero). En una relación endosimbiótica, cuando el hospedero se divide hereda algunos de los simbioses a sus descendientes.

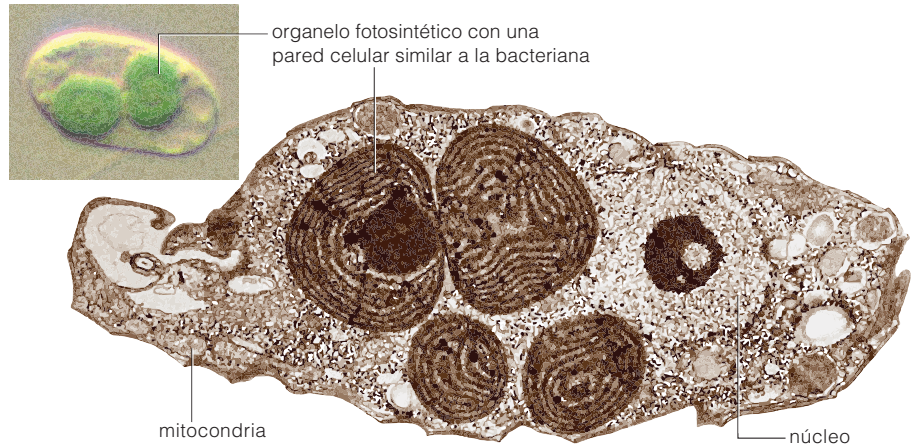
Las similitudes genéticas entre las mitocondrias y un tipo de bacterias aerobias modernas llamadas rickettsias (figura 18.13A) sugiere que los dos grupos comparten un ancestro común. Es probable que una célula similar a las rickettsias infectara un eucarionte ancestral. El hospedero empezó a utilizar el ATP producido por su simbiote aerobio, mientras que el simbiote utilizaba las materias primas producidas por la célula hospedera. Con el paso del tiempo, los genes de ambos organismos experimentaron mutaciones. Si un gen perdía su función en alguna de las células, un gen de la otra podía sustituirlo. Al final, el hospedero y el simbiote se volvieron incapaces de vivir de manera independiente.

En forma similar, los cloroplastos son estructural y genéticamente parecidos a un grupo moderno de bacterias fotosintéticas productoras de oxígeno conocidas como cianobacterias. Estas similitudes provocaron que los biólogos infirieran que los cloroplastos evolucionaron a partir de un ancestro de este tipo de células.





**A** *Rickettsia prowazekii*, una bacteria aerobia que infecta células humanas causando la tifoidea. De todos los genomas bacterianos que han sido secuenciados, el de *R. prowazekii* es el que más se parece al genoma de las mitocondrias. Al igual que las mitocondrias, estas bacterias obtienen piruvato del citoplasma y lo metabolizan por medio de la respiración aerobia.



**B** Los protistas flagelados conocidos como glaucocitas muestran cloroplastos con pared celular muy parecidos a las paredes celulares que tienen las bacterias.

**Figura 18.13** Algunas células modernas proporcionan evidencias que apoyan la hipótesis endosimbiótica del origen de las mitocondrias y los cloroplastos.

### Evidencia adicional de la endosimbiosis

Un descubrimiento azaroso hecho por el microbiólogo Kwang Jeon apoya la teoría que propone que las bacterias pudieron haber evolucionado en organelos. En 1966, Jeon estudiaba a la *Amoeba proteus*, un protista unicelular. Por accidente, uno de sus cultivos fue infectado por bacterias en forma de bacilo. Algunas de las amebas infectadas murieron enseguida, pero otras siguieron creciendo a una menor velocidad. Intrigado, Jeon mantuvo esos cultivos infectados para observar lo que ocurriría. Cinco años después, aunque las amebas descendientes parecían saludables, alojaban una cantidad considerable de células bacterianas. De hecho, cuando esas amebas fueron tratadas con antibióticos que normalmente no alteran a las amebas, murieron.

Experimentos posteriores confirmaron que las amebas se habían vuelto dependientes de las bacterias. Cuando Jeon cambió el núcleo de una ameba tolerante a las bacterias por el núcleo de una ameba típica, la célula utilizada como recipiente moría. Sin embargo, cuando se incluían bacterias en el trasplante, la mayoría de las células sobrevivieron. Parecía que las amebas habían llegado a necesitar alguna sustancia producida por las bacterias para su supervivencia. Estudios adicionales demostraron que las amebas habían perdido la capacidad para producir una enzima esencial y ahora dependían de la enzima producida por los endosimbiontes bacterianos.

También existe evidencia que apoya la teoría que postula que las cianobacterias pueden volverse organelos. El interior de los protistas unicelulares conocidos como glaucocitas está ocupado por una gran cantidad de organelos fotosintéticos de color verde que se parecen a las cianobacterias (figura 18.13B). La pared de estos organelos contiene peptidoglucano, un material sintetizado por ciertas bacterias, pero no por organismos eucariontes. Muchos otros protistas acuáticos tienen cianobacterias viviendo en su interior. Sin embargo, en la mayoría de los casos estas bacterias son endosimbiontes, no organelos; es decir, las bacterias pueden sobrevivir si son extraídas del hospedero. Sin embargo, los organelos fotosintéticos de las glaucocitas, al igual que los cloroplastos, han desarrollado una relación de dependencia con su hospedero. Estas células son incapaces de sobrevivir por sí mismas.

Cualquiera que haya sido la forma por la que surgieron, las primeras células eucariontes tenían núcleo, un sistema endomembranoso, mitocondrias, y en ciertos linajes, cloroplastos. Estas células fueron los primeros protistas. Con el paso del tiempo, los descendientes de estas células eucariontes conformaron los linajes protistas, así como plantas, hongos y animales. La siguiente sección proporciona una línea de tiempo para estos eventos evolutivos esenciales.

### Para repasar en casa ¿Cómo evolucionaron los organelos eucariontes?

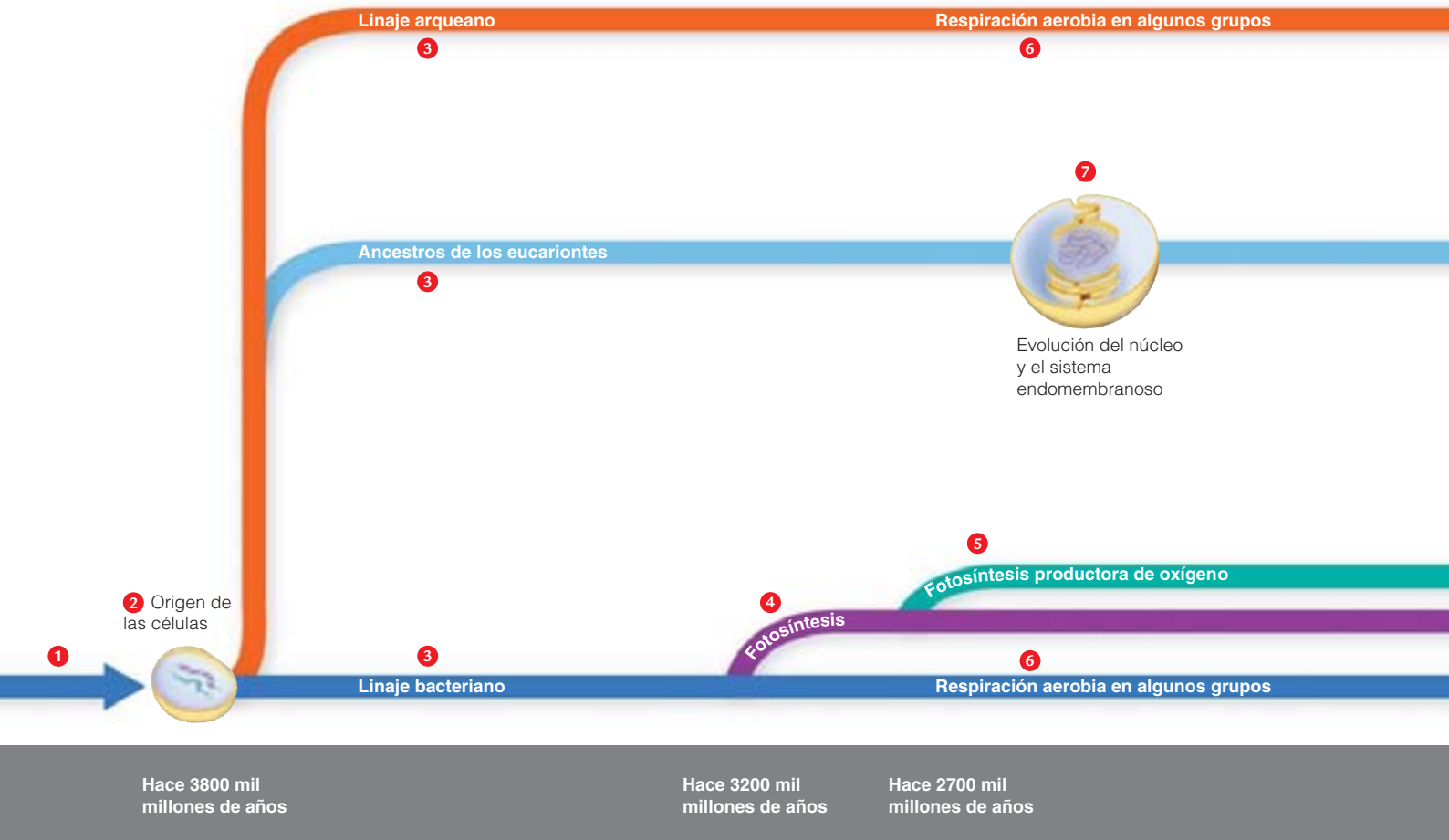
- › El núcleo y el sistema endomembranoso pudieron haber evolucionado a partir de invaginaciones de la membrana plasmática.
- › Las mitocondrias y los cloroplastos pudieron haber evolucionado cuando los simbioses bacterianos y sus hospederos se volvieron mutuamente dependientes.

**endosimbiosis** Proceso en el que una especie habita y se reproduce dentro de otra especie.



Atmósfera rica en hidrógeno y con muy poco oxígeno

El nivel del oxígeno atmosférico comienza a aumentar



**Pasos que precedieron a las células**

1 Entre 5 mil millones y 3800 mil millones de años atrás, como consecuencia de la evolución química y molecular, se formaron carbohidratos complejos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos a partir de compuestos orgánicos simples que existían en la Tierra primitiva.

**Origen de las células**

2 Las primeras células vivas evolucionaron hace 3800 mil millones de años. No tenían núcleo ni ningún otro organelo. Como los niveles de oxígeno atmosférico eran muy bajos, las primeras células debieron producir ATP por rutas anaerobias.

**Tres dominios de vida**

3 La primera divergencia mayor dio origen a las bacterias, al ancestro común de las arqueas y de todas las células eucariontes; poco tiempo después, los ancestros de las arqueas y de las células eucariontes divergieron.

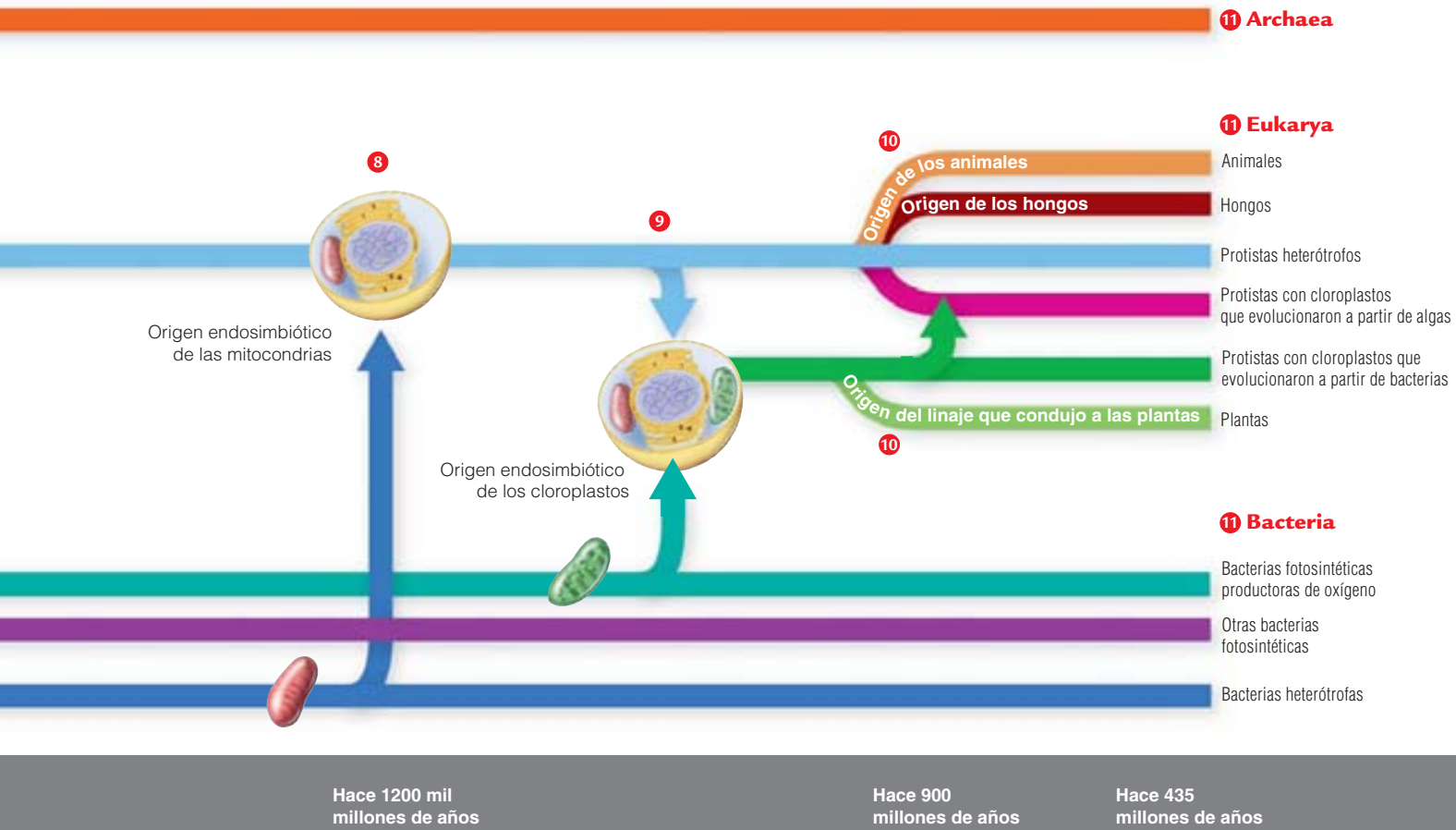
**Evolución de la fotosíntesis y la respiración aerobia**

4 En algunos grupos bacterianos evolucionó una ruta cíclica de liberación de oxígeno de la fotosíntesis.  
 5 Posteriormente, una ruta no cíclica de liberación de oxígeno evolucionó en las cianobacterias y, con el transcurso del tiempo, cambió la composición de la atmósfera.  
 6 La respiración aerobia evolucionó de manera independiente en varios grupos de bacterias.

**Origen del sistema endomembranoso y el núcleo**

7 El tamaño de las células y la cantidad de información genética continuó expandiéndose en los ancestros de las células eucariontes. El sistema endomembranoso, que incluye la membrana nuclear, se originó a partir de las modificaciones en las membranas celulares que ocurrieron entre 3 mil millones y 2 mil millones de años atrás.

**El oxígeno atmosférico alcanza los niveles actuales;  
la capa de ozono se forma gradualmente**



**Origen endosimbiótico de las mitocondrias**

**8** Una bacteria aerobia entró en una célula eucarionte anaerobia. Después de varias generaciones, las dos especies establecieron una relación simbiótica. Los descendientes de la célula bacteriana se volvieron mitocondrias.

**Origen endosimbiótico de los cloroplastos**

**9** Un protista heterótrofo asimiló bacterias productoras de oxígeno (cianobacterias). Los descendientes de esta bacteria evolucionaron para convertirse en cloroplastos. Más tarde, algunos protistas fotosintéticos evolucionarían en cloroplastos al interior de otros hospederos protistas.

**Evolución de plantas, hongos y animales**

**10** Todos los linajes principales, incluidos los hongos, los animales y las algas que darían origen a las plantas, evolucionaron en los océanos.

**Linajes que perduran en el presente**

**11** Hoy en día, los organismos habitan en casi todas las regiones acuáticas del planeta, en la corteza terrestre y en la atmósfera. Todos están emparentados por ancestros comunes y comparten algunos caracteres. Sin embargo, cada linaje encontró distintos tipos de presión selectiva que provocaron la evolución de caracteres distintivos en cada uno de éstos.

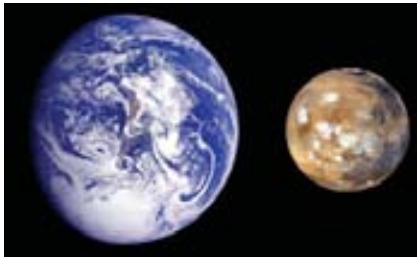
**Figura 18.14 Animada** Los acontecimientos más relevantes en la historia de la vida, basados en las hipótesis más aceptadas. Esta figura también muestra las conexiones evolutivas entre todos los grupos de organismos. La línea de tiempo no está a ninguna escala.

**>> Adivina:** ¿Qué organelos evolucionaron primero, las mitocondrias o los cloroplastos?

Respuesta: Las mitocondrias.

## En busca de la vida (una vez más)

La Tierra tiene el tamaño justo para sostener la vida. Si el planeta fuera mucho más pequeño, no ejercería la suficiente fuerza gravitacional para evitar que los gases atmosféricos escaparan hacia el espacio. La foto del lado *derecho* muestra los tamaños relativos de la Tierra y de Marte.



Como puedes observar, el tamaño de Marte es casi la mitad del tamaño de la Tierra. Como resultado, tiene una atmósfera mucho más delgada. Su atmósfera está conformada principalmente por dióxido de carbono, algo de nitrógeno y trazas de oxígeno. Por lo tanto, si la vida existiera en Marte es casi seguro que sería anaerobia.

**¿Cómo votarías?** El suelo de Marte podría contener microbios que proporcionen nueva información sobre el origen y la evolución de la vida. ¿Deberíamos traer muestras del suelo marciano para analizarlas? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

el agua. Estas estructuras sirvieron como un modelo para las **protocélulas**, que pudieron haber precedido a las células. Un **mundo de ARN**, el tiempo en el cual el ARN era el material genético, pudo haber precedido a los sistemas basados en el ADN. El ARN aún es parte de los ribosomas que realizan la síntesis de proteínas en todos los organismos. El descubrimiento de las **ribozimas**, moléculas de ARN que actúan como enzimas, apoya la hipótesis del mundo de ARN. Un cambio posterior del ARN hacia el ADN habría aumentado la estabilidad del genoma.



**Sección 18.5** Las primeras células evolucionaron cuando los niveles de oxígeno en la atmósfera y en los océanos eran bajos, por lo que debieron ser anaerobias. Una temprana divergencia separó a las bacterias del ancestro común de las arqueas y de los eucariontes. Una ruta fotosintética no cíclica que liberó oxígeno, evolucionó en un linaje bacteriano (cianobacterias). Estas bacterias crecieron en tapetes que acumularon sedimentos y que a lo largo de las generaciones formaron estructuras en forma de domos llamadas **estromatolitos**.

Con el tiempo, el oxígeno liberado por las cianobacterias cambió la composición de la atmósfera de la Tierra. El aumento del nivel del oxígeno impidió la evolución de nuevas formas a partir de moléculas inertes, causó la formación de una capa de ozono protectora y favoreció el desarrollo de las células que llevaban a cabo respiración aerobia. Esta ruta metabólica para la formación de ATP fue la innovación clave en la evolución de las células eucariontes.

Los protistas fueron los primeros eucariontes. Sus **biomarcadores** y sus fósiles datan de hace más de 2 mil millones de años. La diversificación de los protistas dio lugar a las plantas, hongos y animales.



**Sección 18.6** Una hipótesis sugiere que las membranas internas, típicas de las células eucariontes, podrían haber surgido por invaginaciones de la membrana de los ancestros procariontes. La existencia de algunas bacterias con membranas internas apoya esta hipótesis.

Las mitocondrias y los cloroplastos se parecen a las bacterias y es posible que estos organelos hayan evolucionado por **endosimbiosis**. En este proceso evolutivo, una célula entra y sobrevive dentro de otra célula. Durante el transcurso de las generaciones, el simbiote y el hospedero establecieron una relación de dependencia mutua para los procesos metabólicos esenciales. Algunos protistas modernos tienen bacterias simbiotes en su interior.

**Sección 18.7** Evidencias de diversas fuentes permiten a los científicos reconstruir el orden de los acontecimientos y elaborar una línea de tiempo hipotética sobre la historia de la vida.

## Resumen



**Sección 18.1** La **astrobiología** es el estudio del origen de la vida y su distribución en el Universo. La presencia de células en los desiertos y en regiones profundas de la superficie terrestre sugiere que la vida podría existir en condiciones similares en otros planetas.



**Sección 18.2** De acuerdo con la **teoría del big bang**, el Universo se formó en un instante hace unos 13 millones y 15 mil millones de años. La Tierra y otros planetas se formaron hace más de 4 mil millones de años. En el comienzo de la historia de la Tierra, había muy poco oxígeno en el aire, las erupciones volcánicas eran comunes y los meteoritos chocaban constantemente contra su superficie.



**Sección 18.3** Las simulaciones realizadas en los laboratorios aportan evidencias indirectas sobre las propiedades de autoensamblado que tienen algunos compuestos orgánicos formados bajo condiciones similares a las presentes durante el inicio de la historia de la Tierra en su atmósfera o a las presentes en los **respiraderos hidrotermales**. Estas condiciones incluían temperaturas muy altas y masas de agua con concentraciones muy altas de minerales. El análisis de los meteoritos ha revelado que tales compuestos pudieron formarse en el espacio y llegar a la Tierra mediante los meteoritos.



**Sección 18.4** Las proteínas que aceleran las reacciones metabólicas pudieron formarse en un inicio, cuando los aminoácidos se concentraron en la arcilla y se enlazaron bajo el calor del sol. O bien, los reactivos podrían haber comenzado su interacción en las rocas cercanas a los respiraderos hidrotermales. Estructuras parecidas a membranas y vesículas se formaron cuando las proteínas y lípidos se mezclaron con

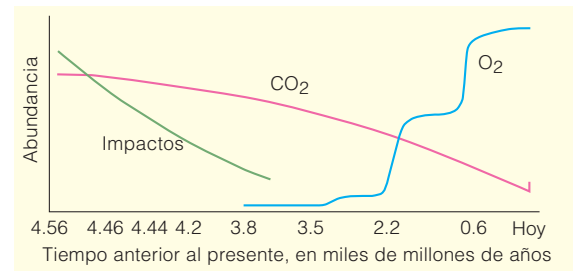
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Una abundancia de \_\_\_\_\_ en la atmósfera hubiera impedido la formación espontánea de compuestos orgánicos al inicio de la Tierra.
  - hidrógeno
  - metano
  - oxígeno
  - nitrógeno
- La persistencia de cofactores de sulfuro de hierro en los organismos apoya la hipótesis de que la vida surgió \_\_\_\_\_.
  - en el espacio exterior
  - en las planicies marinas
  - cerca de los respiraderos del fondo oceánico
  - en la atmósfera superior

## Actividades de análisis de datos

**Una Tierra cambiante** Las condiciones de la Tierra moderna son diferentes de las que había cuando surgió la vida. La **figura 18.15** muestra cómo han cambiado la frecuencia de los impactos de asteroides y la composición de la atmósfera con el paso del tiempo. Usa estas figuras y la información del capítulo para responder las siguientes preguntas.

- ¿Qué ocurrió primero: una disminución en los impactos de asteroides o un aumento de los niveles de oxígeno en la atmósfera?
- ¿Cómo se comparan los niveles actuales de dióxido de carbono y oxígeno con los que había cuando surgieron las primeras células?
- ¿Qué gas es más abundante en la actualidad: el oxígeno o el dióxido de carbono?



**Figura 18.15** Cómo han cambiado la frecuencia de impactos de asteroides (verde), la concentración de dióxido de carbono (rosa) y la concentración de oxígeno (azul) en la atmósfera a lo largo del tiempo geológico.

- Los ribosomas catalizan la formación de enlaces peptídicos. Esto apoya la hipótesis de que \_\_\_\_\_.
  - un mundo de ARN precedió a los genomas basados en ADN
  - el ARN puede contener más información que el ADN
  - los primeros protistas tenían ARN como material genético
  - todas las anteriores
- Una hipótesis sugiere que la arcilla \_\_\_\_\_.
  - facilitó el ensamblado de polipéptidos primitivos
  - estaba presente en los respiraderos hidrotermales
  - proporcionó la energía para el metabolismo temprano
  - todas las anteriores
- La evolución de \_\_\_\_\_ resultó en un aumento en los niveles del oxígeno atmosférico.
  - la reproducción sexual
  - la respiración aerobia
  - la ruta no cíclica de la fotosíntesis
  - la ruta cíclica de la fotosíntesis
- Las mitocondrias se parecen más a \_\_\_\_\_.
  - las arqueas
  - las bacterias aerobias
  - las cianobacterias
  - los eucariontes primitivos
- ¿Cuál fue la fuente de energía en la simulación de las condiciones de la Tierra primitiva que realizaron Miller y Urey?
- Los primeros organismos que se reprodujeron por la vía sexual fueron \_\_\_\_\_.
  - las arqueas
  - las bacterias aerobias
  - las cianobacterias
  - los eucariontes
- El oxígeno liberado por \_\_\_\_\_ se acumuló en la atmósfera y originó la capa de ozono.
  - las arqueas
  - las bacterias aerobias
  - las cianobacterias
  - los eucariontes primitivos
- ¿De qué está conformada una ribozima?
- El aumento de oxígeno en la atmósfera y en los mares de la Tierra representó una ventaja adaptativa para los organismos que llevaban a cabo \_\_\_\_\_.
  - respiración aerobia
  - fermentación
  - fotosíntesis
  - reproducción sexual
- ¿Cuál de los siguientes organismos no estuvo presente en la Tierra cuando evolucionaron las mitocondrias?
  - arqueas
  - bacterias
  - protistas
  - animales
- Los cloroplastos se parecen más a \_\_\_\_\_.
  - las arqueas
  - las bacterias aerobias
  - las cianobacterias
  - los eucariontes primitivos
- ¿Qué molécula proporciona más estabilidad al genoma: el ADN o el ARN?
- Ordena estos sucesos en orden de aparición, siendo 1 el más antiguo y 6 el más reciente.
 

___ 1	a. surgimiento de la ruta no cíclica de la fotosíntesis
___ 2	b. origen de las mitocondrias
___ 3	c. origen de las protocélulas
___ 4	d. surgimiento de la ruta cíclica de la fotosíntesis
___ 5	e. origen de los cloroplastos
___ 6	f. el <i>big bang</i>

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

- Los investigadores que buscan fósiles de las formas de vida más primitivas encuentran muchos obstáculos. Por ejemplo, pocas rocas sedimentarias tienen más de 3 mil millones de años. Revisa lo que has aprendido sobre la tectónica de placas (sección 16.7). Explica por qué quedan tan pocas muestras de estas rocas primitivas.
- Craig Venter y Claire Frase están desarrollando un "organismo mínimo". Han iniciado con *Mycoplasma genitalium*, una bacteria que tiene 517 genes. Al inhabilitar, uno por uno, sus genes, descubrieron que entre 265 y 350 de ellos codifican proteínas esenciales. Actualmente, los científicos están sintetizando cada uno de los genes esenciales para insertarlo, uno a uno, dentro de una célula creada que contiene únicamente una membrana plasmática y citoplasma. Lo que quieren saber es cuántos genes se necesitan para crear una nueva forma de vida. ¿Qué propiedades debería presentar esta célula para que concluyas que está viva?

Animaciones y actividades interactivas en **CENGAGENOW\***:

➤ Experimento de Miller-Urey; Acontecimientos relevantes en la historia de la vida.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



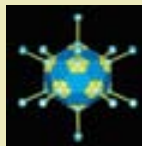


## UNIDAD 4 EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

Esta introducción a virus y viroides retoma conceptos sobre transcripción inversa (sección 15.2), ribozimas (18.4), reparación de ADN (8.6) y cáncer (10.1). Además, el capítulo abarca bacterias y arqueas (4.5). Aprenderás más sobre el sistema de clasificación de tres dominios (1.5), bacterias que dieron origen a los organelos (18.6) y resistencia a antibióticos (17.5). También utilizarás tu conocimiento sobre coevolución (17.13) y cladística (17.14).



#### Virus y viroides

Los virus son agentes infecciosos no celulares, tienen una cubierta proteica y un genoma de ácidos nucleicos, pero carecen de una maquinaria metabólica propia. Para replicarse, los virus deben infectar células. Algunos infectan células humanas y son causantes de enfermedades. Los viroides son fragmentos de ARN que no codifican proteínas. A pesar de ello, son capaces de infectar células vegetales y replicarse en su interior.



#### Estructura y función de las bacterias

Las bacterias son células pequeñas que contienen ADN y ribosomas, pero carecen de núcleo y organelos típicos de los eucariontes. Son los organismos de mayor abundancia y diversidad metabólica e incluyen organismos autótrofos (elaboran su propio alimento) y heterótrofos (se alimentan de otros).

# 19 Virus, bacterias y arqueas

## 19.1 Evolución de una enfermedad

En este capítulo exploraremos la diversidad de dos de los más antiguos linajes de la Tierra. Miles de millones de años antes de que existieran plantas y animales, los mares de la Tierra eran el hogar de bacterias y arqueas. Estas pequeñas células no tienen núcleo ni organelos típicos de los eucariontes. Los virus son aún más sencillos, carecen de cromosomas, ribosomas y de maquinaria metabólica. Varias definiciones señalan que los virus no son seres vivos. A pesar de su sencillez, los virus evolucionan porque tienen genes que mutan continuamente.

Por ejemplo, los científicos han aprendido bastante sobre el origen y la evolución del VIH (virus de inmunodeficiencia humana). Este virus es el causante del sida (síndrome de inmunodeficiencia adquirida). El primer VIH fue aislado por investigadores a principios de la década de 1980. Desde entonces, se han encontrado varias cepas (subtipos) del virus: como la VIH-1 y la menos frecuente VIH-2. Tras secuenciar el genoma de VIH-1 y compararlo con el genoma de virus de primates, los investigadores descubrieron que el virus humano evolucionó a partir del virus de inmunodeficiencia simia (VIS). El VIS infecta a chimpancés salvajes.

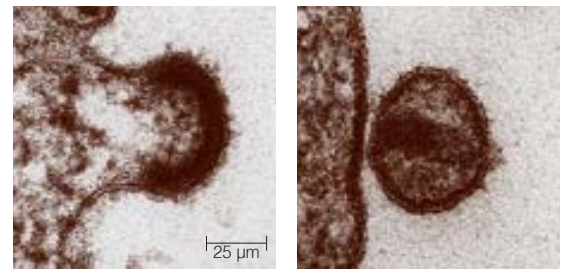
Una de las hipótesis supone que el primer humano infectado debió ser alguien que cazó o ingirió carne de un chimpancé infectado con VIS. Para probar la verosimilitud de esta hipótesis, los investigadores fueron tras la búsqueda de otro virus de primates, el virus esponjoso simio (VES), en personas de un pueblo africano cuyos habitantes cazaban y comían monos y simios cotidianamente. Encontraron que 1 por ciento de los habitantes del pueblo mostraba síntomas de una infección previa de VES, evidencia suficiente para asegurar que la transmisión de virus de simio a humano es posible.

Para determinar cuándo ocurrió el salto de VIH a los humanos, los investigadores han analizado los virus de muestras antiguas de tejido, almacenadas para exámenes de rutina en hospitales. Las muestras correspondían a dos personas que vivieron en la República Democrática del Congo, África, y son la primera evidencia del VIH como patógeno humano. La primera, era una muestra de sangre almacenada desde 1959. La segunda, un nodo linfático de una mujer, extirpado en 1960. Las secuencias genéticas de las dos muestras virales difieren poco, lo cual implica que, en los años en que se infectaron ambas personas, el

VIH no sólo circulaba en la población, sino que había mutado. Por lo que sabemos sobre la tasa de mutación en virus, el ancestro común de los dos genotipos (el VIH-1 más antiguo) debió infectar una persona durante el comienzo del siglo XX.

La comparación de las secuencias de genes de VIH almacenados en muestras de sangre actuales, ha permitido a los investigadores seguir las huellas de la migración del virus, desde África hacia los demás continentes. Estos datos muestran que el VIH-1 fue transportado desde África hasta Haití alrededor de 1966, donde el virus se diversificó. Una persona infectada con VIH, con mutaciones originadas en Haití, llevó el virus a Estados Unidos alrededor de 1969. Una vez ahí, el virus se esparció silenciosamente durante 12 años hasta que en 1981 el sida fue clasificado como una amenaza.

Hasta hoy, han muerto a causa del sida más de 20 millones de personas y alrededor de 30 millones presentan infección por VIH. El virus infecta y se replica en los glóbulos blancos, que son elementos esenciales de la respuesta inmune (figura 19.1). Con el tiempo, el glóbulo blanco donde el VIH se replica muere a causa de la infección. La pérdida de glóbulos blancos tiene como consecuencia la destrucción gradual de la habilidad del organismo para defenderse a sí mismo. Como resultado, una gran variedad de organismos causantes de enfermedades se reproducen desenfrenadamente causando síntomas de sida y problemas de salud que pueden ser fatales.



**Figura 19.1** Micrografías que muestran la gemación de una nueva partícula de VIH desde un leucocito infectado. La foto de la página anterior muestra varias partículas virales (esferas azules) alrededor de una célula infectada.



### Replicación e intercambio genético

Las bacterias tienen un cromosoma único y algunas poseen también uno o más plásmidos.

Se reproducen por fisión binaria, un tipo de reproducción asexual. Las células bacterianas pueden intercambiar genes entre sí mediante la transferencia de plásmidos y otros procesos.



### Diversidad bacteriana

Las bacterias han sido muy estudiadas y son altamente diversas. Son responsables de la producción de gran parte del oxígeno en el

aire, proporcionan nutrientes a las plantas y degradan desechos y desperdicios. Algunas habitan en nuestro cuerpo, con efectos benéficos. Otras son patógenas causantes de enfermedades humanas.



### Diversidad arqueana

Las arqueas fueron descubiertas hace poco.

Muchas de ellas están adaptadas a ambientes extremos, con altas tempera-

turas o altas concentraciones de sales. Otras habitan en ambientes con baja concentración de oxígeno y producen metano. Otras más cohabitan con las bacterias en suelos y mares. Ninguna provoca enfermedades al ser humano.

- › Los virus se encuentran en la frontera de la vida. Aunque contienen genes, ninguno de ellos forma parte de la maquinaria celular necesaria para expresarlos y replicarlos.
- ◀ Vínculos a Transcripción inversa 15.2

### Características y diversidad virales

Un **virus** es un agente infeccioso, no celular, compuesto de una cubierta proteica que envuelve el material genético (ARN o ADN) y algunas enzimas virales. Un virus es significativamente más pequeño que cualquier célula y carece de ribosomas y otros componentes de la maquinaria metabólica. Para replicarse, el virus debe infectar células de un organismo específico, conocido como hospedero.

Cada tipo de virus tiene adaptaciones que le permiten infectar y replicarse en un hospedero particular. Los **bacteriófagos** son virus que infectan bacterias. El bacteriófago T4, uno de los más estudiados, posee una cubierta compleja (figura 19.2A), que encierra al ADN en una subestructura proteica denominada “cabeza”. Unida a ella se encuentra la “cola”, otra subestructura en forma de filamento, cuya función es anclar al virus en su hospedero.

El virus de mosaico del tabaco infecta, a plantas de tabaco y algunas otras especies vegetales. Se caracteriza por su estructura helicoidal, formada por proteínas que se enroscan alrededor de una cadena de ARN. Estas proteínas conforman una cubierta cerrada en forma de barra (figura 19.2B).

La cubierta proteica de muchos virus de animales tiene 20 caras. En los adenovirus, cada vértice de la cubierta se proyecta una proteína en forma de espiga (figura 19.2C). Los adenovirus están “desnudos”, pero la mayoría de los virus animales cuentan con una cubierta: una porción de membrana del hospedero que envuelve al virus. Los virus del herpes son virus de ADN (figura 19.2D), mientras que el VIH es un virus de ARN.

### Replicación viral

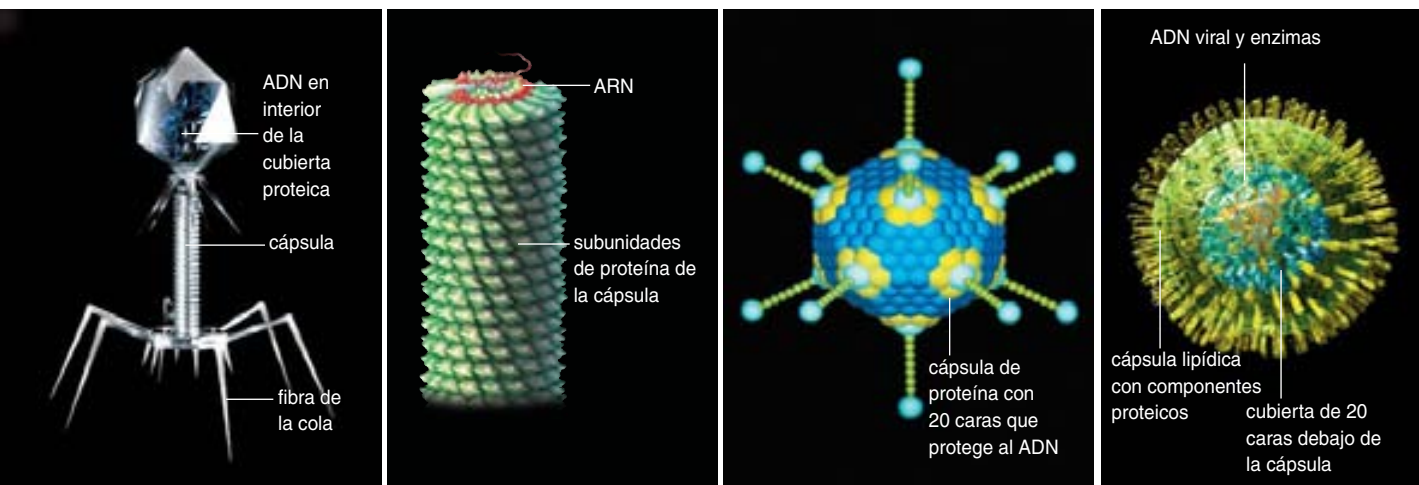
La replicación viral comienza cuando un virus se une a proteínas de la membrana del hospedero. Un virus no es capaz de localizar a su hospedero, sino que es un encuentro aleatorio. El material genético

del virus, penetra a la célula y secuestra su maquinaria metabólica. Los genes virales dirigen la replicación del material genético y la producción de proteínas virales. Después, estos componentes se ensamblan para formar nuevas partículas virales. Los virus recién formados logran un brote desde la célula hospedera y son liberados cuando ésta explota (lisis).

**Replicación de bacteriófagos** La replicación de bacteriófagos puede llevarse a cabo por dos vías (figura 19.3). En la **vía lítica**, los genes que penetran en células del hospedero forman de manera inmediata partículas virales. Después de un corto tiempo posterior a la infección, la célula muere por lisis (se rompe), permitiendo el escape de las nuevas partículas virales.

En la **vía lisogénica**, el ADN viral se integra al genoma del hospedero seguido por un periodo de latencia que precede la formación de nuevos virus. El ADN viral es duplicado junto con el del hospedero y, por lo tanto, transferido a la descendencia de la célula. El ADN viral, dentro de las células descendientes, espera la señal para comenzar la vía lítica.

**Replicación del VIH** El VIH se replica dentro de los glóbulos blancos humanos (figura 19.4). Las extensiones de proteína que se proyectan desde la cápsula se unen a proteínas de la célula hospedera que actúan como receptores 1. La cápsula del virus se fusiona con la membrana celular, permitiendo la entrada de enzimas y material genético (ARN) viral 2. Una enzima viral, la transcriptasa inversa, convierte el ARN viral en ADN de doble cadena, el cual puede ser leído por la maquinaria genética de la célula 3. El ADN viral es transportado hacia el núcleo, donde otra enzima viral lo integra al cromosoma del hospedero 4. El ADN viral es transcrito en forma simultánea con los genes del hospedero 5. Algunos de los ARN resultantes son traducidos a proteínas virales 6, mientras que otros constituyen el material genético de las nuevas partículas de VIH 7. Las partículas virales se autoensamblan en la membrana plasmática 8. Conforme progresa la gemación del



A Bacteriófago T4

B Virus del mosaico del tabaco

C Adenovirus

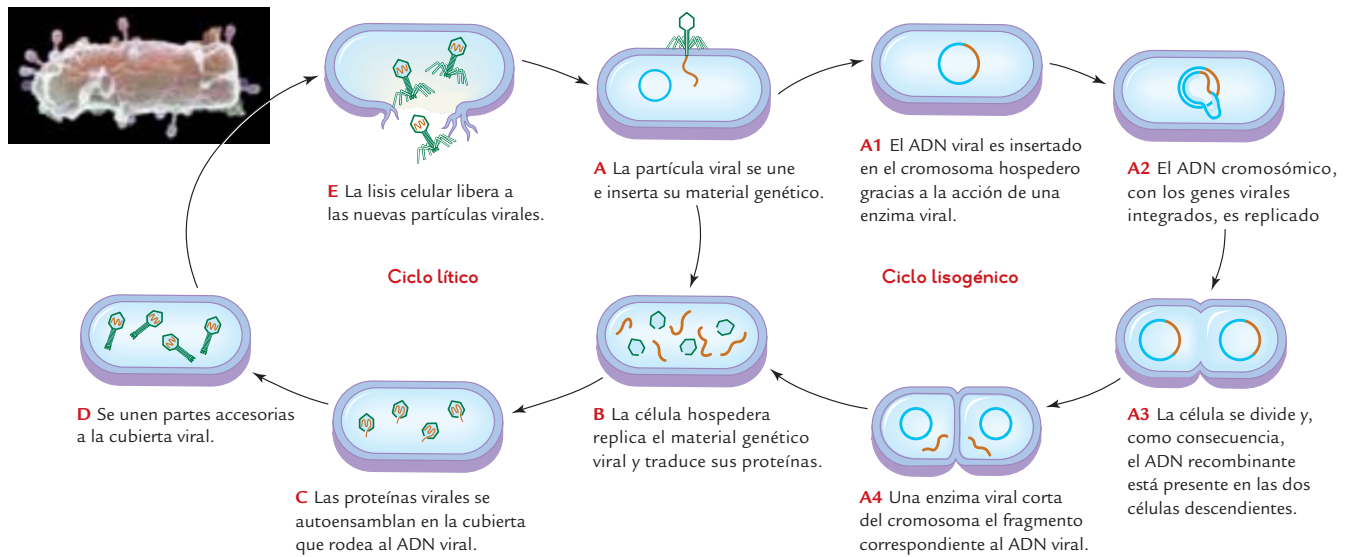
D Virus del herpes

Figura 19.2 Modelos ilustrativos de estructuras de virus.

›› **Adivina:** ¿Cuál de los cuatro virus obtiene la membrana de su hospedero?

Respuesta: El virus del herpes





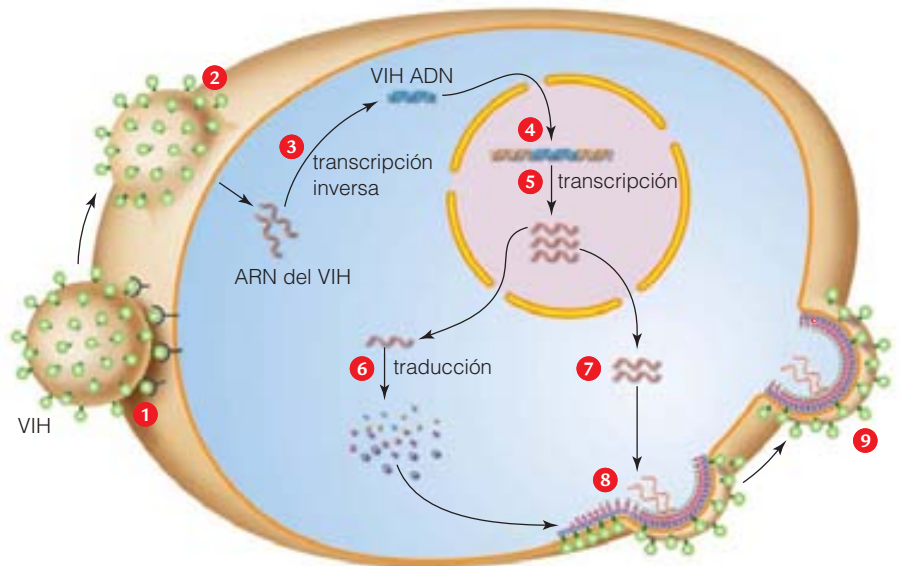
**Figura 19.3 Animada** Vías de replicación de los bacteriófagos.

**>> Adivina:** ¿Qué representa el círculo azul en A?

Respuesta: Representa al cromosoma bacteriano

**Figura 19.4 Animada** Ciclo de replicación del VIH, un virus de ARN.

- 1 El virus se une a la célula hospedera.
- 2 ARN y enzimas virales entran en la célula.
- 3 La transcriptasa inversa viral produce ADN de doble cadena a partir del ARN viral.
- 4 El ADN viral se integra al genoma del hospedero.
- 5 La transcripción produce ARN viral.
- 6 Algunos ARN virales son traducidos a proteínas virales.
- 7 Otra forma viral de ARN del nuevo genoma viral.
- 8 El ARN y las proteínas virales se autoensamblan en la membrana del hospedero.
- 9 Los nuevos virus emergen desde la célula hospedera, rodeados por una cápsula derivada de la membrana plasmática del hospedera.



virus desde la célula hospedera, parte de la membrana plasmática del glóbulo blanco se convierte en la cápsula del virus 9. Cada partícula viral nueva es capaz de infectar a otros glóbulos blancos.

Los fármacos utilizados contra el VIH interfieren con la unión del virus a la célula, la transcripción inversa, la integración del

ADN o con el procesamiento de polipéptidos para producir proteínas virales.

**bacteriófago** Virus que infecta bacterias.

**vía lisogénica** Vía de replicación del bacteriófago en la cual el ADN viral se integra en el cromosoma del hospedero y es transferido a la progenie.

**vía lítica** Vía de replicación del bacteriófago en la cual un virus se replica en forma inmediata y mata a su hospedero.

**virus** Partícula infecciosa, no celular, compuesta por proteína y ácidos nucleicos que sólo se replica al interior de una célula hospedera.

### Para repasar en casa ¿Qué es un virus y cómo se replica?

- » Un virus es una partícula infecciosa no celular que consiste en ácido nucleico rodeado por una cubierta de proteína y en algunos casos tiene una cápsula externa.
- » Un virus se replica al unirse a un tipo específico de célula hospedera, se apodera del control de su maquinaria metabólica y la utiliza para producir componentes virales. Estos componentes se autoensamblan para formar nuevas partículas virales.



- › El número de partículas virales es mucho mayor que el número de células, y las infecciones virales tienen consecuencias de gran alcance sobre todas las formas de vida.
- ◀ Vínculos a Reparación del ADN 8.6, Cáncer 10.1

Algunos virus causan efectos positivos sobre la salud humana; por ejemplo, los bacteriófagos que eliminan a las bacterias que ocasionan intoxicación por alimentos. Otros virus, sin embargo, son **patógenos**, es decir, son causantes de enfermedades.

### Enfermedades virales comunes

Distintos tipos de virus sin cápsula, entre ellos los adenovirus, infectan las membranas del sistema respiratorio superior, causando los típicos resfriados. Otros virus sin cápsula infectan el epitelio del intestino, causando gastroenteritis viral, y con ello diarrea. Los virus sin cápsula también son causantes de la aparición de verrugas. Por ejemplo, el virus del papiloma humano (VPH), el causante de las verrugas genitales, es el más común de los virus transmitidos por contacto sexual. La infección de algunas cepas de VPH puede provocar cáncer cervicouterino.

Las llagas labiales son causadas por un virus del herpes (un virus con cápsula). Otro tipo de virus del herpes provoca herpes genital, y otros más son los causantes de mononucleosis y varicela. Una vez que una persona ha sido infectada por herpes, el virus permanece de por vida en su cuerpo. Puede entrar en un estado de latencia, semejante al del ciclo lisogénico de un bacteriófago, para posteriormente reanudar su actividad. Un ejemplo es el virus que causa la varicela en niños y que en algunas ocasiones emerge durante la etapa adulta como la enfermedad conocida como culebrilla.

Influenza, paperas, sarampión y rubéola son otras enfermedades causadas por virus con cápsula.

### Enfermedades virales emergentes

Una **enfermedad emergente** es aquella que de manera repentina extiende su alcance hacia nuevas poblaciones, o bien, una enfermedad que ha sido detectada recientemente en humanos. Una nueva enfermedad puede surgir cuando una o varias mutaciones modifican el genoma viral. Estas mutaciones pueden tener como consecuencia la facilitación de la propagación del virus o en su capacidad letal. Los virus de ARN tienen una tasa de mutación muy alta, debido a que los mecanismos de corrección y reparación (sección 8.6) no funcionan para el ARN. Otro mecanismo mediante el cual los virus evolucionan es la recolección de genes de su hospedero o de otros virus que infectan simultáneamente a la misma célula.

El sida es un ejemplo de enfermedad emergente. Aquí presentamos algunos más.

**Fiebre del Nilo occidental** El virus del Nilo occidental es un virus de ARN con cápsula que se replica en aves. Los mosquitos transportan el virus de hospedero en hospedero, por ello se les llama **vectores**. Ocasionalmente, la picadura de un mosquito portador del virus puede causar la infección en humanos. El virus del Nilo occidental es un virus letal. Aunque es capaz de replicarse



**Figura 19.5** Un integrante del personal sanitario se coloca equipo protector durante una epidemia de SARS.

en células humanas, la cantidad de virus que pasa a través de la sangre no es suficiente para ser transmitido entre personas.

La mayoría de las personas infectadas con el virus del Nilo occidental no muestra síntoma alguno, pero algunas otras desarrollan fiebre, cuyos síntomas son similares a los causados por la gripe. En 1 por ciento de los casos de fiebre del Nilo occidental, el virus puede atacar al sistema nervioso con consecuencias que pueden ser fatales.

El virus del Nilo occidental ha estado presente por mucho tiempo en África, Oriente Medio y algunas partes de Europa, pero se detectó en el hemisferio occidental hasta 1999, cuando comenzó a causar la muerte de personas y aves en la ciudad de Nueva York, Estados Unidos. En los años siguientes, el virus se propagó a lo largo de todo Estados Unidos a través de aves migratorias que cruzaban el país. Actualmente, la fiebre del Nilo occidental es una **enfermedad endémica** del país, eso significa que el riesgo de contagio persiste, pero a niveles muy bajos.

**SARS** El síndrome respiratorio agudo y grave (SARS, por sus siglas en inglés) se detectó por primera vez en China en el 2002 (figura 19.5). La enfermedad se convirtió en una **epidemia**, es decir, una enfermedad que se propaga a través de toda una región geográfica. Poco después y como consecuencia de la alta movilidad de las personas por vía aérea, el SARS se convirtió en **pandemia**. Una pandemia es un brote de enfermedad que abarca varias regiones geográficas y representa una amenaza a la salud humana. Durante nueve meses el SARS infectó a cerca de 8000 personas en 37 países, de las cuales fallecieron 774.

El virus causante del SARS es un coronavirus (*derecha*) desconocido antes de la pandemia. Los coronavirus reciben ese nombre por la *corona* de proteínas, en forma de espiga, que se extiende alrededor de su cápsula. La pregunta es ¿de dónde surgió el virus? Los investigadores encontraron un virus similar al causante del SARS en el murciélago herradura chino, sin embargo, este virus no infecta a los humanos. La hipótesis de los investigadores es que algunos murciélagos herradura fueron capturados y llevados a algunos mercados, donde transmitieron el virus a otros animales. Dentro de los nuevos hospederos, el virus desarrolló la capacidad de infectar a humanos.



**Influenza H5N1 y H1N1** Los brotes anuales de gripe que ocurren durante el invierno, sobre todo en regiones templadas, son causados por los virus de influenza. Debido a su alta tasa de mutagénesis, cada año los virus de la gripe son ligeramente diferentes

a sus predecesores. Sin embargo, las gripes estacionales típicas tienen una tasa de mortalidad muy baja, causando muertes sobre todo a personas de edad avanzada. Los médicos recomiendan que las personas mayores de 50 años se vacunen anticipadamente contra la gripe estacional. Sin embargo, dichas vacunas protegen ante cepas estacionales, mas no ante cepas mutantes como las que se describen a continuación.

La influenza aviar H5N1, llamada gripe aviar, infecta ocasionalmente a personas que han estado en contacto directo con aves. Una característica que distingue a esta cepa de influenza de las demás es que su tasa de mortalidad, cuando el virus infecta a personas, es increíblemente elevada. Del 2003 al 2009, la Organización Mundial de la Salud recibió reportes de 417 casos humanos de influenza H5N1, la mayoría de ellos en Asia. Del total de casos, 257 (más de 60 por ciento) tuvieron consecuencias fatales. Por fortuna, la frecuencia de transmisión entre personas del virus H5N1 es muy baja.



En contraste, la influenza H1N1, la cual se muestra en la micrografía del lado izquierdo, se contagia fácilmente por tos o estornudos. Se conoce como influenza porcina. El virus H1N1 fue aislado por primera vez en México a principios del 2009, donde ocasionó síntomas respiratorios

agudos. El virus se propagó desde México hacia Estados Unidos y de ahí hacia todo el mundo. Los temores iniciales de una alta tasa de mortalidad fueron descartados, se liberaron fármacos antivirales para curar a los enfermos y se produjo una vacuna.

Los funcionarios de salud mantienen un monitoreo sobre influenza H5N1 y H1N1. La alarma se mantiene por dos razones. La primera es que cualquiera de las dos cepas pudiera mutar y continuar propagándose. La segunda razón es que la coexistencia de H5N1 y H1N1 incrementa la posibilidad de un intercambio genético entre ambas cepas, lo cual podría ser desastroso. El virus de influenza H1N1 contiene un genoma compuesto, es decir, con material genético de varias cepas de influenza humano, aviar y porcino. Si H1N1 incorporara genes de la cepa aviar H5N1, podría resultar en una nueva cepa de influenza de fácil transmisión y alta letalidad.

**enfermedad emergente** Enfermedad antes desconocida o de reciente propagación en una región geográfica o población.

**enfermedad endémica** Enfermedad que persiste a bajos niveles en una región o población.

**epidemia** Brote de una enfermedad limitado a una región geográfica.

**pandemia** Brote de una enfermedad que afecta regiones geográficas separadas y representa una amenaza para la salud humana.

**patógeno** Agente causante de enfermedades.

**vector** Animal que transfiere un patógeno de un hospedero hacia otro.

### Para repasar en casa ¿Cómo afectan los virus a la salud humana?

- Los virus son los causantes de muchas enfermedades comunes como la gripe y las llagas labiales.
- Otros virus que causan enfermedades emergentes como el sida y el SARS recientemente se han convertido en un riesgo para la salud.

- Pequeños fragmentos de ARN, de unos cuantos cientos de nucleótidos de longitud, pueden utilizar las enzimas de una célula vegetal para replicarse a sí mismos.

◀ Vínculos a Plasmodiosmos 4.12, Ribozima 18.4

En 1971, el patólogo vegetal Theodor Diener anunció el descubrimiento de un nuevo tipo de patógeno, un pequeño ARN sin cubierta proteica. Lo nombró **viroide**, porque parecía la versión “desnuda” de un virus.

Diener había investigado la enfermedad del tubérculo fusiforme de la papa, una enfermedad que atrofia a las plantas de papa y ocasiona que los tubérculos que produzcan sean pocos, pequeños y deformes. Diener esperaba aislar un virus patógeno, pero se vio obligado a considerar otras alternativas cuando descubrió que el agente infeccioso pasaba a través de filtros tan finos que impiden el paso hasta del virus más pequeño.

Para identificar los componentes del patógeno minúsculo, Diener trató con diferentes enzimas extractos de plantas infectadas, para establecer cuál de ellas inactivaba al patógeno desconocido. Ninguno de los extractos tratados con enzimas que degradan ADN, lípidos o proteínas evitaron la infección. En cambio, las enzimas que digieren ARN hicieron que los extractos se volvieran inofensivos. Diener concluyó que el patógeno debiera estar compuesto únicamente por ARN.

Hasta hoy los patólogos de plantas han descrito alrededor de 30 viroides que causan enfermedades en plantas importantes en términos económicos. Entre las afectadas se encuentran los cítricos, la manzana, el coco, el aguacate y el crisantemo. Todos los viroides que se conocen están compuestos por ARN de cadena sencilla y circular. El apareamiento de las bases, en distintas regiones del viroide, causa que éste se pliegue en forma de barra (*derecha*). El viroide es extremadamente pequeño: está conformado por menos de 400 nucleótidos. Como punto de comparación, el genoma viral más pequeño contiene miles de nucleótidos.



A diferencia del material genético de un virus, el ARN del viroide no codifica proteínas. Sin embargo, el viroide en sí mismo es enzimáticamente activo. En otras palabras, el viroide es una ribozima (sección 18.4). Normalmente, la replicación del viroide se lleva a cabo cuando una enzima del hospedero, la polimerasa de ARN, se desplaza repetidamente a lo largo del ARN circular. El resultado es una cadena larga de ARN que contiene varias copias del viroide unido extremo con extremo. Esta cadena se corta a sí misma en sitios específicos, generando nuevos viroides. Los nuevos viroides se propagan a través de la planta por medio de los plasmodiosmos que conectan a las células y a través del floema (tejido vascular transportador de nutrientes).

**viroide** ARN pequeño no codificante capaz de infectar plantas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los viroides y cómo se distinguen de los virus?

- Los viroides son pequeños fragmentos de ARN que infectan a las plantas.
- A diferencia de los virus, los viroides no tienen cubierta proteica ni genes que codifiquen proteínas.

## 19.5 Estructura y función de las bacterias

- ▶ Las bacterias son células pequeñas, estructuralmente simples, ampliamente distribuidas y muy abundantes.
- ◀ Vínculo a Bacterias 4.5, Evolución de los organelos 18.6

### Tamaño, estructura y movilidad celulares

La célula bacteriana típica no puede observarse sin la ayuda de un microscopio. Es de manera considerable más pequeña que una célula eucarionte: aproximadamente del tamaño de una mitocondria. De hecho, existe evidencia para afirmar que algunas bacterias fueron los ancestros de las mitocondrias (sección 18.6).

Los biólogos describen y clasifican las bacterias de acuerdo con su forma (figura 19.6A). Las células esféricas se llaman cocos; aquéllas en forma de barra son bacilos y una célula espiral, espirilo.

La mayoría de las bacterias tienen una pared celular semirrígida y porosa que rodea a la membrana plasmática (figura 19.6B). En ocasiones, la pared está circundada ya sea por una capa mucilaginosa o por una cápsula. La capa mucilaginosa permite que la célula se adhiera sobre diversas superficies. La cápsula, en cambio, es más rígida y permite que algunos patógenos evadan la respuesta inmune de hospederos vertebrados.

El **cromosoma bacteriano** es un ADN circular de doble cadena, anclado en la membrana plasmática, el cual se encuentra en una región del citoplasma conocida como **nucleoide**. Los ribosomas dispersos en el citoplasma sintetizan las proteínas. Aunque no hay sistemas de membranas internas como en los eucariontes algunas bacterias sí tienen algún tipo de membrana interna (sección 18.6).

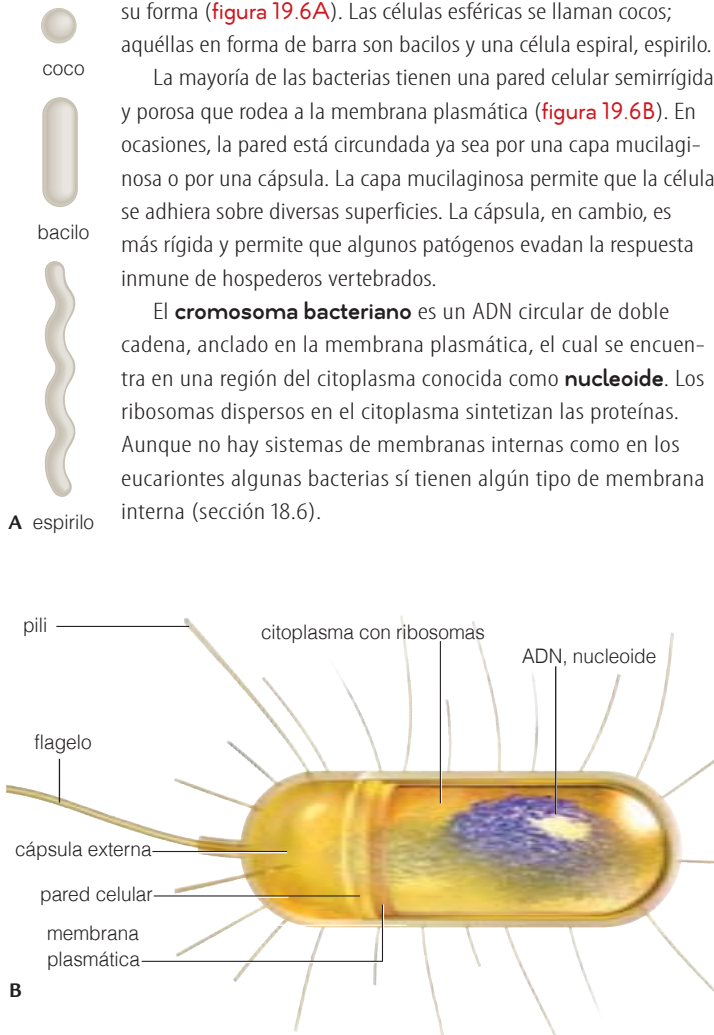


Figura 19.6 Animada Formas de las células bacterianas A y plan corporal B.

Muchas células bacterianas tienen uno o más flagelos. Éstos, a diferencia de los flagelos de eucariontes, no están formados por microtúbulos y no son flexibles, sino que rotan como un aspa.

Los filamentos que se extienden desde la superficie celular, son llamados **pili**. Algunas células utilizan los pili para anclarse a la superficie. Otras los utilizan como garfios para deslizarse. Un pili se extiende desde la membrana de la bacteria hacia la superficie exterior, se ancla en ella y después se contrae, desplazando la célula en una determinada dirección. Otro tipo de pili retráctil acerca las células bacterianas entre sí para intercambiar genes como se describe en la siguiente sección.

### Abundancia y diversidad metabólica

Si consideramos el número de individuos totales, las bacterias son incomparables con cualquier otro organismo. Biólogos de la Universidad de Georgia, Estados Unidos, han calculado que existen 5 billones de trillones de células bacterianas en la Tierra.

La diversidad metabólica es parte del éxito de las bacterias. En la naturaleza existen cuatro formas de nutrición; las bacterias, como grupo, utilizan todas ellas (tabla 19.1).

Los fotoautótrofos son fotosintéticos: utilizan la luz como fuente de energía para formar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua. Dentro de este grupo se encuentran casi todas las plantas, algunos protistas y una gran variedad de bacterias.

Los quimiótrofos obtienen energía al extraer electrones de moléculas como los sulfuros. La energía obtenida se emplea en la formación de compuestos orgánicos, partiendo de dióxido de carbono y agua. Todos los integrantes de este grupo son bacterias o arqueas.

Los fotoheterótrofos utilizan la energía de la luz y obtienen carbono al descomponer compuestos orgánicos de su ambiente. Los miembros de este grupo son bacterias y arqueas.

Los quimioheterótrofos obtienen carbono y energía al descomponer compuestos orgánicos producidos por otros organismos. El grupo está formado por la mayoría de las bacterias, arqueas, protistas, hongos y todos los animales. Algunas bacterias quimioheterótrofas se alimentan de organismos vivos. Otras son descomponedores que degradan desechos o restos orgánicos.

**cromosoma bacteriano** ADN circular de doble cadena que se encuentra en el citoplasma de la bacteria.

**nucleoide** Región del citoplasma en donde se encuentra el cromosoma bacteriano.

**pili** Prolongación, en forma de pelo, que se extiende desde de la pared celular de algunas bacterias.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características principales de las células bacterianas?

- ▶ Las bacterias son células pequeñas, carecen de núcleo y por lo general tienen pared celular. Poseen un cromosoma único que se encuentra en el citoplasma y no tienen un sistema de membranas internas.
- ▶ Las bacterias son metabólicamente el grupo de organismos más abundantes y diversos.

Tabla 19.1 Tipos de nutrición

Modo de nutrición	Fuente de energía	Fuente de carbono
Fotoautótrofo	Luz solar	Dióxido de carbono
Quimioautótrofo	Sustancias inorgánicas	Dióxido de carbono
Fotoheterótrofo	Luz solar	Compuestos orgánicos
Quimioheterótrofo	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos

## 19.6 Reproducción bacteriana e intercambio genético

› La reproducción de las bacterias es asexual, pero la combinación de nuevos genes se presenta cuando hay intercambio de material genético.

◀ Vínculo a Reproducción asexual 11.2



Las bacterias tienen un potencial reproductivo asombroso. La mayoría de ellas se reproduce por **fisión binaria**: un tipo de reproducción asexual (figura 19.7). El proceso comienza cuando la célula reproduce su único cromosoma, el cual está unido a la membrana plasmática **1**. La copia de ADN se une a la membrana plasmática, adyacente a la molécula parental. La adición de nuevo material sobre membrana y pared celulares, alargan la célula y separan a las dos moléculas de ADN **2**. Después, más material de membrana plasmática y de pared celular es depositado a lo largo de la sección media de la célula **3**. La adición de material divide en dos a la célula, dando lugar a dos individuos idénticos **4**.

**1** Una bacteria tiene un cromosoma circular que se une en la cara interna de la membrana plasmática.



**2** La célula duplica su cromosoma, une la copia a un lado de la original y añade material de membrana y pared celular entre ellas.



**3** Cuando el tamaño de la célula se acerca al doble del inicial, se deposita membrana y pared celular a lo largo de la sección media de la célula.



**4** El resultado son dos células idénticas.



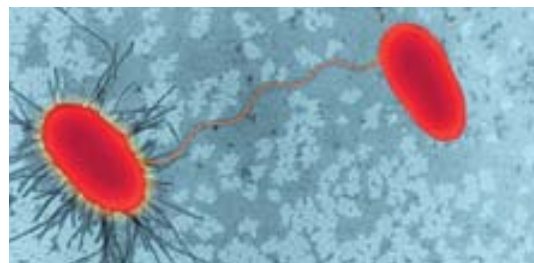
**Figura 19.7 Animada** Fisión binaria. La micrografía de la parte superior muestra el paso 3 de este proceso en *Bacillus cereus*.

**conjugación** Mecanismo de intercambio de genes en el cual una bacteria o arquea pasa un plásmido a otra.

**fisión binaria** Método de reproducción asexual que divide una bacteria o célula arquea en dos células hijas idénticas.

**plásmido** Pequeño anillo de ADN que no es cromosómico reproducido independientemente del cromosoma.

**transferencia horizontal de genes** Transferencia de material genético.



**Figura 19.8** Conjugación procariote. Una célula donadora extiende su pili sexual hacia otra célula receptora; cuando se encuentran suficientemente cerca, la donadora transfiere una copia de un plásmido a la receptora.

›› **Adivina:** ¿La conjugación aumenta el número de células?

Respuesta: No, porque no es un tipo de reproducción

### Transferencia horizontal de genes

Además de la herencia vertical transmitida por una célula parental, las bacterias llevan a cabo la **transferencia horizontal de genes**: la transferencia de material genético entre individuos preexistentes. El proceso denominado **conjugación** consiste en la transferencia de un plásmido desde una célula hacia otra. Un **plásmido** es una pequeña molécula circular de ADN, independiente del cromosoma bacteriano y que contiene pocos genes. Las células se reúnen para la conjugación cuando una de ellas extiende su pili sexual hacia una posible compañera. El pili se ancla a la que será la célula receptora y la atrae hacia la donadora (figura 19.8). Una vez que las células se encuentran suficientemente cerca, la donadora transfiere una copia de su plásmido a su compañera receptora. Una vez que ha concluido la transferencia genética, las células se separan. Como resultado, las dos células involucradas transfieren el mismo plásmido a su descendencia. Cada célula, a su vez, puede donar el plásmido durante otra transferencia horizontal genética.

Es posible introducir nuevos genes a través de dos procesos adicionales. Primero, una célula puede incorporar ADN del ambiente, durante el proceso llamado transformación. Segundo, cuando los virus infectan bacterias, en algunas ocasiones cambian genes entre hospederos.

La habilidad de las bacterias para adquirir nuevos genes tiene aplicaciones de gran relevancia. Supongamos que un gen para la resistencia a antibióticos surge por mutaciones en una célula bacteriana. Este gen no sólo puede transferirse a la descendencia, sino que puede pasarse a otras células existentes por medio de la conjugación. La transferencia horizontal acelera la tasa a la cual un gen se propaga en una población, acelerando a su vez la respuesta a la presión selectiva.

#### Para repasar en casa ¿Cómo se reproducen las bacterias y cómo intercambian genes entre células preexistentes?

- › Las bacterias se reproducen por fisión binaria, un tipo de reproducción asexual.
- › El intercambio de genes se realiza por conjugación. Las bacterias también pueden obtener nuevos genes directamente del ambiente o por medio de virus.



- › Las bacterias desempeñan la función de descomponedores, circulan nutrientes y forman sociedades con otras especies.
- ◀ Vínculos a RCP 15.3, Antibióticos 17.5, Origen del cloroplasto 18.6

Las bacterias que causan enfermedades humanas son las más estudiadas, pero la mayoría de las bacterias son inofensivas o incluso benéficas. Como verás, se encuentran en una gran variedad de hábitats y muestran un grado de diversidad ecológica asombroso.

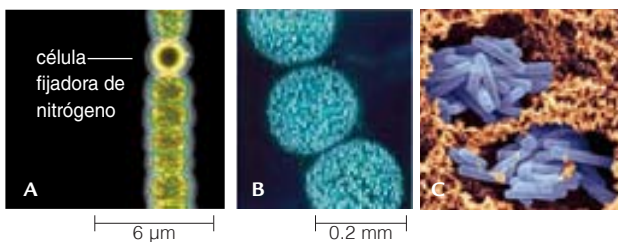
### Bacterias amantes del calor

Si la vida emergió de los respiraderos hidrotermales, las actuales bacterias afines al calor o termófilas asemejarían a aquellas primeras células. Se sabe que fueron una de las primeras formas de vida porque las comparaciones bioquímicas las sitúan en la base del árbol evolutivo bacteriano. Una de las especies de este grupo, *Thermus aquaticus*, fue descubierta en aguas termales volcánicas del Parque Nacional de Yellowstone, Estados Unidos. El bioquímico Karl Mullis aisló una polimerasa de ADN termoestable de la bacteria *T. aquaticus* y la utilizó para las primeras reacciones de PCR (sección 15.3). Años más tarde, Mullis recibió el Premio Nobel por inventar este método, muy utilizado actualmente en biotecnología.

### Cianobacterias productoras de oxígeno

La fotosíntesis evolucionó en varios linajes bacterianos, pero las **cianobacterias** son las únicas que liberan oxígeno mediante una ruta no cíclica, como lo hacen las plantas (figura 19.9A). Si, como las evidencias lo sugieren, los cloroplastos evolucionaron a partir de cianobacterias antiguas, debemos agradecer a las cianobacterias y a los cloroplastos por la presencia de oxígeno en la atmósfera de la Tierra (sección 18.6).

Algunas cianobacterias se asocian con hongos para formar líquenes (capítulo 22), algunas otras habitan en la superficie del suelo, pero la mayoría de ellas son acuáticas. La *Spirulina*, por ejemplo, se cultiva para su comercialización y es vendida como alimento nutritivo. Otras cianobacterias acuáticas llevan a cabo la **fijación de nitrógeno**, una tarea indispensable en términos ecológicos. Devuelven el nitrógeno gaseoso ( $N \equiv N$ ) accesible al incorporarlo en forma de amoníaco ( $NH_3$ ). Las plantas y algas requieren nitrógeno,



**Figura 19.9** Bacterias relevantes en términos ecológicos. **A** Cadena de cianobacterias compuesta por varias células fotosintéticas productoras de oxígeno y una célula fijadora de nitrógeno.

**B** La proteobacteria *Thiomargarita namibiensis*, la bacteria más grande que se conoce. Posee una enorme vacuola que contiene azufre y nitrato.

**C** Muestra de yogur que contiene a la bacteria fermentadora de lactato, *Lactobacillus*. Las células de menor tamaño en la imagen son descomponedores o forman parte de la flora intestinal.

pero no lo pueden utilizar cuando está en forma de gas porque son incapaces de romper en triple enlace. Sin embargo, pueden utilizar el amoníaco producido y liberado por las cianobacterias.

### Gran diversidad en las proteobacterias

Las **proteobacterias** son el linaje bacteriano de mayor diversidad. Entre ellas están incluidas algunas especies fijadoras de nitrógeno. La *Rhizobium* habita en las raíces de las leguminosas, un grupo de plantas que incluye a aquellas de guisantes y de judías. La fijación de nitrógeno que realiza la *Rhizobium* beneficia a la planta hospedera y además enriquece el suelo.

Las mixobacterias, otro grupo de proteobacterias del suelo, se caracterizan por su comportamiento cooperativo. Los individuos de este grupo de bacterias se deslizan como un grupo cohesivo, alimentándose de otras bacterias. En cuanto se acaba el alimento, miles de células se unen para formar un cuerpo fructificante pluricelular, una estructura que contiene esporas (células latentes) sostenidas sobre un tallo. El viento dispersa las esporas hacia nuevos hábitats donde cada espora germina y libera una única célula. La bacteria más grande que se conoce es la *Thiomargarita namibiensis* (figura 19.9B). Este quimioautótrofo almacena nitrógeno y azufre en una inmensa vacuola, tan grande que puede observarse a simple vista.

La *Escherichia coli* es un quimioheterótrofo que habita en el intestino de los mamíferos. Es parte de la **flora normal**, una colección de microorganismos que habita por lo común al interior del cuerpo y sobre él. La mayoría de las cepas de *E. coli* beneficia a su hospedero humano con la producción de vitamina K. Sin embargo, la cepa *E. coli* O157:H7 es una de las tres causas principales de intoxicación por envenenamiento. Las dos restantes, *Salmonella* y *Campylobacter*, también son proteobacterias.

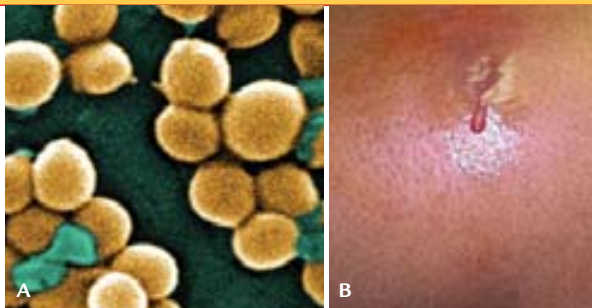
Otras proteobacterias patógenas que afectan al intestino son *Helicobacter pylori* (la principal causante de úlceras estomacales) y *Vibrio cholerae* (el agente del cólera).

Las rickettsias son un grupo de proteobacterias que viven como parásitos intracelulares y que son transmitidos por garrapatas u otros insectos. Las rickettsias transmitidas por garrapatas son las causantes de la fiebre de las Montañas Rocosas. Otra característica distintiva de las rickettsias es que son el pariente vivo más cercano a las células que dieron lugar a las mitocondrias.

### Bacterias Gram-positivas de paredes gruesas

Las bacterias Gram-positivas son un linaje que se caracteriza por una pared celular gruesa, la cual se tiñe de color púrpura cuando se incuba en la **tinción de Gram** para observarla al microscopio. Las bacterias de pared delgada, por ejemplo cianobacterias y proteobacterias, se tiñen de un color rosado bajo el mismo método. Por ello se les denomina Gram-negativas.

La mayoría de las bacterias Gram-positivas son quimioheterótrofos. Por ejemplo, *Lactobacillus* es un fermentador que produce lactato (sección 7.6). Además de realizar la fermentación láctica, es un descomponedor típico que en ocasiones inutiliza la leche. En la industria alimenticia se utiliza para producir yogur, queso, chucrut y otros alimentos ácidos (figura 19.9C). La *L. acidophilus* es parte de



**Figura 19.10** A *Staphylococci*, una bacteria común de la piel.  
B Un absceso causado por la infección de un estafilococo resistente a antibióticos.

la flora normal de la piel, el intestino y la vagina. El lactato que produce esta bacteria disminuye el pH del medio y ayuda a mantener algunos patógenos alejados. Las esporas de *L. acidophilus* están disponibles en cápsulas para ingerirse y promover un intestino sano.

Las *Clostridium* y *Bacillus* son bacterias Gram-positivas del suelo capaces de formar **endosporas**. A diferencia de las esporas típicas, las endosporas pueden sobrevivir al calentamiento, congelamiento, exposición a la radiación y a desinfectantes.

Las toxinas producidas por algunas endosporas pueden ser letales. Por ejemplo, si inhalas endosporas de *Bacillus anthracis*, puedes infectarte con ántrax, un padecimiento en el cual la toxina bacteriana causa la obstrucción de las vías respiratorias. Las endosporas de *Clostridium tetani* que germinan en heridas son las causantes del tétanos, una enfermedad provocada por la toxina de *C. tetani* que consiste en la contracción involuntaria e irreversible de los músculos. *C. botulinum*, un anaerobio que crece en latas de comida indebidamente empacada, produce la toxina que causa la intoxicación paralizante por alimento, conocida como botulismo. La misma toxina, preparada como Botox, se inyecta para paralizar temporalmente los músculos faciales que estiran la piel y causan las arrugas.

Cerca de un tercio de la población del mundo está infectada por *Mycobacterium tuberculosis*: la causante de la tuberculosis. La enfermedad se propaga a través de las gotas expelidas por la tos. La tuberculosis provoca la muerte de alrededor 1.6 millones de personas al año. Gotas expelidas por la tos están cargadas de bacterias y transmiten también las bacterias del género *Streptococcus*, el agente infeccioso de la faringitis estreptocócica. Si estas bacterias alcanzan alguna herida, pueden convertirse en lo que los medios de comunicación llaman "bacterias carnívoras". Se les llama así porque su

**cianobacterias** Bacterias fotosintéticas productoras de oxígeno.

**clamidias** Bacterias pequeñas y redondas que son parásitos intracelulares de células eucariontes.

**endospora** Etapa resistente del ciclo de vida de algunas bacterias del suelo.

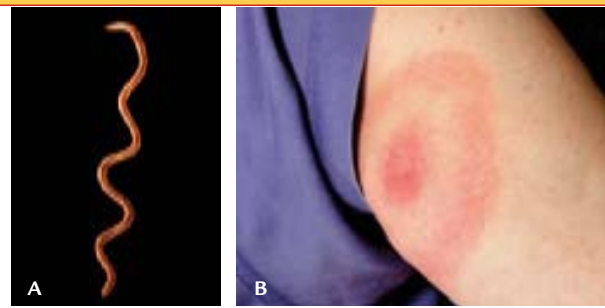
**espiroquetas** Bacterias que asemejan resortes extendidos.

**fijación de nitrógeno** Incorporación del gas nitrógeno en amoníaco.

**flora común** Microorganismos benéficos o inofensivos que habitan comúnmente en un cuerpo.

**proteobacteria** Linaje bacteriano más extenso.

**tinción de Gram** Proceso empleado para preparar células bacterianas para observarlas al microscopio y para distinguir grupos con base en la estructura de su pared celular.



**Figura 19.11** A Espiroqueta causante de la enfermedad de Lyme.  
B La erupción, que asemeja un ojo de buey, en el sitio de mordedura de una garrapata es el primer síntoma de la infección.

infección se propaga en forma tan veloz que consume la superficie del tejido. Si no se trata a tiempo, puede llegar a ser fatal. *Staphylococcus*, una bacteria común de la piel, puede tener el mismo efecto si penetra en una herida. Comúnmente, una infección causada por estafilococo causará forúnculos o abscesos (figura 19.10).

La mayoría de las infecciones provocadas por estafilococos puede curarse con meticilina: un tipo de antibiótico. Sin embargo, la selección direccional ha favorecido el desarrollo de la resistencia a antibióticos (sección 17.5). Antes, las infecciones causadas por estafilococos resistentes a antibióticos eran relativamente comunes en hospitales y asilos de ancianos. Ahora, esas infecciones se presentan en escuelas y prisiones. Las bacterias son transmitidas por el contacto con una persona infectada o indirectamente por algún objeto tocado por la persona contagiada, así como por compartir toallas y máquinas de afeitar.

La gonorrea es una enfermedad de transmisión sexual ocasionada por un diplococo: una bacteria Gram-positiva esférica que se distingue por su asociación en parejas.

### Espiroquetas helicoidales

Las **espiroquetas** asemejan resortes extendidos (figura 19.11). Algunas habitan en el intestino del ganado y ayudan a su hospedero a digerir la celulosa. Otras son descomponedores acuáticas y algunas más fijan nitrógeno. La sífilis, una enfermedad de transmisión sexual, es producto de la infección por parte de una espiroqueta patógena. Otra espiroqueta, transmitida por las garrapatas, causa la enfermedad de Lyme.

### Clamidias parásitas

Las **clamidias** son cocos pequeños. Al igual que las rickettsias, sólo pueden vivir y replicarse dentro de células eucariontes. La infección por clamidia es la enfermedad de transmisión sexual más común en Estados Unidos.

#### Para repasar en casa ¿Cómo afectan las bacterias a otros organismos?

- › La mayoría de las bacterias desempeña funciones benéficas en el ciclo de nutrientes al liberar oxígeno al aire, volver el nitrógeno disponible para las plantas o funcionar como descomponedores.
- › Algunas bacterias son patógenos humanos.

- Las arqueas son más similares a los eucariontes que a las bacterias. Varias especies de arqueas habitan en ambientes extremos, pero especies más recientes han sido identificadas en casi cualquier lugar.

◀ Vínculo a Sistema de tres dominios 1.5, Cladística 17.14

### Descubrimiento del tercer dominio

La ciencia es un proceso de autocorrección, en el cual nuevos descubrimientos pueden invalidar formas de pensamiento aceptadas durante muchos años. Por ejemplo, los biólogos clasificaron históricamente las formas de vida en dos grupos: procariontes y eucariontes. Los miembros de estos dos grupos eran diferentes en tamaño y estructura, por lo que los científicos pensaban que representaban distintos linajes, o clados, que se separaron desde muy temprano en la historia de la vida (figura 19.12A).

A finales de la década de 1970, Carl Woese comenzó a investigar las relaciones evolutivas entre los procariontes. En ese tiempo, todos los procariontes eran considerados bacterias. Al comparar las secuencias genéticas de los ARN ribosomales, Woese encontró que algunas células productoras de metano eran tan similares a los eucariontes como lo eran a las bacterias típicas. Woese concluyó que las células productoras de metano no eran bacterias, sino que pertenecían a una rama desconocida del árbol evolutivo. Para poder acomodar esta rama, propuso un nuevo sistema de clasificación dividido en tres dominios: bacteria, arquea y eucarionte (figura 19.12B).

Las ideas de Woese fueron recibidas con escepticismo. Él tenía una formación de médico, y muchos biólogos no podían aceptar que hubiera encontrado algo que ellos pasaron por alto durante años. Pensaban que los resultados de Woese carecían de sustento. Con el transcurso de los años, surgieron más evidencias que apoyaban las conclusiones de Woese. Por ejemplo, se demostró que la pared celular y los componentes de la membrana plasmática de arqueas y bacterias era distinta. Además, las arqueas y los eucariontes organizan su ADN alrededor de proteínas denominadas histonas, lo cual no ocurre en las bacterias, cuyo ADN se encuentra “desnudo”. La secuenciación del genoma de *Methanococcus jannaschii* (izquierda) proporcionó la evidencia definitiva: la mayor parte de los genes de las arqueas no tienen homólogos entre las bacterias.

La hipótesis que proponía un solo linaje compuesto por bacteria y arqueas ha sido descartada rotundamente; en cambio, el sistema de clasificación de los tres dominios se está usando cada vez más. Woese compara el descubrimiento de las arqueas con el de un nuevo continente, el cual está siendo explorado por él y otros investigadores.

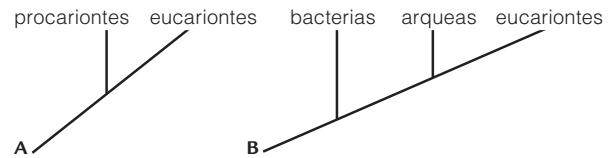
### Diversidad arqueana

Con base en su fisiología, una gran cantidad de arqueas puede clasificarse en uno de los siguientes tres grupos: metanógenos, halófilos extremos y termófilos extremos.

**halófilo extremo** Organismo adaptado a la vida en ambientes con altas concentraciones de sales.

**metanógeno** Organismo que produce gas metano como un subproducto metabólico.

**termófilo extremo** Organismo adaptado a la vida en ambientes con temperaturas muy elevadas.



**Figura 19.12** Comparación de los árboles evolutivos de los modelos de **A** dos dominios y **B** tres dominios. El modelo de los dos dominios fue aceptado hasta que nuevas evidencias revelaron la existencia de diferencias entre bacterias y arqueas. El modelo de los tres dominios es más aceptado en la actualidad.

Los **metanógenos** son organismos que producen metano ( $\text{CH}_4$ ), conocido comúnmente como gas natural. Estos organismos se han adaptado a condiciones anaerobias; de hecho, la presencia de oxígeno en el ambiente inhibe su crecimiento e incluso puede llegar a matarlos. Las arqueas productoras de metano, habitan en el fondo del mar en suelos y sedimentos oceánicos, cercanos a las ventilas hidrotermales (figura 19.13A). También puedes encontrarlas en el intestino de humanos y de herbívoros, como vacas y ovejas. El metano producido en el intestino escapa como eructos o flatulencias.

La actividad metabólica de estos organismos produce 2 mil millones de toneladas de metano por año. La liberación de metano hacia el aire tiene gran relevancia sobre el ambiente, porque el metano es un gas invernadero (un gas atrapado en la atmósfera que causa el calentamiento global).

Los **halófilos extremos** son organismos adaptados a ambientes con altas concentraciones de sales. Las arqueas halófilas o afines con la sal habitan el Mar Muerto, el Gran Lago Salado, en estanques de evaporación del agua salina y otros hábitats con altas concentraciones de sales (figura 19.13B). Algunos tienen un pigmento de color púrpura (bacteriorodopsina), el cual les permite utilizar la energía luminosa para producir ATP.

Los **termófilos extremos** son organismos adaptados a la vida a temperaturas muy elevadas. Habitan en aguas termales (figura 19.13C) y cerca de las ventilas hidrotermales, sitios donde la temperatura supera los 110 °C. Debido a sus características, se ha sugerido que la vida pudo originarse en los suelos oceánicos.

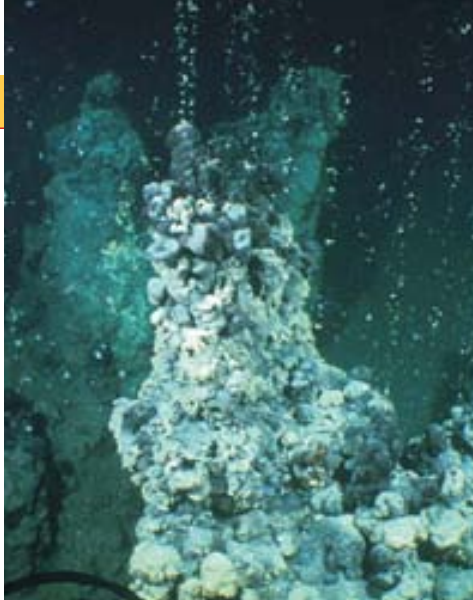
Conforme los biólogos continúan explorando la diversidad arqueana, han encontrado que las arqueas no están restringidas a los ambientes extremos. Las arqueas pueden convivir con las bacterias casi en cualquier lugar e incluso pueden intercambiar genes con ellas por medio de la conjugación. Más aún, ninguna de las arqueas conocidas representa una amenaza para la salud humana, aunque algunas de ellas que se encuentran en la boca pueden estimular el desencadenamiento de la enfermedad periodontal.

### Para repasar en casa ¿Qué son las arqueas?

- Las arqueas pertenecen a un linaje distinto, estructural y genéticamente, del linaje de las bacterias.
- Varias arqueas se han adaptado a ambientes extremadamente calurosos o con concentraciones de sales muy elevadas. Algunas otras producen metano como subproducto metabólico.
- Algunas arqueas habitan en nuestros cuerpos, pero ninguna arquea conocida es importante como patógeno.







**A** Sedimentos del fondo del mar. Las burbujas de metano surgiendo del suelo del Mar Negro son evidencia de la presencia de metanógenos en los sedimentos.



**B** Aguas con elevada concentración de sales. Los halófilos extremos pigmentados dan color a la salmuera de este lago en California, Estados Unidos.



**C** Aguas con alta temperatura. Las arqueas pigmentadas dan color a las rocas en estas aguas termales de Nevada, Estados Unidos.

**Figura 19.13** Ejemplos de hábitats extremos donde se desarrollan las arqueas.

## Evolución de una enfermedad (una vez más)

◀ Vínculos a Selección direccional 17.5, Coevolución 17.13

Como mencionamos antes, los virus contienen genes que están sujetos a la evolución. Así como las bacterias han evolucionado en su resistencia a los antibióticos, el VIH se ha adaptado a algunos fármacos antivirales. Por ejemplo, el AZT, el primer fármaco aprobado para tratar el sida, inhibe la replicación del VIH al interferir con la transcripción inversa del ARN viral. Cuando mutaciones aleatorias dan lugar a partículas virales resistentes al AZT, se favorece la selección direccional de las mismas. Una consecuencia del tratamiento con AZT, es que se ha favorecido la selección de cepas de VIH resistentes al AZT, las cuáles se han vuelto cada vez más comunes entre la población.

Los patógenos coevolucionan con su hospedero. Por ejemplo, el VIH parece haberse adaptado a la respuesta inmune humana. Nuestros glóbulos blancos tienen proteínas de reconocimiento en su superficie, cuya función es identificar la presencia de patógenos tipo VIH, para combatirlos. Existen distintos alelos que codifican para estas proteínas de reconocimiento; estos alelos varían en cada región geográfica, siendo algunos más comunes en Asia, otros en África y otros en Europa. Un estudio reciente encontró en distintas poblaciones diferencias entre las “mutaciones evasivas” del VIH. Las mutaciones evasivas ayudan al virus a evitar ser identificado por las proteínas de reconocimiento presentes en los glóbulos blancos. Si surgen mutaciones evasivas en forma aleatoria y no son sometidas a la selección, todos los tipos de virus serán igual de frecuentes en las poblaciones. En cambio, las mutaciones evasivas que escapan de las proteínas de reconocimiento en la población asiática predominan en Asia, mientras que aquellas que evaden las proteínas de reconocimiento comunes en la población africana prevalecen en África. Es decir, la selección direccional ha favorecido aquellas mutaciones del VIH que evaden las proteínas de reconocimiento más comunes en los glóbulos blancos de la población de cada región.

La selección también actúa sobre los hospederos, favoreciendo a aquellos que pueden combatir o evadir a los patógenos. Por ejemplo, cerca del 10 por ciento de las personas con ascendencia europea presentan una mutación que disminuye la probabilidad de infección para la mayoría de las cepas de VIH. La frecuencia de esta mutación es mayor entre los europeos del norte y disminuye conforme aminora la latitud. Esta mutación no está presente en las poblaciones amerindias, asiáticas orientales ni africanas. Tras la epidemia del sida, dicha mutación protectora representa una ventaja. Sin embargo, esa mutación no surgió como resultado del sida. Las mutaciones se generan por un proceso aleatorio, y estudios de nuestros ancestros indican que esta mutación específica ha estado en el acervo genético de la población del norte de Europa durante miles de años.

Una hipótesis es que la frecuencia de mutaciones actual y su distribución refleja acontecimientos de selección positiva causados por epidemias anteriores. Para probar esta hipótesis, los investigadores compararon la frecuencia de mutaciones entre habitantes de pequeñas islas de la costa de Croacia. Los investigadores seleccionaron ese sitio porque sabían, gracias al registro histórico, que a mediados de 1400 hubo varios brotes de una enfermedad desconocida en algunas de las islas. En aquellos sitios donde ocurrió la epidemia, la población se redujo en un promedio de 70 por ciento. Los resultados que obtuvieron apoyaron la hipótesis: la probabilidad de encontrar el alelo protector contra la enfermedad desconocida es significativamente mayor en los habitantes de las islas afectadas por la epidemia, que en aquellos que habitan en las islas donde no hubo epidemia.

**¿Cómo votarías?** Los fármacos antivirales mantienen saludables a las personas infectadas por el VIH y disminuyen el riesgo de contagio. Sin embargo, se ha estimado que cerca de 25 por ciento de los estadounidenses no saben que están infectados con VIH. La realización de pruebas de VIH, voluntarias y anuales, que incluyan tratamiento para aquellas personas infectadas, podría ayudar a erradicar la pandemia del sida. ¿Aprobarías la aplicación del programa de pruebas voluntarias? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](https://www.cengage.com) y vota en línea ([west.cengage.com](https://www.west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

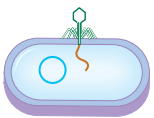


## Resumen



**Sección 19.1** Los científicos han utilizado sus conocimientos sobre evolución para investigar cómo una nueva enfermedad, como el sida, puede surgir y propagarse en poblaciones humanas.

**Sección 19.2** Un **virus** es un agente infeccioso no celular, compuesto por una cubierta de proteína alrededor de un centro de ARN o ADN. En algunos virus, la cubierta de proteína está envuelta por una porción de membrana plasmática del hospedero. Debido a que los virus carecen de ribosomas y de otros componentes de la maquinaria metabólica, deben replicarse dentro de una célula hospedera. Los virus se unen a la célula hospedera para después penetrar en ella. Algunos sólo inyectan su material genético. Los genes y enzimas virales controlan la maquinaria metabólica del hospedero para replicar el material genético viral y producir proteínas virales. Las nuevas partículas virales se autoensamblan y son liberadas del hospedero.



Los **bacteriófagos** son virus que infectan las bacterias y tienen dos vías de replicación. En la **vía lítica**, la multiplicación de partículas virales es rápida y culmina en su liberación por lisis celular.

En la **vía lisogénica**, el virus entra en un periodo latente que prolonga el ciclo. El VIH es un virus que se replica en los glóbulos blancos humanos. El ARN viral que entra en la célula debe ser transcrito inversamente para formar ADN y comenzar el proceso de replicación. El virus obtiene su cápsula lipídica al gemar de la membrana celular del hospedero.



**Sección 19.3** Algunos virus son **patógenos** humanos: agentes causantes de enfermedades. Un **vector** es, generalmente, un animal que transporta un patógeno entre hospederos. Una **enfermedad emergente** es aquella que es novedosa para los humanos o se propaga hacia una nueva región. Una

**enfermedad endémica** es aquella que está presente en la población, pero que no se propaga. Un brote de una enfermedad que se propaga a lo largo de toda una región geográfica es una **epidemia**. Si el brote afecta varias regiones y representa una amenaza para la salud humana se convierte en **pandemia**. La modificación de los genomas, producto de las mutaciones o intercambio genético, puede alterar las propiedades de una enfermedad viral.

**Sección 19.4** Los **viroides** son fragmentos de ARN que no codifican proteínas, que infectan a plantas y que se replican en su interior.



**Sección 19.5** Las bacterias son células pequeñas y estructuralmente simples. No tienen núcleo ni organelos citoplásmicos típicos de los eucariotas. El **cromosoma bacteriano** es

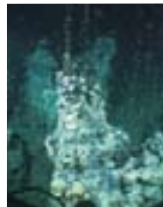
un ADN circular de doble cadena que se encuentra en una región del citoplasma llamada **nucleoide**. La forma de las células bacterianas es variable. Las estructuras superficiales representativas incluyen a la pared celular, una cápsula protectora o una capa mucilaginoso, uno o más flagelos y extensiones que asemejan pelos, llamadas **pili**. Como grupo, las bacterias son muy diversas metabólicamente: incluyen organismos autótrofos y heterótrofos.



**Sección 19.6** Las bacterias se reproducen por **fiación binaria**: la replicación de un cromosoma circular único y la división de la célula parental en dos descendientes genéticamente idénticos. La **transferencia horizontal de genes** permite la movilidad de material genético entre células preexistentes, un ejemplo de ella es la conjugación, durante la cual se transfiere un **plásmido** de una célula hacia otra.



**Sección 19.7** Las bacterias son de amplia distribución, abundantes y diversas. Varias de ellas desempeñan funciones ecológicas esenciales. Las **cianobacterias** producen oxígeno durante la fotosíntesis. Algunas otras bacterias realizan la **fijación de nitrógeno** y otras producen amoníaco, que es un nutriente necesario para plantas y algas. Las **proteobacterias** conforman el linaje bacteriano más extenso: incluyen a fijadoras de nitrógeno, bacterias del suelo con comportamiento cooperativo, a los parientes más cercanos de las mitocondrias, a células que forman parte de la **flora normal** y a algunos patógenos. La **tinción de Gram** es una técnica empleada para preparar bacterias que serán examinadas al microscopio. Las bacterias Gram-positivas tienen una pared celular gruesa. Algunas de ellas producen endosporas que les permiten sobrevivir a temperaturas de ebullición y a la presencia de desinfectantes. Las **clamidias** son bacterias pequeñas que habitan dentro de las células de los vertebrados. Las **espiroquetas** asemejan un resorte extendido y algunas de ellas son patógenas.



**Sección 19.8** Superficialmente, las arqueas se asemejan a las bacterias. Sin embargo, la comparación de estructura, función y secuencias genéticas colocan a las arqueas en un dominio separado más cercano a los eucariotes. La investigación en curso está mostrando que las arqueas son más diversas y que su distribución es más amplia de lo que se pensaba. Una gran cantidad de arqueas son **metanógenas** (productoras de metano), **halófilas extremas** (con afinidad por la sal) y **termófilas extremas** (con afinidad al calor). Las arqueas coexisten con las bacterias y pueden intercambiar genes con ellas.

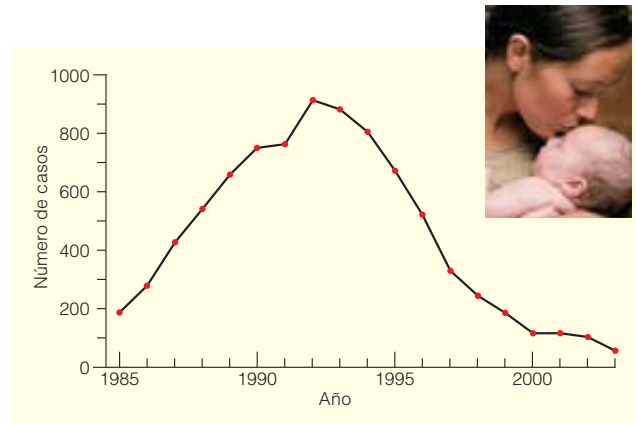
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- \_\_\_\_\_ puede tener genoma de ARN o ADN.  
a. bacteria    b. viroide    c. virus    d. arquea
- ¿Qué es más pequeño(a)?  
a. bacteria    b. viroide    c. virus    d. arquea
- Cuando el ADN viral es integrado al cromosoma bacteriano y transferido a las células descendientes se presenta: \_\_\_\_\_.  
a. la fisión procarionte    c. la vía lisogénica  
b. la vía lítica    d. b y c
- El material genético del VIH es el \_\_\_\_\_.  
a. ARN    b. ADN
- Los genomas virales pueden ser modificados por \_\_\_\_\_.  
a. mutaciones    b. intercambio de genes    c. a y b
- ¿Falso o verdadero? La conjugación procarionte es un tipo de reproducción asexual.

## Transmisión maternal del VIH

Desde que comenzó la pandemia del sida, ha habido más de 8000 casos de transmisión de madre a hijo del VIH, sólo en Estados Unidos. En 1993, médicos estadounidenses comenzaron a proporcionar fármacos anti-virales a las madres infectadas con VIH, durante el embarazo y tratando a madre e hijo durante los meses posteriores al nacimiento. Sólo 10 por ciento de las madres fueron tratadas en 1993, pero en 1999 más de 80 por ciento recibió fármacos antivirales.

La **figura 19.14** muestra el número de casos de sida diagnosticados en niños en Estados Unidos. Utiliza la información de esta gráfica para responder las siguientes preguntas.



**Figura 19.14** Número de casos nuevos de VIH en niños diagnosticados en Estados Unidos por año. Los niños estuvieron expuestos al VIH durante el embarazo, nacimiento o lactancia.

1. ¿Cómo cambió el número de casos de niños diagnosticados con sida hacia finales de la década de 1980?
2. ¿En qué año hubo un mayor número de casos de sida en niños? ¿Por qué fueron diagnosticados tantos niños durante ese año?
3. ¿Cómo cambió el número de casos de sida tras la aplicación e incremento del uso de antirretrovirales en madres e infantes?

7. ¿Cuántos cromosomas tiene una arquea?
8. Todas las \_\_\_\_\_ son autótrofos que liberan oxígeno.
  - a. espiroquetas
  - b. arqueas
  - c. cianobacterias
  - d. bacterias
9. Las bacterias fijadoras de nitrógeno producen \_\_\_\_\_.
  - a. metano
  - b. amoníaco
  - c. gas nitrógeno
10. Las células de *E. coli* que producen vitamina K en tu organismo son integrantes de \_\_\_\_\_.
  - a. la flora común
  - b. los quimioheterótrofos
  - c. las bacterias
  - d. todas las anteriores
11. Algunas bacterias del suelo como *Bacillus anthracis* sobreviven en condiciones adversas al formar un(a) \_\_\_\_\_.
  - a. endospora
  - b. heterocisto
  - c. plásmido
12. Un coco Gram-positivo tiene una forma \_\_\_\_\_.
  - a. esférica
  - b. de barra
  - c. espiral
13. El vector de la enfermedad de Lyme es un(a) \_\_\_\_\_.
  - a. espiroqueta
  - b. arquea
  - c. garrapata
14. La producción de \_\_\_\_\_ por parte de las arqueas puede contribuir al calentamiento global.
  - a. metano
  - b. nitrógeno
  - c. oxígeno
15. Relaciona los siguientes términos con la descripción más adecuada.
 

___ arqueas	a. ARN que infecta plantas
___ cianobacterias	b. partícula infecciosa no celular; su centro es de ácido nucleico cubierto de proteína
___ virus	c. le gusta el calor
___ viroide	d. sitio del cromosoma bacteriano
___ plásmido	e. grupo hermano de los eucariontes
___ halófilo extremo	f. evolucionó hacia cloroplastos
___ nucleoide	g. Pequeño ADN circular bacteriano
___ termófilo extremo	h. amante de la sal

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Fuera del hospedero, los virus que no tienen cápsula lipídica tienden a permanecer en estado infeccioso durante más tiempo que aquellos que no tienen cápsula. Los virus "desnudos" también son menos susceptibles a ser inactivados por efecto del agua y jabón. ¿Puedes explicar por qué?
2. Se han encontrado metanógenos en el intestino humano y en los sedimentos de mares profundos, pero no en la boca o en las aguas superficiales del océano. ¿Qué característica fisiológica de los metanógenos explica su distribución?
3. Revisa la descripción de los experimentos de Fred Griffith con *Streptococcus pneumoniae* en la sección 18.3. Al emplear tu conocimiento sobre biología bacteriana, explica el proceso por el cual las bacterias inofensivas se vuelven patógenas.
4. El antibiótico penicilina interfiere con la producción de una nueva pared celular bacteriana. Las células tratadas con penicilina no mueren en forma inmediata, sino que no son capaces de reproducirse. Explica cómo la penicilina detiene la fisión binaria. Por qué el fármaco taxol, utilizado contra el cáncer, detiene la división celular en eucariontes, al interrumpir la formación del huso mitótico, pero no tiene ningún efecto en células bacterianas.
5. Cerca de 1 por ciento de los europeos son homocigotos para un alelo que protege ante la infección del VIH. ¿Esperarías más o menos heterocigotos para este alelo? Explica por qué.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Replicación de los bacteriófagos; Estructura bacteriana; Fisión binaria; Conjugación.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

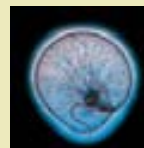
## Conceptos clave

El capítulo trata sobre protistas, grupo formado por diversos linajes revisado en la sección 1.4. Aprenderás cómo se reproducen y cómo se clasifican (17.14). Examinaremos de nuevo estructuras de la célula eucarionte como cloroplastos (6.4), pseudópodos y flagelos (4.10); reconsideraremos los efectos osmóticos sobre las células (5.6) y retomaremos los pigmentos fotosintéticos (6.2). Profundizaremos en la evolución de los organelos por endosimbiosis (18.6).



### Colección de linajes

Los protistas incluyen varios linajes de organismos eucariontes, algunos autótrofos y otros heterótrofos. Los protistas no son un clado; algunos grupos son parientes cercanos de plantas, otros de hongos y otros de animales, más que de otros protistas.



### Linajes unicelulares

La mayoría de los protistas son unicelulares. Estos grupos incluyen protozoarios flagelados, células con concha llamadas foraminíferos y radiolarios y además los alveolados (ciliados, dinoflagelados y apicomplejos).



# 20 Protistas

## 20.1 Floraciones algales nocivas

Si tomas una muestra de agua de casi cualquier hábitat acuático, encontrarás una gran variedad de protistas unicelulares. Un **protista** es un organismo eucarionte que no es hongo, planta ni animal. Los protistas acuáticos incluyen autótrofos unicelulares y pluricelulares, así como heterótrofos. Los protistas fotosintéticos desempeñan un papel ecológico muy importante al consumir dióxido de carbono y liberar oxígeno. También son el alimento de algunos animales acuáticos.

Sin embargo, en ocasiones, algunos de estos productores unicelulares pueden convertirse en una amenaza. Bajo condiciones inusualmente favorables para su crecimiento, como el exceso de nutrientes, las células se multiplican rápidamente. El resultado es una **floración algal**, una gran concentración de microorganismos acuáticos. La foto del lado izquierdo, tomada en el 2007, muestra una enorme floración de algas en aguas de la costa cerca de Pensacola, Florida, Estados Unidos. Una floración algal es conocida como “marea roja” porque los protistas que las ocasionan suelen tener un pigmento rojizo. No obstante, el término es erróneo porque no todas las floraciones algales tiñen de color rojizo el agua, ni el fenómeno está relacionado con cambios en el nivel del mar.

Las floraciones algales que ocurren en el Golfo de México, con frecuencia están relacionados con el protista dinoflagelado *Karenia brevis* (figura 20.1). Esta especie produce la brevetoxina. Una **toxina** es una sustancia producida por un organismo y que es nociva para otros. La brevetoxina se une a una proteína de la membrana de las células nerviosas animales e interfiere en su actividad. La unión de la toxina provoca enfermedades y puede causar la muerte en invertebrados marinos, peces, tortugas y aves marinas, delfines y manatíes.

Debido a que las células nerviosas humanas tienen el mismo tipo de proteínas que las células de otros vertebrados, también son susceptibles a la toxina. La ingestión de mariscos contaminados con brevetoxina provoca problemas intestinales y síntomas sobre el sistema nervioso como dolores de cabeza, vértigo, pérdida de la coordinación y parálisis temporal. Durante una floración algal, las personas también están expuestas a la brevetoxina que transporta la brisa marina. Al ser inhalada, la brevetoxina causa irritación en las membranas nasales y constricción de las vías respiratorias, dificultando la respiración. Dentro



**Figura 20.1** Micrografía electrónica de barrido teñida del protista fotosintético *Karenia brevis*. Este dinoflagelado es benéfico porque consume dióxido de carbono y libera oxígeno. Sin embargo, también produce una toxina que causa enfermedades en las personas que la inhalan o ingieren.

de los pulmones, las alteraciones metabólicas que causa la brevetoxina producen sustancias químicas que dañan el ADN. Por lo tanto, la inhalación continua de la toxina puede aumentar el riesgo de desarrollar cáncer pulmonar.

Los efectos de la brevetoxina en humanos son interesantes y pueden representar un problema de salud pública. Sin embargo, son consecuencia de un accidente evolutivo porque *K. brevis* no obtiene ninguna ventaja al provocar enfermedades en humanos. La brevetoxina, en cambio, sí proporciona protección a *K. brevis* ante sus depredadores, por ejemplo algunos protistas heterótrofos y pequeños animales. Durante la lectura de este capítulo debes recordar que aunque mencionaremos con frecuencia las formas en que los protistas afectan a los humanos, los linajes y amenazas que representan estos organismos tuvieron origen en tiempos anteriores a la evolución humana.

**floración algal** Explosión de la población de pequeños productores acuáticos.

**protista** Organismo eucarionte que no es un hongo, planta ni animal.

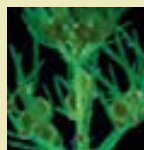
**toxina** Sustancia química producida por un organismo y que daña a otros.



### Algas pardas o feofitas y parientes

Las algas pardas o feofitas son un grupo de protistas pluricelulares. Pertenecen al

mismo linaje que las diatomeas unicelulares fotosintéticas y que los heterótrofos filamentosos llamados oomicetos.



### Algas rojas y algas verdes

Las algas rojas y las verdes son productores acuáticos uni y pluricelulares.

Las algas rojas contienen

pigmentos que les permiten habitar en aguas más profundas. Las algas verdes son los parientes más cercanos de las plantas terrestres y contienen el mismo tipo de pigmentos que ellas.



### Amebozoarios

Son un linaje de protistas heterótrofos sin pared celular que incluyen amibas y mohos mucilaginosos. Es el grupo de protistas más

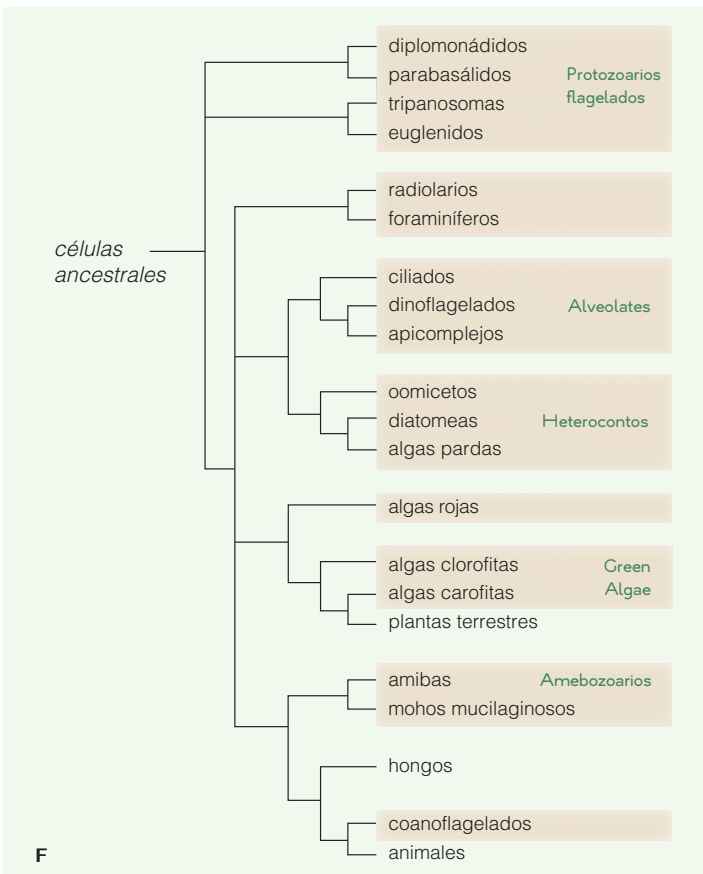
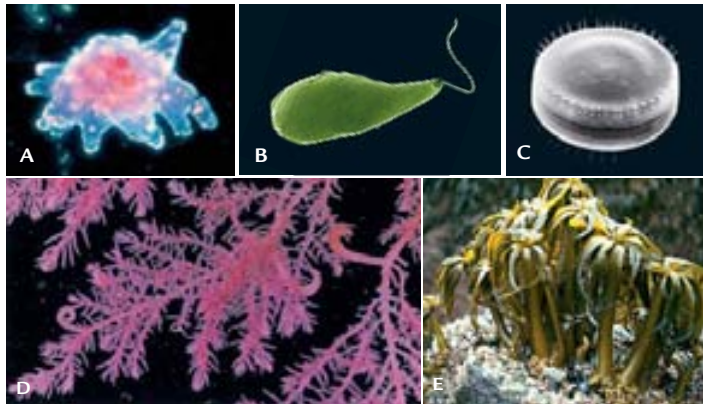
cercano a hongos y animales. Los integrantes de este linaje habitan en suelos de bosques o hábitats acuáticos.



## 20.2 Una colección de linajes

- Los protistas provienen de linajes eucariontes independientes, algunos de ellos lejanamente emparentados entre sí.
- Vínculos a Reproducción asexual 11.2, Cladística 17.14

Los protistas son una colección de linajes más que un clado o un grupo monofilético (sección 17.14). De hecho, algunos protistas



**Figura 20.2** Diversidad protista. Los protistas unicelulares incluyen **A** amibas, **B** euglenoides y **C** diatomeas. La mayoría de las algas rojas **D** y todas las algas pardas o feofitas **E** son pluricelulares. **F** Un árbol evolutivo propuesto para el grupo de los eucariontes, en el cual los grupos tradicionales de protistas están dentro de cajas. Los protistas son una colección de linajes.

» **Adivina:** ¿A qué grupo se parecen más las plantas terrestres, a las algas rojas o a las algas pardas o feofitas?

Respuesta: A las algas rojas.

están más emparentados con plantas, hongos o animales que con otros protistas.

La **figura 20.2** muestra algunos ejemplos de protistas e ilustra en qué parte del árbol genealógico eucarionte encajan los grupos que revisaremos en este capítulo. Hay muchos linajes más de protistas, pero esta revisión de los grupos más relevantes bastará para demostrar la diversidad protista, su importancia ecológica y las formas en que estos organismos pueden afectar la salud humana.

La mayoría de los linajes protistas contiene sólo organismos unicelulares (**figura 20.2A-C**). Sin embargo, algunos otros incluyen células coloniales y organismos pluricelulares verdaderos que evolucionaron de forma independiente en distintos grupos (**figura 20.2D,E**). Mientras que un organismo pluricelular está constituido por células que no pueden sobrevivir ni reproducirse por sí mismas, las células de organismos coloniales viven juntas, pero mantienen independientes sus capacidades de supervivencia y reproducción.

Los ciclos de vida protista son muy variables, pero la mayoría se reproduce sexual y asexualmente. Dependiendo del grupo, la reproducción asexual de los individuos puede ser haploide o diploide. Por ejemplo, el parásito que causa la malaria tiene una etapa haploide que se lleva a cabo en células humanas de la sangre y el hígado. La única etapa diploide del ciclo es el cigoto, el cual experimenta una meiosis durante las primeras horas de la fertilización. En contraste, las células con concha de sílice llamadas diatomeas, tienen un ciclo de vida por lo general diploide. La mayor parte del tiempo, las células diploides se dividen por mitosis y sólo los gametos son haploides.

Al igual que las plantas, algunas algas pluricelulares tienen un ciclo de vida con cuerpos pluricelulares haploides y diploides. Aunque los protistas son con frecuencia descritos como “simples”, los cuerpos pluricelulares de algunas algas pueden ser grandes y complejos.

Los protistas pueden ser heterótrofos, autótrofos o capaces de cambiar de una forma de nutrición a otra. Los protistas heterótrofos son descomponedores, presas de pequeños organismos como bacterias o habitan dentro de células de organismos de mayor tamaño. Los protistas autótrofos tienen cloroplastos. En el linaje que incluye algas verdes y rojas, los cloroplastos evolucionaron a partir de bacterias, como se describe en la sección 18.6. A este tipo de evento se le denomina endosimbiosis *primaria*. Los cloroplastos de los demás grupos de protistas se desarrollaron a través de una endosimbiosis *secundaria*. Es decir, un protista con cloroplastos fue engullido por un heterótrofo y se desarrolló como organelo.

### Para repasar en casa ¿Qué son los protistas?

- Los protistas son una colección de linajes eucariontes. La mayoría es unicelular, pero también existen especies pluricelulares.
- Hay protistas autótrofos y heterótrofos. Algunos de ellos son capaces de cambiar de un modo de nutrición al otro.
- La mayoría de los protistas se reproduce asexual y sexualmente.

## 20.3 Protozoarios flagelados

- Los protozoarios flagelados nadan a lo largo de lagos, mares y en los fluidos del cuerpo de animales.
- ◀ Vínculos a Flagelos 4.10, Tonicidad 5.6

Los **protozoarios flagelados** son células sin pared celular y con uno o más flagelos. La mayoría son heterótrofos. Una característica distintiva de este grupo es la presencia de una **película**, una capa elástica de proteína localizada debajo de la membrana plasmática, que les ayuda a mantener la forma de las células. Las células haploides dominan el ciclo de vida de estos grupos.

Los diplomonádidos y los parabasalidos tienen múltiples flagelos y son de los pocos protistas que pueden habitar lugares en donde el oxígeno es escaso. En lugar de mitocondrias, tienen organelos que producen ATP por una ruta anaerobia. Estos organelos se desarrollaron a partir de las mitocondrias y representan una adaptación a los hábitats anaerobios. Los diplomonádidos y parabasalidos de vida libre se desarrollan en las profundidades de mares y lagos. Otros, residen dentro del cuerpo de animales.



Los diplomonádidos son atípicos porque tienen dos o más núcleos. El diplomonádido *Giardia lamblia* (izquierda), causante de la giardiasis, una enfermedad humana transmitida por el consumo de agua contaminada.

El protista se une a la pared intestinal, de la cual se alimenta al succionar nutrientes. Los síntomas de giardiasis incluyen calambres, náusea y diarrea severa. Las personas y animales infectados excretan quistes (la etapa del ciclo de vida de latencia y alta resistencia) de *G. lamblia* a través de sus heces. La enfermedad se propaga al beber agua contaminada con quistes.

El parabasalido *Trichomonas vaginalis* (figura 20.3A) infecta el tracto reproductivo de los humanos y es la causa de la enfermedad

**euglenoide** Protozoo flagelado con múltiples mitocondrias, puede ser heterótrofo o contener cloroplastos descendientes de algas.

**película** Capa de proteínas que determina la forma de varios protistas unicelulares.

**protozoo flagelado** Protista que pertenece a un linaje predominantemente heterótrofo cuyas células contienen uno o más flagelos y carecen de pared.

**tripanosoma** Parásito flagelado que contiene una única mitocondria y un flagelo encerrado en una membrana.

**vacuola contráctil** Organelo que colecta y expulsa el exceso de agua, característico de protistas que habitan en agua dulce.

### Para repasar en casa ¿Qué son los protozoarios flagelados?

- Los parabasalidos y diplomonádidos son heterótrofos que carecen de mitocondrias. Algunos de ellos son parásitos humanos importantes.
- Los tripanosomas son parásitos con una mitocondria de gran tamaño. La picadura de insectos transmite algunos de ellos que ocasionan enfermedades en los humanos.
- Los euglenoides incluyen organismos heterótrofos y fotoautótrofos que contienen cloroplastos desarrollados a partir de algas verdes.



**A** El parabasalido *Trichomonas vaginalis* provoca una enfermedad de transmisión sexual.

**B** El tripanosoma *Trypanosoma brucei* es el causante del mal del sueño.

**Figura 20.3** Dos parásitos flagelados.

conocida como tricomoniasis. *T. vaginalis* no forma quistes, por lo que es incapaz de sobrevivir mucho tiempo fuera del cuerpo humano. Por fortuna para el parásito, el coito lo deposita directamente en el interior del hospedero. En Estados Unidos, cerca de 6 millones de personas están infectadas con este parásito.

Los **tripanosomas** son células alargadas con una única pero gran mitocondria. Se caracterizan por la presencia de un flagelo encerrado en una membrana, que pasa a lo largo de la célula (figura 20.3B). La acción del flagelo provoca un movimiento ondulatorio sobre la membrana que lo rodea y resulta en el desplazamiento de la célula.

Todos los tripanosomas son parásitos y los insectos sirven como vectores de transmisión de algunas enfermedades humanas. En África subsahariana, la mosca tsé-tsé lleva consigo el tripanosoma causante del mal del sueño, un desorden del sistema nervioso que puede ser fatal. En América Central y Sudamérica, las chinches transmiten el tripanosoma que causa la enfermedad de Chagas, la cual puede dañar el corazón. Las moscas de arena son el vector de leishmaniasis, otra enfermedad causada por tripanosomas. Si no se atiende, la leishmaniasis puede dañar el hígado o provocar cicatrices que lo desfiguran.

Los **euglenoides** son células flageladas emparentadas muy de cerca con los tripanosomas. A diferencia de los tripanosomas, los euglenoides tienen varias mitocondrias. Algunos también contienen cloroplastos, desarrollados a partir de algas verdes (figura 20.4). Los euglenoides fotosintéticos tienen una mancha ocular cercana a la base de un flagelo de gran longitud que les ayuda a detectar la luz. La película está conformada por franjas de proteína translúcida que rodean la célula en espiral.

El agua tiende a difundir a través de las células de los euglenoides, porque su interior es más salado que el hábitat de agua dulce en que habitan. Al igual que otros protistas de agua dulce, los euglenoides tienen una o más **vacuolas contráctiles**, es decir, organelos que colectan el exceso de agua y que se contraen para expulsar el agua hacia el exterior a través de un poro.



**Figura 20.4 Animada** Plan corporal de un euglenoide (*Euglena*), una especie de agua dulce con cloroplastos que se desarrollaron a partir de algas verdes. Ver también figura 20.2B.

## 20.4 Protozoarios con concha

- Un gran número de organismos unicelulares heterótrofos con conchas calcáreas o vídrias habita en los océanos de la Tierra.
- ◀ Vínculo a Microtúbulos 4.10

Los foraminíferos y radiolarios son protistas marinos unicelulares que se caracterizan por la presencia de conchas porosas. Capturan su alimento mediante extensiones del citoplasma reforzadas con microtúbulos, las cuales se extienden a través de las aberturas de la concha.

Los **foraminíferos** tienen conchas de carbonato de calcio. Se alimentan de bacterias y protistas pequeños que habitan en los sedimentos del océano. Algunos son componentes del **plancton**; un término general para los microorganismos que flotan en ambientes acuáticos. Con frecuencia, los foraminíferos del plancton contienen pequeños protistas fotosintéticos (figura 20.5A). Los depósitos de roca caliza (figura 20.5B) incluyen conchas de foraminíferos acumuladas en el fondo del océano durante miles de millones de años.

Los **radiolarios** secretan una concha vítrea de sílice (figura 20.5C). Son el componente principal del plancton marino en aguas tropicales. Capturan su alimento con sus extensiones citoplásmicas y, al igual que los foraminíferos del plancton, algunos contienen en su interior protistas fotosintéticos.

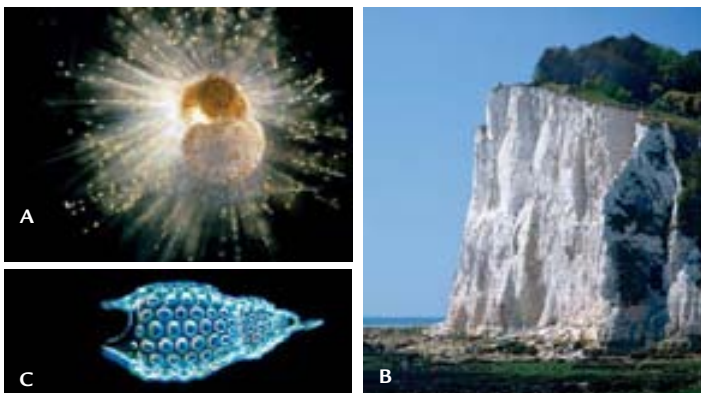
**foraminíferos** Protistas unicelulares heterótrofos que secretan una concha porosa de carbonato de calcio y tienen largas extensiones citoplásmicas.

**plancton** Comunidad de pequeños organismos nadadores o que son acarreados por las corrientes oceánicas.

**radiolarios** Heterótrofos unicelulares con una concha porosa de sílice y largas extensiones citoplásmicas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los foraminíferos y los radiolarios?

- Son dos linajes de células heterotróficas marinas que secretan conchas porosas. Los foraminíferos tienen corazas de carbonato de calcio y habitan en sedimentos o flotando en las corrientes marinas formando parte del plancton. Los radiolarios son protistas planctónicos con conchas de sílice.



**Figura 20.5** Protistas con concha. **A** Un foraminífero que contiene células de algas en su interior (puntos amarillos). **B** Los acantilados de roca caliza en Dover, Inglaterra, son restos de conchas de protistas ricas en carbonato de calcio que se acumularon en el fondo oceánico. **C** Concha de sílice de un radiolario.

## 20.5 Alveolados

- Los dinoflagelados, ciliados y apicomplejos son organismos unicelulares que pertenecen al linaje de los alveolados.
- La mayoría de los dinoflagelados y ciliados son acuáticos y de vida libre, pero todos los apicomplejos son parásitos.
- ◀ Vínculo a Endocitosis 5.8

Los dinoflagelados, ciliados y apicomplejos pertenecen al linaje de los **alveolados**. “Alveolo” significa bolsa o cavidad. Una de las características distintivas de los alveolados es la presencia de una capa de cavidades debajo de la membrana plasmática.

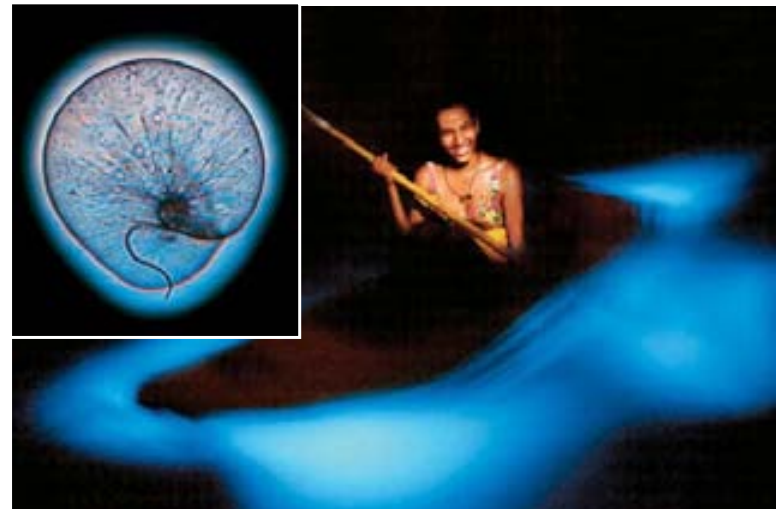
### Dinoflagelados

**Dinoflagelado** significa que tiene un “flagelo giratorio”. Estos protistas unicelulares tienen dos flagelos, uno en la punta de la célula y el otro atravesando un surco por la mitad, como un cinturón.

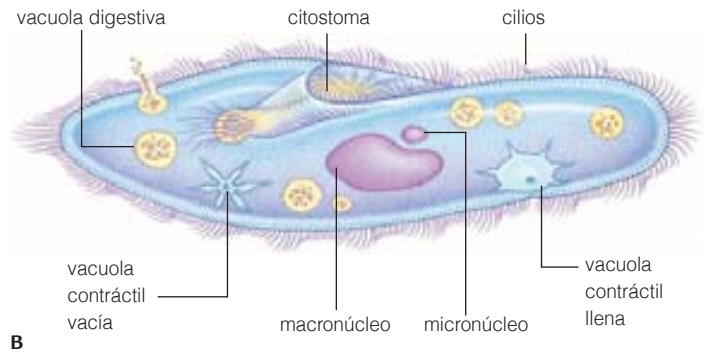
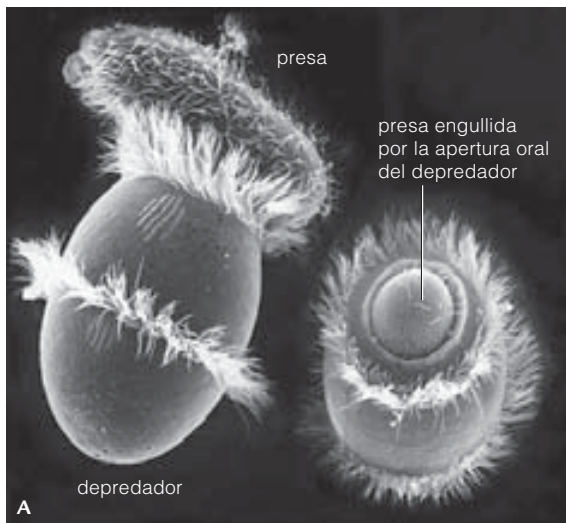
En conjunto, la acción de los dos flagelos hace que la célula rote conforme avanza. La mayoría de los alveolados deposita celulosa en los alveolos que están bajo la membrana plasmática y los depósitos formando placas gruesas protectoras. La mayoría de los dinoflagelados forman parte del plancton. Son, en especial, abundantes en las aguas tropicales. Algunos depredan bacterias y otros tienen cloroplastos desarrollados a partir de algas. Como se explicó en la sección 20.1, el crecimiento sin control de dinoflagelados causa las floraciones algales.

Los dinoflagelados fotosintéticos habitan al interior de los corales (un tipo de animales invertebrados) formadores de arrecifes. Estos protistas proveen al coral de azúcares y oxígeno y reciben a cambio albergue y dióxido de carbono. La viabilidad de los corales depende de sus socios protistas. Si llegaran a perderlos morirían.

Algunos dinoflagelados son bioluminiscentes. Al igual que las luciérnagas, convierten la energía química del ATP en luz (figura 20.6). La emisión de luz puede protegerlos, al sorprender a un depredador que pretende ingerirlos. De manera alternativa, el



**Figura 20.6** Bioluminiscencia de dinoflagelados. Un dinoflagelado tropical (recuadro) emite luz cuando es molestado, por ejemplo por el movimiento de un remo. El destello de luz puede ayudar a las células a repeler a sus depredadores.



**Figura 20.7 Animada** Ciliados de agua dulce **A** *Didinium*, un ciliado con forma de barril decorado con coronas de cilios, atrapando y engullendo al ciliado *Paramecium*. **B** Plan corporal de un *Paramecium*. Las mitocondrias no están representadas pero sí existen en el citoplasma de estos ciliados.

destello de luz puede funcionar de forma similar a la alarma de un automóvil, es decir, llamando la atención de otros organismos, incluyendo posibles depredadores que alejen a aquéllos que se alimentan de los dinoflagelados.

## Ciliados

Los **ciliados**, o protozoarios ciliados, son heterótrofos, que se desplazan por el movimiento del gran número de cilios que poseen y cuyas células no están rodeadas por paredes protectoras. La mayoría de los ciliados son depredadores acuáticos que se alimentan de bacterias, algas y de otros integrantes de su grupo (figura 20.7A).

La figura 20.7B muestra el plan corporal de un *Paramecium*, un ciliado de vida libre común en lagos y estanques. La célula se alimenta utilizando sus cilios para barrer aguas cargadas de bacterias, algas y otras partículas nutritivas al interior de su garganta (citostoma). Las partículas de alimento entran al ciliado por endocitosis y son digeridas dentro de vacuolas digestivas. Los residuos digestivos son expulsados por exocitosis. Al igual que los euglénidos, los *Paramecium* tienen vacuolas contráctiles que almacenan y expulsan el exceso de agua.

En el citoplasma de las células de ciliados hay dos tipos de núcleo: un macronúcleo que controla las funciones de manutención y uno o más micronúcleos que participan en la reproducción sexual. Como la mayoría de los protistas unicelulares, los *Paramecium* se reproducen asexualmente al duplicar su ADN y organelos y dividir la célula original a la mitad dando lugar a dos nuevas células genéticamente idénticas. La reproducción sexual ocurre por un proceso que involucra meiosis y un intercambio de micronúcleos entre dos células distintas.

**alveolado** Integrante de un linaje protista, caracterizado por la presencia de estructuras en forma de saco, localizadas debajo de la membrana plasmática; dinoflagelados, ciliados o apicomplejos.

**apicomplejo** Protista unicelular parásito, reside al interior de células animales.

**ciliado** Protista unicelular heterótrofo cuya superficie está cubierta de cilios.

**dinoflagelado** Protista unicelular acuático con dos flagelos y placas de celulosa; pueden ser heterótrofos o fotosintéticos.

Si bien la mayoría de los ciliados son organismos acuáticos de vida libre, algunas especies se han adaptado a la vida dentro del intestino animal. Los ciliados que residen en el intestino de vacas, ovejas y otros herbívoros, facilitan la digestión de celulosa, el componente principal de la materia vegetal. Los ciliados que habitan en el intestino de las termitas digieren la madera, permitiendo que los insectos se nutran de ella.

Sólo un ciliado ha sido descrito como patógeno humano. Normalmente se encuentra en el intestino de cerdos, pero puede sobrevivir en el intestino humano, causando náuseas y diarrea. La infección se adquiere al consumir agua contaminada con heces de cerdo.

## Apicomplejos

Los **apicomplejos** son protistas parásitos que pasan parte de su ciclo de vida dentro de las células de su hospedero. Su nombre hace referencia a un complejo de microtúbulos localizado en el extremo apical (superior), cuya función es taladrar la célula hospedero para que el ciliado pueda penetrarla. Se les conoce también como esporozoarios. Los apicomplejos infectan una gran variedad de animales, que van desde gusanos e insectos hasta humanos. Con frecuencia, sus ciclos de vida involucran a más de un organismo hospedero. La siguiente sección describe con detalle la malaria, incluyendo la biología del apicomplejo que la ocasiona.

### Para repasar en casa ¿Qué son los alveolados?

- Los alveolados son organismos unicelulares que contienen un arreglo de sacos (alveolos) debajo de la membrana plasmática.
- Los dinoflagelados se encuentran en forma habitual en el plancton. Éstos pueden ser heterótrofos o autótrofos flagelados y se caracterizan por tener placas de celulosa y desplazarse mediante la rotación de su flagelo.
- Los ciliados son heterótrofos, cuya superficie contiene una gran cantidad de cilios. Los cilios participan en la locomoción y alimentación.
- Los apicomplejos son parásitos intracelulares con apéndice especial, cuya función es penetrar las células de su hospedero.



## 20.6 Mosquitos nocturnos y malaria

- › La malaria, causada por un apicomplejo, es la enfermedad con mayor tasa de mortalidad provocada por un protista.
- ◀ Vínculo a Polimorfismo balanceado 17.7

La malaria es una de las principales causas de muerte en los humanos. Cada año, cerca de 1.3 millones de personas mueren a causa de esta enfermedad. El *Plasmodium*, un apicomplejo unicelular, es el causante de la malaria. Los mosquitos son los vectores que transmiten el protista de un hospedero humano a otro.

La figura 20.8 describe el ciclo de vida del *Plasmodium*. Una picadura de mosquito hembra transmite la etapa infectiva de *Plasmodium*, un esporozoíto haploide hacia un hospedero humano 1. El esporozoíto viaja por los vasos sanguíneos hacia las células del hígado, en donde se reproduce asexualmente 2. La descendencia, los llamados merozoítos, entran a los glóbulos rojos y se multiplican 3. Los merozoítos también se pueden desarrollar en gametos inmaduros o gametocitos 4. Cuando un mosquito pica a una persona infectada, los gametocitos regresan al mosquito y maduran en su intestino. Los gametos se fusionan y forman cigotos 5. La meiosis produce células que se desarrollan en nuevos esporozoítos, los cuales migran hacia las glándulas salivales desde donde son transferidos hacia un nuevo hospedero 6.

Los síntomas de la malaria comienzan por lo general una o dos semanas después de la picadura, cuando las células infectadas del hígado se rompen y liberan hacia la sangre merozoítos, junto con desechos metabólicos y restos celulares. Después, se presentan temblores, escalofríos, fiebre y sudoración. Tras el episodio inicial, los síntomas disminuyen durante algunas semanas o incluso meses. En ese periodo las personas infectadas suelen sentirse saludables. Sin embargo, la infección progresa, dañando órganos como el hígado, el bazo y los riñones y obstruyendo los vasos sanguíneos, cortando el flujo de sangre hacia el cerebro.

Como resultado el enfermo experimenta convulsiones, coma e incluso la muerte.

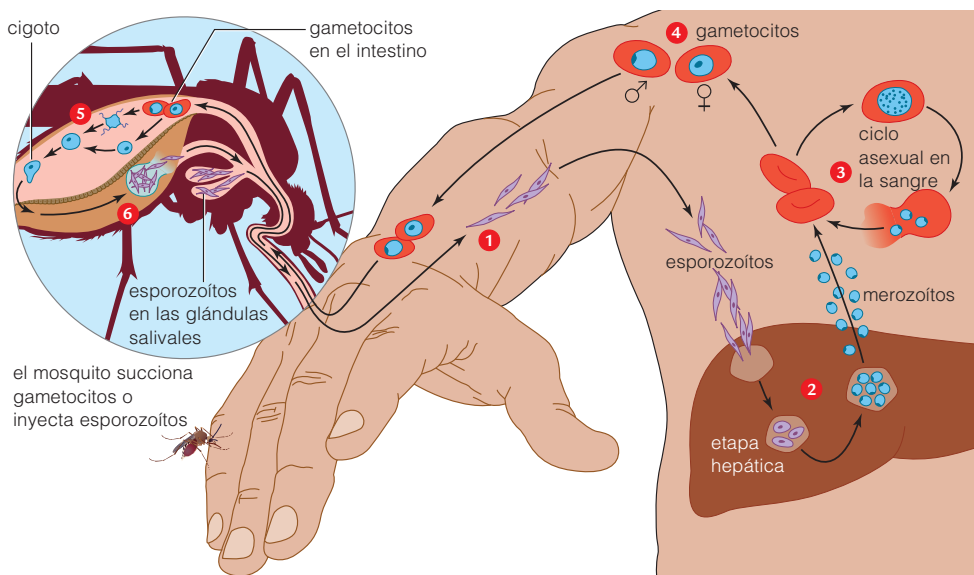
El *Plasmodium* no puede sobrevivir en bajas temperaturas, por lo cual la malaria es una enfermedad tropical. Es común en México, América Central, América del Sur, Asia y las islas del Pacífico, pero su mayor número de víctimas ocurre en África. Cada 30 segundos muere un niño africano a causa de la malaria.

La malaria ha sido sujeto de una potente selección positiva por parte de los humanos en África. Como se explica en la sección 17.7, el alelo que causa anemia falciforme fue favorecido en algunas poblaciones africanas porque protege ante la malaria.

La selección natural también ha actuado sobre el *Plasmodium*. En años recientes, el protista se volvió resistente a varios fármacos empleados para el tratamiento de la malaria. A lo largo de los años, el patógeno ha desarrollado una asombrosa capacidad para alterar el comportamiento de sus hospederos. El *Plasmodium* provoca que los mosquitos que la transmiten se alimenten más veces de lo común durante las noches, aumentando la probabilidad de contagio. También hace que las personas infectadas sean más apetecibles para los mosquitos, durante la etapa en la cual los gametocitos se han desarrollado. La manipulación de los hospederos insecto y humano, permite al protista maximizar las oportunidades de transmitir su progenie hacia un nuevo hospedero.

### Para repasar en casa ¿Qué es la malaria?

- › La malaria es una enfermedad tropical causada por un parásito apicomplejo transmitido por mosquitos.
- › En los humanos, el parásito se reproduce asexualmente en las células del hígado y sangre. La muerte de estas células causa los síntomas característicos de la enfermedad.



**Figura 20.8 Animada** Ciclo de vida de una especie de *Plasmodium* que causa la malaria.

- 1 Cuando un mosquito infectado pica a un humano, los esporozoítos entran en la sangre y son transportados hacia el hígado.
- 2 Los esporozoítos se reproducen asexualmente en el hígado y maduran en merozoítos. Los merozoítos abandonan el hígado e infectan glóbulos rojos de la sangre.
- 3 Los merozoítos se reproducen asexualmente dentro de algunos glóbulos rojos.
- 4 Los merozoítos se diferencian en gametocitos en el interior de otros glóbulos rojos.
- 5 Un mosquito hembra succiona sangre de una persona infectada. Los gametocitos entran al intestino del mosquito, en donde maduran en gametos que se fusionan para formar cigotos.
- 6 La meiosis de los cigotos produce células que se desarrollan en esporozoítos. Los esporozoítos migran a las glándulas salivales del mosquito.

## 20.7 Estramenópilos o heterokonta

► El linaje de los heterocontos incluye oomicetos, diatomeas unicelulares y algas pardas pluricelulares (ambas fotosintéticas).

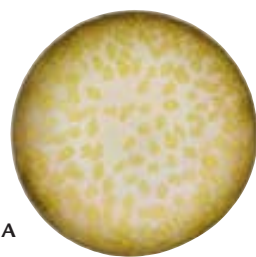
◀ Vínculo a Pigmentos accesorios 6.2

Estramenópilo significa “flagelos desiguales” y hace referencia al flagelo peludo presente durante el ciclo de vida de algunos miembros de este grupo. Sin embargo, los heterocontos están agrupados por similitudes genéticas más que por rasgos morfológicos.

Los **oomicetos** son heterótrofos filamentosos, que de forma errónea se clasificaron como hongos. Al igual que los hongos, forman una red de filamentos absorbentes de nutrientes, pero los dos grupos difieren de ellos en rasgos estructurales y genéticos.

La mayoría de los oomicetos descompone restos orgánicos en hábitats acuáticos, pero algunos son parásitos que causan pérdidas económicas. Algunos crecen en peces de granjas o acuarios como manchas blancas difusas. Otros infectan plantas terrestres, destruyendo cosechas y bosques enteros. Los miembros del género *Phytophthora* son, en particular, célebres. Su nombre significa “destructor de plantas”. A mediados del siglo XIX, una especie de este género destruyó las cosechas de papa en Irlanda, causando una hambruna que terminó con la vida de millones de personas y desplazó a otras tantas. En la actualidad, otras especies ocasionan la muerte repentina de robles en los estados de Oregón, Washington y California en Estados Unidos.

Los parientes más cercanos de los oomicetos son dos grupos de organismos fotosintéticos: las diatomeas y las algas pardas o feofitas. Ambas tienen cloroplastos con un pigmento accesorio de coloración café (fucoxantina) que les confiere un color oliva, dorado o café oscuro (figura 20.9A). Los cloroplastos de este grupo de algas se desarrollaron a partir de algas rojas.



**Figura 20.9 A** Diatomea viviente. Los cloroplastos se pueden observar a través de la concha vítrea de sílice. Ver también figura 20.2C. **B** Tierra de diatomeas formada por conchas de diatomeas antiguas. Se utiliza como insecticida para insectos rastreros. Funciona al rayar su exoesqueleto y causar la pérdida de agua hasta deshidratarlos y provocar su muerte.



**algas pardas o feofitas** Protistas marinos pluricelulares con un pigmento accesorio de color café en sus cloroplastos.

**diatomea** Protista fotosintético unicelular con pigmentos accesorios de color café y una concha de sílice dividida en dos partes.

**oomiceto** Protista que crece como filamentos absorbentes de nutrientes.



**Figura 20.10** “Bosque” de algas. Estas algas pardas o feofitas son los protistas de mayor tamaño.

Las **diatomeas** se caracterizan por sus conchas de sílice formadas por dos partes, una inferior y una superior, que se cierran como una caja de zapatos. Algunas células viven de forma individual, mientras que otras forman cadenas. Las diatomeas habitan en suelos húmedos, lagos y mares, pero son, en particular, abundantes en aguas frías. Cuando una diatomea marina muere, su coraza desciende al fondo del mar. Algunos suelos de mares antiguos que se han elevado y ahora forman parte de los continentes, son la fuente de la tierra de diatomeas rica en sílice. Esta sustancia es un polvo inerte formado por pequeños fragmentos vítreos, que se utiliza en filtros limpiadores abrasivos o como insecticida que no daña los vertebrados (figura 20.9B).

Las **algas pardas o feofitas** son habitantes pluricelulares de mares templados o fríos. Su tamaño fluctúa desde filamentos microscópicos hasta organismos con hojas o láminas de hasta 30 metros de longitud, llamados algas gigantes o laminariales. En las aguas del Pacífico Noroeste, las laminariales forman comunidades equivalentes a los bosques terrestres (figura 20.10). Al igual que los árboles de un bosque, las laminariales son el hogar de una gran variedad de organismos.

Las algas cafés son comercializadas con diferentes fines. El ácido algínico, extraído de sus paredes celulares, sirve como agente espesante, emulsionante y de suspensión. Encontrarás esta sustancia en helados, pudines, gomas, pasta de dientes, cosméticos y muchos otros productos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los estramenópilos o heterokonta?

- Los heterokonta abarcan diversos linajes agrupados con base en su similitud genética y no en sus caracteres morfológicos.
- Los oomicetos son descomponedores filamentosos y parásitos.
- Las diatomeas son células con concha de sílice. Las algas pardas o feofitas son pluricelulares. Ambos grupos tienen un pigmento accesorio de color café en sus cloroplastos, desarrollados a partir de algas rojas.

- › Las algas rojas y las verdes pertenecen al mismo linaje que las plantas terrestres.
- ◀ Vínculos a Paredes celulares de plantas 4.11, Pigmentos fotosintéticos 6.2 y 6.3, División celular en plantas 11.4

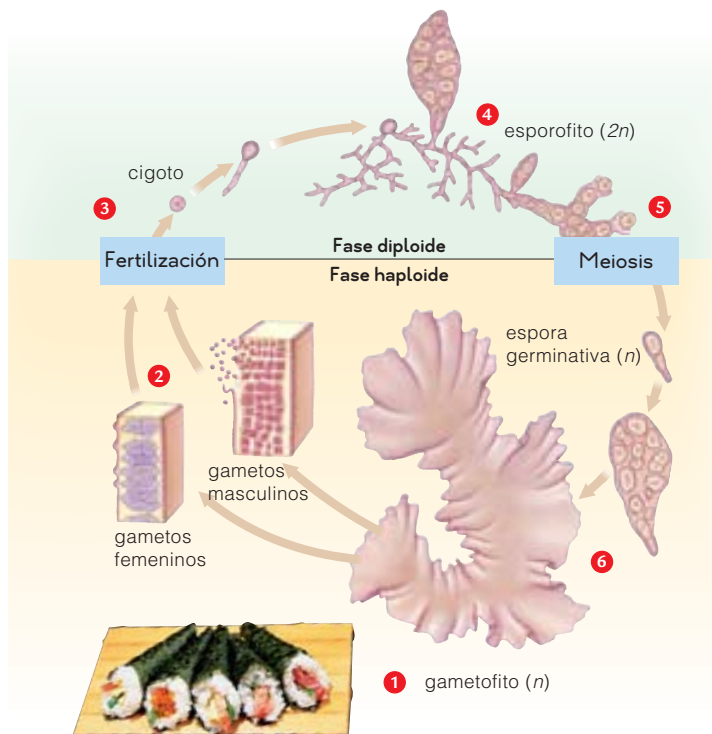
### Algas rojas, habitantes de las profundidades

Las **algas rojas** son protistas fotosintéticos tropicales y pluricelulares, con algunas especies unicelulares. Las algas coralinas (algas rojas con pared celular que contienen carbonato de calcio) son componentes de algunos arrecifes coralinos tropicales. En comparación con las algas café y verdes, las algas rojas habitan en profundidades mayores. Además de tener clorofila *a*, poseen ficobilinas, pigmentos que absorben luz verde, un tipo de luz que penetra en el agua a mayor profundidad. Las algas rojas que habitan en superficies acuáticas tienden a tener bajos niveles de ficobilinas, lo cual les confiere una coloración verdosa. En cambio, las que habitan en las profundidades son casi negras.

Las algas rojas tienen muchos usos comerciales. El agar, un polisacárido extraído de las paredes celulares de algas rojas, se

utiliza para mantener la humedad en productos horneados y en cosméticos, para preparar jaleas y como un sustituto vegetal de la gelatina. La carragenina, otro polisacárido obtenido de estas algas, se agrega a la leche y otros productos lácteos. Las llamadas nori, hojas deshidratadas del alga roja *Porphyra*, se utilizan para envolver algunos tipos de *sushi*. La producción de nori es un gran negocio, pues se producen más de 130 000 toneladas anuales.

Al igual que otras algas pluricelulares, la *Porphyra* tiene **alternancia de generaciones**, un ciclo de vida en que se alternan generaciones de individuos pluricelulares haploides y diploides (figura 20.11). Las algas laminares utilizadas como nori corresponden al individuo haploide o **gametofito** 1. Los gametos se forman a lo largo de los bordes de las láminas 2. La fertilización de los gametos da lugar a un cigoto diploide 3. El individuo diploide o **esporofito**, se forma cuando el cigoto se divide por mitosis. En *Porphyra*, el esporofito es un filamento ramificado microscópico que crece en las conchas de los moluscos 4. Algunas células del esporofito experimentan meiosis y producen esporas haploides 5. La germinación de las esporas es seguida por el crecimiento y desarrollo de un nuevo gametofito, cerrando el ciclo 6.



**Figura 20.11 Animada** Ciclo de vida de un alga roja (*Porphyra*).

- 1 Los gametofitos haploides tienen una morfología laminar.
- 2 Los gametos se producen en sus bordes.
- 3 La fertilización genera cigotos diploides.
- 4 El cigoto se desarrolla en un esporofito diploide.
- 5 A través de la meiosis, algunas células del esporofito producen esporas, que son liberadas al ambiente.
- 6 Las esporas germinan y se desarrollan el nuevo gametofito.

›› **Adivina:** ¿Las células de las hojas de las algas utilizadas para envolver el sushi son haploides o diploides?

Respuesta: Son haploides

### Algas verdes

Las **algas verdes** son protistas fotosintéticos cuyos cloroplastos contienen clorofilas A y B. La mayoría de las algas verdes habitan en agua dulce, pero otras más residen en el océano, suelos o en superficies como los troncos de árboles. Las algas verdes unicelulares se asocian con hongos para constituir organismos simbioses denominados líquenes.

Las *Chlamydomonas*, algas verdes unicelulares flageladas, habitan en cuerpos de agua dulce estancada (figura 20.12A). Sus células haploides se reproducen asexualmente cuando las condiciones favorecen el crecimiento. Cuando los nutrientes escasean, los gametos se forman por mitosis. La fusión de dos gametos da lugar a un cigoto diploide que posee una pared celular gruesa (*derecha*). Cuando las condiciones son de nuevo favorables, el cigoto experimenta meiosis, dando lugar a cuatro células flageladas.

*Volvox* es un género de algas verdes coloniales que residen en lagos y estanques. Una colonia consiste en células flageladas unidas entre sí por filamentos citoplasmáticos delgados, que constituyen una esfera giratoria (figura 20.12B). Nuevas colonias se forman al interior de la esfera parental, la cual debe desintegrarse para liberar la progenie.

Las láminas pluricelulares del género *Ulva* se adhieren a rocas a lo largo de la costa marina (figura 20.12C). Dichas láminas crecen con tamaños mayores al de un brazo, pero su grosor no es mayor de 40 micras. La *Ulva* es conocida por lo común como lechuga de mar y es un alimento popular en Escocia. Su ciclo de vida presenta alternancia de generaciones con grandes individuos laminares tanto en la fase haploide como en la diploide.

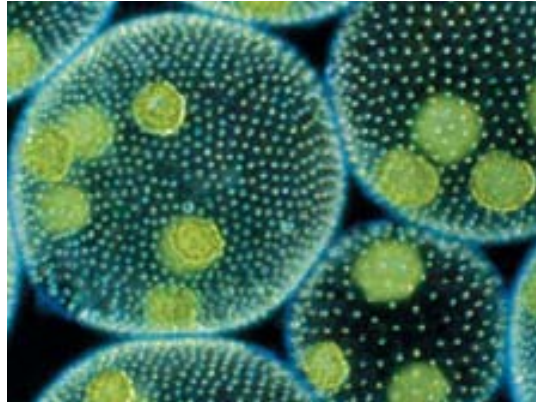
Los estudios sobre algas verdes han ayudado a los biólogos a comprender el mecanismo de la fotosíntesis. En la sección 6.3 revisamos cómo Theodor Engelmann utilizó



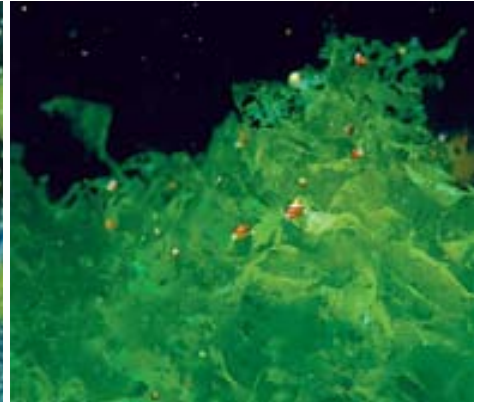




**A** *Chlamydomonas* es una especie unicelular que utiliza sus dos flagelos para desplazarse en el agua dulce.



**B** Colonias de *Volvox*, en las que varias células flageladas permanecen unidas por medio de filamentos delgados de citoplasma. Las nuevas colonias se observan como esferas verdes brillantes dentro de las colonias parentales.



**C** Hojas pluricelulares de la lechuga marina (*Ulva*). Es común observar estas hojas largas y delgadas a lo largo de la costa, en zonas de bajo oleaje.

filamentos de algas verdes para determinar las longitudes de onda de luz en que la fotosíntesis es más eficiente. Melvin Calvin utilizó *Chlorella*, un alga verde unicelular, para aclarar los pasos de las reacciones que conocemos como ciclo de Calvin-Benson.

### Conexión evolutiva con las plantas terrestres

Las algas rojas, algas verdes y plantas terrestres tienen en común la pared celular formada por celulosa, producción de almidón para almacenar azúcares y que tienen cloroplastos que se desarrollaron, por endosimbiosis primaria, de una cianobacteria ancestral. Por lo tanto, se piensa que los tres grupos descienden de un ancestro común.

Los parientes más cercanos de las plantas terrestres pertenecen al grupo de algas verdes conocido como algas carofitas. *Chara*, un integrante moderno del grupo, es originaria de los hábitats de agua dulce de Florida, Estados Unidos (figura 20.12D). Al igual que las plantas, pero en contraste con los demás grupos de algas, las células de *Chara* dividen su citoplasma mediante la formación de una placa celular (sección 11.4) y tienen plasmodesmos o conexiones citoplásmicas entre células vecinas (sección 4.11).

El término “algas verdes” no se refiere a un clado porque excluye a las plantas terrestres, las cuales pertenecen a la misma rama evolutiva que las algas carofitas.



**D** *Chara*, alga carofita conocida como alga hedionda por su fuerte olor.

**Figura 20.12** Ejemplos de diversidad de algas verdes.

**algas rojas** Protistas fotosintéticos que depositan celulosa en su pared celular, almacenan azúcares en forma de almidón y tienen cloroplastos que contienen clorofila *a* y el pigmento rojizo llamado ficobilina.

**algas verdes** Protistas fotosintéticos que depositan celulosa en su pared celular, almacenan azúcares en forma de almidón y tienen cloroplastos que contienen clorofilas A y B.

**alternancia de generaciones** Ciclos de vida de plantas terrestres y algunos protistas en que se alternan generaciones de individuos pluricelulares haploides y diploides.

**esporofito** Individuo productor de esporas diploides dentro del ciclo de vida de plantas terrestres y algunos protistas.

**gametofito** Individuo productor de gametos que es parte del ciclo de vida de plantas terrestres y algunos protistas.

### Para repasar en casa ¿Qué son las algas rojas y las algas verdes?

- Las algas rojas y verdes son protistas que pertenecen al mismo grupo que las plantas terrestres. Todos los miembros de este clado depositan celulosa en su pared celular y almacenan el exceso de azúcares en forma de almidón.
- Las algas rojas son, en su mayoría, pluricelulares y marinas. Tienen pigmentos rojos que captan la luz en zonas muy profundas, lo que les permite vivir en el fondo del mar.
- Las algas verdes incluyen especies unicelulares, coloniales y pluricelulares. Uno de sus subgrupos, las algas carofitas, incluye los parientes más cercanos de las plantas terrestres.



- › Las amibas y sus parientes son heterótrofos con morfología cambiante. Varios de ellos son de vida solitaria, pero algunos otros presentan un comportamiento de comunidad y diferenciación celular que proporcionan indicios sobre la complejidad de los animales que verás más adelante.

◀ Vínculo a Pseudópodos 4.10

Los **amebozoarios** son uno de los pocos grupos monofiléticos que conformaban el antiguo reino Protista. Muy pocos amebozoarios tienen pared celular, concha o película; su morfología experimenta cambios dinámicos. Una masa amorfa compacta de una célula puede extender pseudópodos de forma rápida, desplazarse y capturar alimento (sección 4.10).

### Amibas solitarias

Las **amibas** son unicelulares. La **figura 20.13** muestra la especie *Amoeba proteus*. Como otras amibas, los organismos de esta especie son depredadores en hábitats de agua dulce. Otras amibas pueden habitar en el intestino humano o de otros animales. Algunas especies que residen en el intestino son inofensivas o incluso pueden facilitar el proceso digestivo del hospedero. Otras son causantes de enfermedades. Cada año, alrededor de 50 millones de personas son afectadas por tomar agua contaminada con quistes de amibas patogénicas.

### Mohos mucilaginosos

Los mohos mucilaginosos son conocidos como “amibas sociales”. Existen de dos tipos, ambos comunes en el suelo de bosques templados.

Los **mohos mucilaginosos plasmoidiales** pasan la mayor parte de su ciclo de vida como plasmidios o masas multinucleadas. El plasmidio se forma cuando una célula diploide experimenta varias mitosis sin dividir su citoplasma. Se desplaza a lo largo del suelo alimentándose de microbios y materia orgánica (**figura 20.14**). Los plasmidios pueden ser tan grandes como un plato de comida. Cuando se agota el alimento, el plasmidio se desarrolla en cuerpos fructíferos portadores de esporas.



**Figura 20.13** Una amiba. La célula no tiene una forma definida. Se alimenta o cambia de posición al extender lóbulos de su citoplasma (pseudópodos).



**Figura 20.14** Un moho mucilaginoso plasmoidal (*Physarum*). **A** Estas masas multinucleadas, o plasmidios, se alimentan de bacterias que obtienen al barrer el suelo de bosques y troncos. **B** Cuando el alimento escasea, el plasmidio forma estructuras portadoras de esporas.

Los **mohos mucilaginosos celulares** como *Dictyostelium discoideum* pasan la mayor parte de su vida como organismos unicelulares similares a las amibas (**figura 20.15**). Se alimentan de bacterias y se reproducen por mitosis **1**. Si el alimento escasea, miles de células se reúnen, formando una masa pluricelular o pseudoplasmodio **2**. Los gradientes ambientales de luz y humedad inducen a la masa a arrastrarse como una unidad cohesiva, conocida por lo común como pseudoplasmodio o “babosa” **3**. Las células de la babosa se mantienen unidas por proteínas de adhesión y por una matriz extracelular secretada por ellas mismas. Cuando la babosa alcanza un sitio habitable, las células se diferencian en un cuerpo fructífero: se forma un tallo en cuyo extremo se forman esporas a partir de la diferenciación de un grupo de células **4**. La germinación de la espora libera una célula ameboide que comienza nuevamente su ciclo de vida **5**.

*Dictyostelium* y otros amebozoarios proporcionan pistas sobre cómo han evolucionado las vías de señalización de los organismos pluricelulares. Uno de los sellos de la pluricelularidad es el comportamiento coordinado, la habilidad para responder como unidad ante un estímulo. Esta característica requiere la comunicación célula-célula, la cual pudo haberse originado en

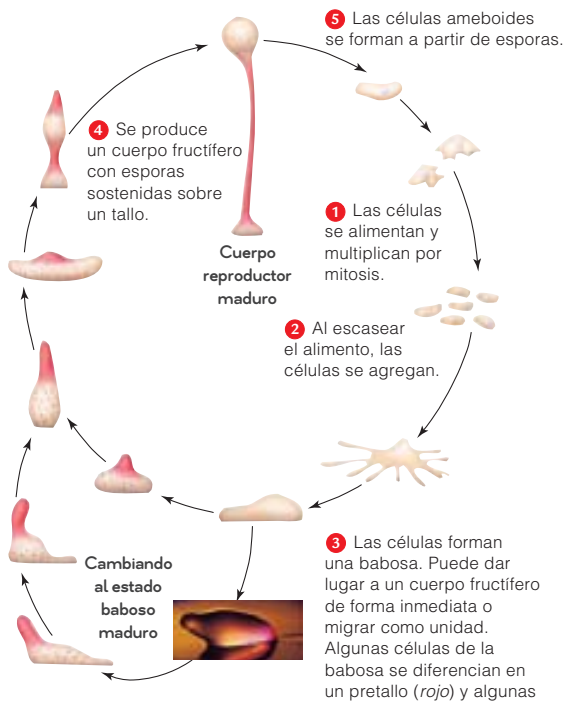
**amiba** Protista unicelular que extiende pseudópodos para desplazarse y capturar presas.

**amebozoario** Protista heterótrofo, sin forma definida, sin pared celular ni película; una amiba o un moho mucilaginoso.

**moho mucilaginoso celular** Protista tipo amiba que se alimenta como predador unicelular; cuando las condiciones no son favorables se reúne con otros individuos de su especie para formar una estructura portadora de esporas.

**moho mucilaginoso plasmoidal** Protista que se alimenta como una masa multinucleada; forma estructuras portadoras de esporas cuando las condiciones se vuelven adversas.

## Floraciones algales nocivas (una vez más)



**Figura 20.15 Animada** Ciclo de vida del mohillo mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum*.

ancestros ameboides. En *Dictyostelium*, un nucleótido de nombre AMP cíclico es la señal que induce a las amebas solitarias a reunirse y desplazarse como una unidad. También desencadena cambios en la expresión genética. Esos cambios ocasionan que algunas células se diferencien en componentes del tallo o en esporas. El AMP cíclico también funciona como señal en células animales.

La comparación a nivel molecular sugiere que los hongos y animales son un grupo monofilético y que ambos grupos descienden de un ancestro tipo ameba.

### Para repasar en casa ¿Qué es un amebozoario?

- › Los amebozoarios son protistas heterótrofos cuyas células carecen de pared celular o película y, por lo tanto, cambian constantemente de forma.
- › Las amebas son organismos unicelulares que viven por lo común en hábitats de agua dulce.
- › Los mohos mucilaginosos habitan en los suelos de bosques. Los mohos mucilaginosos plasmodiales se alimentan como una gran masa multinucleada. Los mohos mucilaginosos celulares se alimentan como organismos unicelulares, pero se reúnen en una masa pluricelular cuando las condiciones no son favorables. Ambos tipos de mohos mucilaginosos forman cuerpos fructíferos que liberan esporas.

Las floraciones algales nocivas afectan las regiones costeras de zonas templadas. Como se describió en la sección 20.1, Las floraciones del dinoflagelado *Karenia brevis* son comunes en el Golfo de México. Otros dinoflagelados productores de toxinas causan problemas a lo largo de la costa Atlántica. A lo largo de la costa del Pacífico, explosiones poblacionales de diatomeas productoras de ácido domoico tienen consecuencias similares. Al igual que la brevetoxina, el ácido domoico se une a células nerviosas e interfiere con sus funciones, exterminando peces, aves y mamíferos marinos. Los humanos que ingieren mariscos contaminados con esta toxina padecen dolor de cabeza, vértigo y confusión. Altas dosis de ácido domoico pueden causar la muerte de células del cerebro, ocasionando pérdida permanente de memoria de corto y largo plazo y, en casos extremos, coma o incluso la muerte.

Para mantener las toxinas algales nocivas lejos de los suministros de alimento se requiere vigilancia permanente. Estas toxinas son incoloras e inodoras y son resistentes al calentamiento y congelamiento. Las agencias gubernamentales utilizan pruebas de laboratorio para detectar toxinas algales nocivas en muestras de agua y mariscos. Cuando la cantidad de toxinas en el agua alcanza un nivel amenazante, se levanta una veda para la pesca de mariscos y se advierte a la población con señalamientos (figura superior derecha).

Las floraciones algales nocivas tienen efectos devastadores sobre algunos sectores económicos. En el 2005, las floraciones de dinoflagelados productores de toxinas causaron una pérdida de ventas estimada en 18 millones de dólares estadounidenses, sólo en el estado de Massachusetts, Estados Unidos. En la costa de Florida, Estados Unidos, cada año se pierden entre 19 millones y 32 millones de dólares estadounidenses por causa de floraciones de *Karenia brevis*.

Las floraciones de algas no tóxicas también pueden tener efectos ambientales negativos. Cuando un gran número de estas células muere, las bacterias descomponedoras degradan sus restos. La actividad metabólica de las bacterias puede agotar el oxígeno presente en el agua, sofocando peces y otros animales acuáticos.

¿Cuál es la causa de las floraciones algales? El contenido de nutrientes del agua desempeña un papel esencial. Al igual que las plantas terrestres, las algas necesitan ciertos nutrientes. Si fertilizas las plantas de casa, o el césped, observarás un crecimiento acelerado. De forma semejante, la adición de nutrientes a un hábitat acuático favorece la división celular de las algas. Nosotros no fertilizamos los cuerpos de agua de forma deliberada, pero los fertilizantes que drenan de las tierras de cultivo y pastizales, así como desechos ricos en nutrientes de granjas animales, llegan a los ríos y son arrastrados hasta los mares. Si se agregan las aguas residuales de las comunidades humanas, tenemos los nutrientes necesarios para la floración algal descontrolada.

**¿Cómo votarías?** Evitar que los nutrientes contaminantes alcancen las zonas costeras reduciría la incidencia de las floraciones algales, sin embargo, la implementación de medidas preventivas puede ser muy costosa para granjeros, promotores, industrias y plantas de tratamiento de agua. ¿Votarías a favor de reforzar las regulaciones gubernamentales sobre la descarga de nutrientes en aguas costeras? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



## Resumen



**Sección 20.1** Una **floración algal** es una explosión poblacional de un **protista** u otro microorganismo acuático. Las **toxinas** liberadas durante algunas floraciones algales pueden poner en peligro la salud humana.

**Sección 20.2** Los protistas son una colección de organismos eucariontes unicelulares. Muchos de ellos tienen cloroplastos que se desarrollaron a partir de cianobacterias o de algún otro protista. La fase dominante de su ciclo de vida puede ser haploide o diploide. Los protistas no son un grupo natural, sino una colección de linajes, algunos de los cuales están poco relacionados entre sí.



**Sección 20.3** Los **protozoarios flagelados** son organismos unicelulares que no tienen pared celular. Una cubierta de proteína, o **película**, ayuda a mantener la forma de sus células.

Los diplomonádidos y parabasálidos no tienen mitocondrias y están adaptados a ambientes pobres en oxígeno. Los miembros de ambos grupos incluyen especies parásitas de humanos.

Los **tripanosomas** son parásitos con una única mitocondria. Aquellos que causan enfermedades humanas son transmitidos a través de insectos vectores. Sus parientes **euglenoides** habitan en forma habitual en ambientes de agua dulce. Se caracterizan por la presencia de una **vacuola contráctil** que expulsa el exceso de agua. Algunos tienen cloroplastos que se desarrollaron a partir de algas verdes por una endosimbiosis secundaria.



**Sección 20.4** Los **foraminíferos** son organismos unicelulares con una concha de carbonato de calcio. Sus restos se depositan para formar roca caliza, extraída por la industria minera. Los **radiolarios** son protistas unicelulares que tienen una coraza vítrea.

Ambos grupos son heterótrofos marinos que pueden formar parte del **plancton**. Largas extensiones citoplásmicas se prolongan a través de los poros de su concha y son utilizadas para capturar a sus presas.



**Secciones 20.5, 20.6** Los **alveolados** se caracterizan por la presencia de pequeñas bolsas debajo de su membrana plasmática. Todos los integrantes de este grupo son unicelulares. Los **dinoflagelados** son heterótrofos o autótrofos acuáticos giratorios,

con placas de celulosa. Algunos son bioluminiscentes. Los **ciliados** son predadores acuáticos y parásitos con muchos cilios. Los **apicomplejos** viven como parásitos en células animales. Los mosquitos transmiten el apicomplejo que causa la malaria.

**Sección 20.7** Los **oomicetos** son descomponedores o parásitos que crecen como un entramado de filamentos. Algunas especies parasíticas son patógenos importantes de plantas. Las similitudes genéticas colocan en un mismo grupo los oomicetos con las diatomeas y algas pardas como los estramenópilos.

Las **diatomeas** son células fotosintéticas con coraza de sílice. Los depósitos de diatomeas antiguas son extraídos por la industria minera y comercializados como tierra de diatomeas. Las diatomeas, al igual que las **algas pardas** o **feofitas**, contienen el pigmento focoxantina. Las algas pardas incluyen entre sus formas hebras microscópicas y sargazos gigantes que son los protistas más grandes conocidos. Las

algas pardas son la fuente de alginas, compuestos empleados como espesantes y emulsionantes.



**Sección 20.8** La mayoría de las **algas rojas** son pluricelulares y marinas. Sus pigmentos accesorios, llamados ficobilinas, les permiten capturar luz en aguas profundas. Las algas rojas son relevantes dentro del comercio, como fuente de agar, carragenina y como hojas deshidratadas (nori) utilizadas para envolver *sushi*. Las **algas verdes** pueden ser unicelulares, coloniales o pluricelulares. Son los parientes más cercanos de las plantas terrestres.

Al igual que las plantas terrestres, algunas de las algas pluricelulares tienen **alternancia de generaciones**. Durante este tipo de ciclo de vida, se forman dos tipos de individuos pluricelulares: un **esporofito** (diploide productor de esporas) y un **gametofito** (haploide productor de gametos).



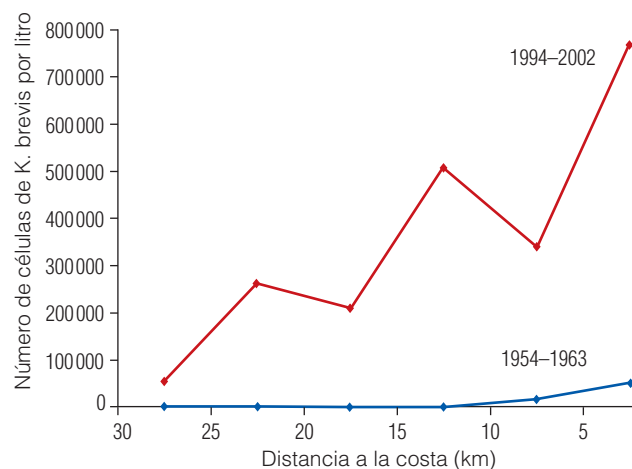
**Sección 20.9** Los **amebozoarios** abarcan **amibas** y mohos mucilaginosos. Los **mohos mucilaginosos plasmodiales** se alimentan como una masa multinucleada. Las células ameboides de los **mohos mucilaginosos celulares** se agregan cuando el alimento escasea y forman cuerpos fructíferos que dispersan esporas en estado latente. Los mecanismos de señalización animal pudieron haber surgido en los ancestros amebozoarios.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Todos los protozoarios flagelados \_\_\_\_\_.
  - carecen de mitocondrias
  - son fotosintéticos
  - son unicelulares
  - causan enfermedades
- Depósitos de conchas de antiguos \_\_\_\_\_ son extraídos como tiza y roca caliza.
  - dinoflagelados
  - diatomeas
  - radiolarios
  - foraminíferos
- La presencia de vacuolas contráctiles indican que un protista unicelular \_\_\_\_\_.
  - es marino
  - habita en agua dulce
  - es fotosintético
  - secreta toxinas
- El ganado se beneficia por su presencia en su intestino, porque los \_\_\_\_\_ ayudan a digerir material vegetal.
  - tripanosomas
  - diatomeas
  - ciliados
  - foraminíferos
- En humanos, la picadura de un insecto puede transmitir una enfermedad causada por \_\_\_\_\_.
  - tripanosoma
  - apicomplejos
  - ciliados
  - a y b
- Son los protistas parientes más cercanos de hongos y animales: \_\_\_\_\_.
  - estramenópilos
  - radiolarios
  - apicomplejos
  - amebozoarios
- Los pigmentos accesorios de estas \_\_\_\_\_ les permiten llevar a cabo la fotosíntesis a profundidades mayores que otro tipo de algas.
  - euglenoides
  - algas verdes
  - algas café
  - algas rojas
- El protista causante de la malaria es \_\_\_\_\_.
  - pluricelular
  - unicelular
  - colonial

## Actividades de análisis de datos

**Seguimiento de floraciones algales** Reportes de muertes de peces a lo largo de la costa suroeste de Florida, Estados Unidos, que datan de mediados del siglo XIX, sugieren que las floraciones algales son un fenómeno común en esta región. Sin embargo, investigadores de la Universidad de Miami sospechan que un aumento en la descarga de nutrientes desde la tierra ha contribuido con el incremento de la abundancia del dinoflagelado *K. brevis*. Desde la década de 1950, la población de ciudades costeras del suroeste de Florida ha aumentado de manera considerable, al igual que la actividad agrícola. ¿Fueron estos cambios los que favorecieron el crecimiento de *K. brevis* en zonas más cercanas a la costa? Para responder esta pregunta, los investigadores buscaron en los registros de aguas costeras monitoreadas por más de 50 años. La **figura 20.16** muestra la abundancia promedio y distribución de *K. brevis* durante dos periodos: 1954–1963 y 1994–2002.



**Figura 20.16** Concentración promedio de células de *K. brevis* detectada en diferentes distancias de la costa en los periodos de 1954–1963 (línea azul) y 1994–2002 (línea roja). Las muestras se colectaron en aguas costeras entre la Bahía de Tampa y la Isla Sanibel, Florida, Estados Unidos.

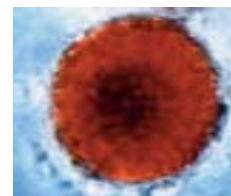
- ¿Cómo cambió la concentración promedio de *K. brevis* en aguas a distancias menores de 5 km de la costa durante los dos periodos estudiados?
  - ¿Cómo cambió la concentración promedio de *K. brevis* en aguas más allá de 25 km de la costa entre los dos periodos?
  - ¿Estos datos sustentan la hipótesis que propone que la actividad humana aumenta la abundancia de *K. brevis* al incrementar la disposición de nutrientes?
- Son patógenos importantes de plantas \_\_\_\_\_.
    - dinoflagelados
    - ciliados
    - mohos acuáticos
    - mohos mucilaginosos
  - Las corazas ricas en sílice de diatomeas antiguas son la fuente de tierra de diatomeas que se utiliza como \_\_\_\_\_.
    - espesador de alimentos
    - sustituto de gelatina
    - fertilizante
    - insecticida
  - El esporofito de un alga pluricelular \_\_\_\_\_.
    - es haploide
    - es unicelular
    - produce esporas
    - produce gametos
  - ¿En dónde encontrarías un moho mucilaginoso?
    - en el suelo del bosque
    - en un mar tropical
    - en el intestino de animales
    - en un lago montañoso
  - El organismo que ocasiona la tricomoniasis, enfermedad de transmisión sexual es un \_\_\_\_\_.
    - protozoo flagelado
    - radiolario
    - ciliado
    - apicomplejo
  - Todas las algas verdes \_\_\_\_\_.
    - tienen pared celular
    - son marinas
    - son pluricelulares
    - todas las anteriores
  - Relaciona las columnas de acuerdo con la descripción más adecuada.

___ diplomonádido	a. es el causante de la leishmaniasis
___ apicomplejo	b. productores de concha de sílice
___ tripanosoma	c. célula sin pared celular con pseudópodos
___ diatomea	d. anaerobios, sin mitocondrias
___ alga parda o feofita	e. pariente más cercano a las plantas terrestres
___ alga roja	f. pluricelular que contienen fucoxantina
___ alga verde	g. causante de la malaria
___ amiba	h. habitantes de aguas profundas con ficobilinas

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- Supón que estás de vacaciones en un país en donde la higiene es deficiente. Al haber leído sobre parásitos flagelados que habitan en agua y suelos húmedos, ¿qué considerarías prudente beber? ¿Qué alimentos serían los más convenientes evitar o qué tipo de preparación de los mismos sería la más segura para evitar la transmisión de enfermedades?
- El agua de piscinas abandonadas suele tornarse verde. Si tomas una gota de esa agua y la observas en el microscopio, encontrarías varias células verdes flageladas. ¿Qué información adicional necesitarías para determinar a qué grupo protista pertenecen dichas células?
- La *Chlamydomonas nivalis* es un alga que habita en glaciares. Es un alga verde, pero contiene varios pigmentos carotenoides que la hacen ver de color rojizo. Reflexiona sobre la intensa luz solar que baña su ambiente gélido durante el verano. Además de su papel en la fotosíntesis, ¿qué otras funciones pudieran desempeñar los pigmentos carotenoides?



Animaciones y actividades interactivas en **CENGAGENOW\***:

- Plan corporal de un euglenoide; Una vacuola contráctil en acción; Plan corporal de un ciliado; Ciclo de vida de un apicomplejo; Ciclo de vida de un alga roja; Ciclo de vida de un moho mucilaginoso celular.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En la sección 20.8 presentamos el grupo de las algas verdes, los parientes más cercanos de las plantas. La sección 12.5 te introdujo en el ciclo de vida de las plantas. En este capítulo revisarás ejemplos específicos. Aprenderás sobre la evolución de las paredes celulares de lignina (4.11) y sobre la cutícula cerosa perforada por estomas (6.8). También aprenderás acerca de las plantas fósiles (16.5) y la coevolución de las plantas y los polinizadores (17.13).



### Tendencias adaptativas entre las plantas

Las plantas evolucionaron a partir de un alga verde. Con el transcurso del tiempo, nuevas características hicieron posible su adaptación a climas secos. El proceso de adaptación involucró cambios en la estructura, el ciclo de vida y los procesos reproductivos.



### Briofitas

Las briofitas incluyen tres linajes de plantas de bajo crecimiento. Son las únicas plantas actuales en las que los gametofitos dominan el ciclo de la vida y el esporofito depende del gametofito. La reproducción de las briofitas requiere la presencia del agua, y su dispersión ocurre por la liberación de esporas.



# 21 Evolución vegetal

## 21.1 En defensa de los árboles

Los bosques más grandes del mundo tienen una gran influencia sobre la vida. Consumen dióxido de carbono del aire y liberan oxígeno. Al mismo tiempo, los bosques actúan como esponjas gigantes que absorben el agua de lluvia para después liberarla de manera gradual. Al almacenar agua y mantener los suelos en su sitio, los bosques evitan la erosión, las inundaciones y la sedimentación que pueden alterar el funcionamiento normal de los ríos, lagos y otros depósitos de agua. La tala indiscriminada de árboles y la consecuente exposición de suelos causa erosión y la pérdida de nutrientes.

Todos los países obtienen combustible y recursos maderables de sus bosques. La foto del lado izquierdo muestra un bosque sobreexplotado en la Columbia Británica, Canadá. Las poblaciones de países en vías de desarrollo en Asia, África y América Latina crecen a una tasa muy alta, lo cual aumenta la demanda mundial de alimento, combustible y recursos maderables. Para satisfacer esas necesidades y producir productos para su venta en el mercado mundial, estas naciones explotan su principal recurso: los bosques tropicales. Estos ecosistemas son un tesoro biológico; durante los últimos 10 000 años han albergado casi 50 por ciento de todas las especies terrestres conocidas. En menos de cuatro décadas, los humanos hemos destruido, mediante la explotación forestal, más de la mitad de la superficie total de bosques tropicales.

La deforestación modifica la tasa de evaporación, el escurrimiento y los patrones regionales de precipitación. En los bosques tropicales, la mayor parte del vapor de agua liberada en el ambiente proviene de los árboles. En las regiones en donde se realiza tala inmoderada, las precipitaciones anuales disminuyen de manera considerable. La lluvia que continúa cayendo drena los suelos expuestos, reduciendo su cantidad de nutrientes. Conforme la región se vuelve más cálida y seca, la fertilidad y la humedad de los suelos disminuyen.

Al igual que otros problemas ambientales, la deforestación a gran escala puede parecer un problema sin solución. La bióloga keniana Wangari Maathai, sugirió una solución simple: plantar nuevos árboles (figura 21.1). Para conseguir su objetivo, Maathai fundó el Movimiento Cinturón Verde, el cual comenzó otorgando recursos a mujeres pobres para plantar y cuidar nuevos árboles. Maathai pensaba que cada mujer que plantara



**Figura 21.1** La bióloga Wangari Maathai (*derecha*), ganadora del Premio Nobel de la Paz y fundadora del Movimiento Cinturón Verde, muestra una de las plantas cultivadas para reforestar los bosques de Kenia.

y cuidara tres árboles aprendería a darles un mayor valor y terminaría protegiéndolos. Conforme más mujeres realizaran esta actividad, se observarían mejoras en el ambiente y comprenderían que cada uno de nosotros constituimos la fuerza positiva del cambio.

La campaña de reforestación de Maathai comenzó en 1977. Para el 2007, los miembros de su organización habían plantado 40 millones de árboles en toda África. Estos árboles proporcionan sombra, disminuyen la erosión y aceleran la restauración de los bosques que han desaparecido. Fue tal el impacto de las acciones de Maathai, que inspiró a otros para tratar de detener la ola de destrucción ambiental. En el 2004, el Comité Nobel honró a Maathai con el Premio Nobel de la Paz por sus esfuerzos en el campo ambiental. Como Maathai misma reconoció, nuestro bienestar depende, en gran medida, de las plantas. Este capítulo explica cómo evolucionaron y se diversificaron nuestros socios verdes.



### Plantas vasculares sin semilla

Las plantas vasculares tienen un sistema de conductos internos que transportan materiales y proporcionan soporte estructural. El esporofito, que es la fase productora de esporas, domina su ciclo de vida. Las plantas vasculares sin semilla, como los helechos, requieren de la presencia de agua para su fertilización y son dispersadas mediante la liberación de esporas.



### Gimnospermas

Las plantas con semilla producen granos de polen que hacen posible su fertilización incluso en tiempos de sequía. También producen gametos femeninos, llamados óvulos, que desarrollan un embrión protegido en una semilla. Las gimnospermas, como los pinos, son plantas con semillas "desnudas", porque éstas no se forman en el interior de un ovario.



### Angiospermas

En términos evolutivos, las angiospermas o plantas con flor son las plantas con semilla más recientes. Producen flores y sus semillas se forman dentro de un ovario floral que desarrolla un fruto. Las angiospermas son el grupo de plantas más diverso y de amplia distribución.

## 21.2 Tendencias adaptativas entre las plantas

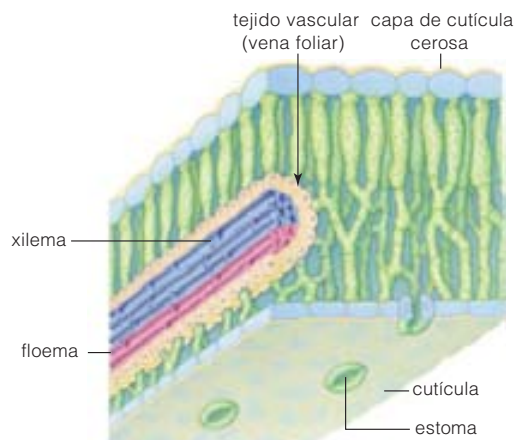
- Las plantas terrestres evolucionaron a partir de un alga verde y experimentaron una radiación adaptativa en tierra. Cambios en su estructura y desarrollo permitieron su adaptación a ambientes cada vez más secos.
- Vínculo a Algas verdes 20.8

La invasión de la tierra por parte de las plantas comenzó hace unos 500 millones de años. Las carófitas, uno de los linajes de algas verdes que crecían en los límites acuáticos, dieron lugar a las plantas terrestres. La característica definitoria de las plantas terrestres es su embrión pluricelular que se desarrolla en los tejidos de la planta parental. Por esta razón, las especies que conforman el clado de las plantas terrestres son conocidas como **embriofitas**.

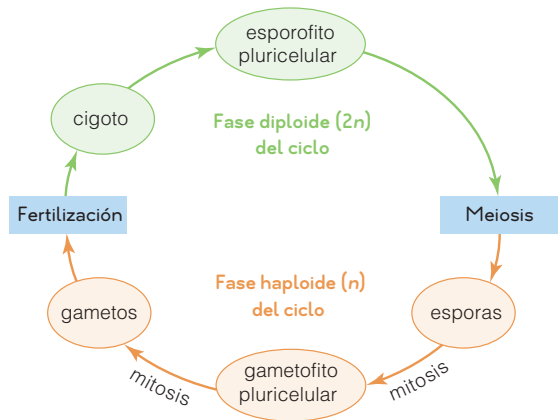
### Adaptaciones estructurales a la vida terrestre

Las plantas poseen características únicas que les permiten adaptarse a los ambientes terrestres. Un alga verde pluricelular absorbe el agua que necesita a través de la superficie de su cuerpo. Además, el agua mantiene flotando las partes del alga, proporcionándole soporte. En contraste, las plantas terrestres deben sostenerse a sí mismas y corren el riesgo de secarse.

El linaje más antiguo de plantas es el de las briofitas. Los musgos son un ejemplo de ellas. Algunas briofitas, al igual que otras plantas terrestres, tienen **cutícula**, una cubierta impermeable secretada que reduce la pérdida de agua por evaporación. Unos pequeños poros, llamados **estomas**, se extienden a lo largo y ancho de la cutícula y la superficie externa de las hojas. Los estomas se abren y cierran para establecer un equilibrio entre la demanda de conservación del agua y el intercambio de gases con el exterior.



**Figura 21.2** Diagrama de una hoja perteneciente a una planta vascular, mostrando algunas de las características que contribuyen con el éxito de este grupo. La micrografía del lado derecho corresponde a un estoma, un poro en la superficie de una hoja machacada. Las células fotosintéticas a cada lado del estoma controlan la apertura y cierre del poro, regulando la pérdida de agua y el intercambio de gases.



**Figura 21.3** Ciclo de vida de una planta.

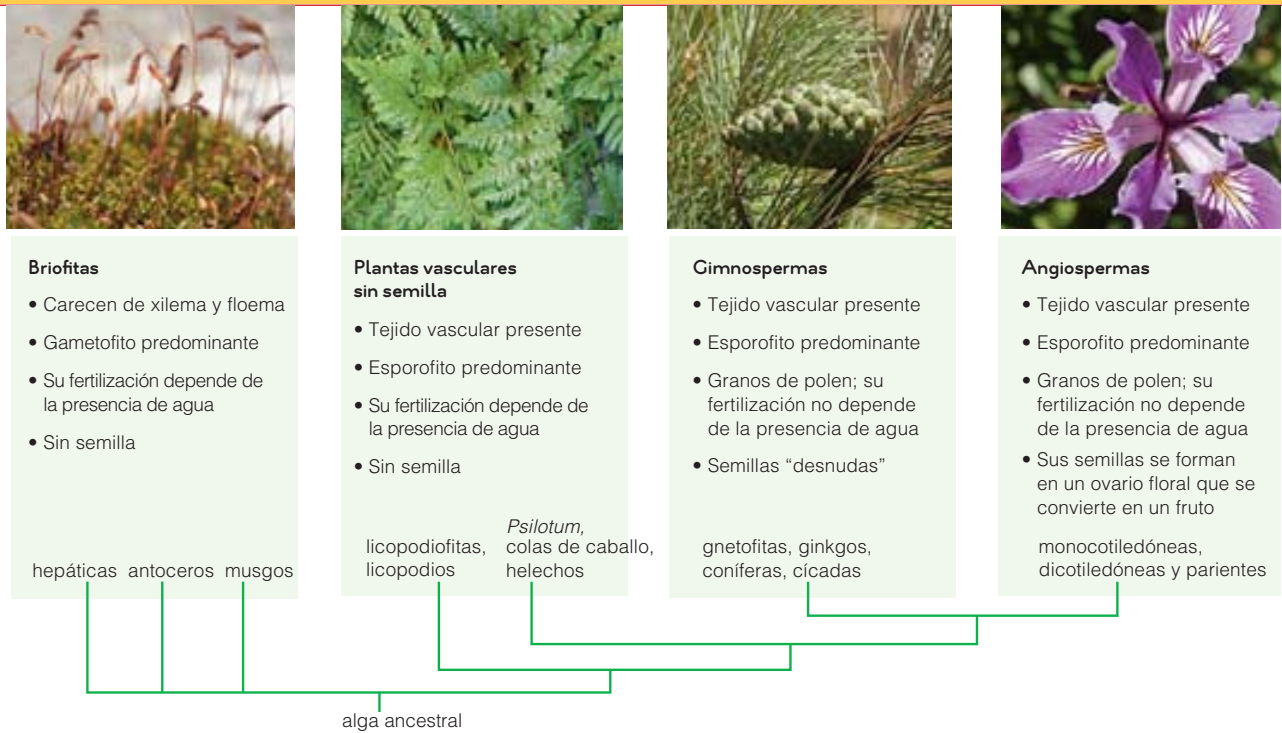
Las briofitas tienen estructuras que las anclan en su sitio, pero no son propiamente raíces; éstas evolucionaron en linajes más recientes. Las raíces verdaderas anclan las plantas y contienen **tejido vascular**: conductos internos que transportan agua y nutrientes a través del individuo. El **xilema** es el tejido vascular que distribuye iones minerales y agua. El **floema** es el tejido vascular que distribuye azúcares producidos por las células fotosintéticas. Alrededor de 90 por ciento de un total aproximado de 295 000 especies de plantas actuales, tienen xilema y floema. Estas plantas se conocen como **plantas vasculares**.

Varias adaptaciones han contribuido con el éxito de las plantas vasculares. Por ejemplo, sus tejidos vasculares son reforzados por **lignina**, un compuesto orgánico que da rigidez a la pared celular. Los tejidos vasculares que contienen lignina no sólo distribuyen nutrientes sino que proporcionan el sostén necesario para el crecimiento vertical y el desarrollo de ramificaciones. El tejido vascular se extiende a través de tallos, raíces y hojas. La evolución de las hojas aumentó la superficie disponible para captura de luz solar y el intercambio de gases. La **figura 21.2** muestra un corte transversal de una hoja de planta vascular.

### Ciclo de vida de las plantas

Otra adaptación importante para el desarrollo óptimo de las plantas en hábitats terrestres fueron los cambios en su ciclo de vida. Al igual que algunas algas, todas las plantas terrestres presentan alternancia de generaciones (**figura 21.3**). Un individuo diploide, el esporofito, produce esporas, las cuales son células haploides con pared celular. Al germinar, la espora se divide por mitosis y se desarrolla en un individuo haploide denominado gametofito. Un gametofito produce gametos femeninos y masculinos (óvulos y anterozoides, respectivamente). Cuando los gametos se fusionan durante la fertilización, forman un cigoto que se desarrolla en un nuevo esporofito.

Dentro del ciclo de vida de las briofitas, el gametofito es la fase más longeva y en la cual los individuos alcanzan un mayor tamaño. En cambio, el esporofito predomina en el ciclo de vida de las plantas vasculares. Las condiciones de sequía favorecen la producción de esporas, puesto que las esporas pueden contener mejor que los gametos ante condiciones adversas.



**Figura 21.4** Características de los cuatro grupos principales de plantas y sus relaciones evolutivas. Observa que las briofitas son una colección de linajes, mas no un clado.

## Polen y semillas

La evolución de nuevos caracteres reproductivos representó una ventaja competitiva en diversos hábitats para las plantas vasculares conocidas como plantas con semilla. Las plantas con semilla no liberan esporas. Sus esporas, en cambio, dan lugar a gametofitos que se desarrollan en el interior de estructuras especializadas en el cuerpo del esporofito.

El gametofito masculino de las plantas con semilla es el **grano de polen**, el cual está protegido por una pared. El polen es liberado al ambiente, en donde puede ser transportado hacia otra planta por el viento o por animales, aun en época de sequía. En contraste, las plantas que no producen polen (briofitas y plantas vasculares sin semilla) sólo se pueden reproducir cuando una película de agua permite que las anterozoides naden para alcanzar los gametofitos femeninos.

La fertilización de una planta con semilla también se realiza en estructuras del esporofito. El resultado es el desarrollo de una **semilla**: un esporofito embrión complementado por un tejido que suministra nutrientes, ambos alojados en el interior de una cubierta impermeable. Las nuevas generaciones de plantas con semilla se dispersan liberando sus semillas al ambiente.

Existen dos linajes de plantas con semilla, las gimnospermas y las angiospermas. Las primeras son las más antiguas. El ejemplo más común de una gimnosperma es un pino. Las angiospermas, plantas con flor, se ramificaron a partir del linaje de las gimnospermas y se convirtieron en el grupo de plantas con mayor diversidad y distribución. Los integrantes de este grupo producen flores y liberan sus semillas dentro de un fruto. La **figura 21.4** sintetiza las relaciones evolutivas entre los grupos más importantes, así como las características principales de cada grupo.

**cutícula** Cubierta impermeable secretada que recubre una superficie.

**embriofita** Integrante de un clado de plantas terrestres.

**estoma** Abertura localizada en la cutícula y en la epidermis de plantas; se abre para intercambiar gases y se cierra para prevenir la pérdida de agua.

**floema** Tejido de plantas vasculares; distribuye azúcares.

**grano de polen** Gameto masculino de una planta con semilla.

**lignina** Material que hace rígidas las paredes celulares de plantas vasculares.

**planta vascular** Planta con xilema y floema.

**semilla** Esporofito embrión y tejido nutritivo de plantas con semilla que se encuentran dentro de una cubierta impermeable; un óvulo maduro.

**tejido vascular** Sistema de conductos o vasos internos, floema y xilema, en el cuerpo de una planta vascular.

**xilema** Tejido de una planta vascular que distribuye iones minerales disueltos y agua.

## Para repasar en casa ¿Qué tendencias adaptativas han dado forma a las plantas modernas?

- ▶ Los linajes tempranos de plantas (briofitas) tienen un ciclo de vida dominado por un gametofito haploide. En la mayoría de las briofitas, la pérdida de agua se minimiza por la presencia de una cutícula cerosa y estomas.
- ▶ Un esporofito con tejido vascular predomina en el ciclo de vida de la mayoría de las plantas. Al igual que las briofitas, las plantas vasculares antiguas tienen espermatozoides flagelados y se dispersan mediante la liberación de esporas.
- ▶ Las plantas con semilla son el linaje de plantas más reciente. La producción de polen les permite reproducirse incluso en condiciones de sequía. Estas plantas se dispersan mediante la liberación de semillas en lugar de liberar esporas.



## 21.3 Briofitas

- › Las briofitas son plantas de bajo crecimiento que requieren de la presencia de agua para reproducirse sexualmente.
- › En el ciclo de vida de las briofitas domina un gametofito haploide.

### Características de las briofitas

El grupo de las **briofitas** incluye tres linajes independientes: musgos, antoceros y hepáticas. Algunos musgos transportan agua y nutrientes mediante un sistema de vasos simple; sin embargo, ninguno de ellos posee lignina. Por lo tanto, sus tallos son flexibles y se clasifican como plantas no vasculares. Como consecuencia, muy pocas briofitas superan los 20 centímetros de altura.

El gametofito haploide es el individuo de mayor tamaño y más conspicuo en el ciclo de vida de una briofita. Los gametos se forman en una cámara llamada gametangio, la cual se desarrolla dentro o sobre la superficie del gametofito. Algunas especies son hermafroditas, es decir, el mismo individuo produce gametos femeninos (óvulos) y masculinos (anterozoides) en gametangios separados. Otras especies, llamadas dioicas, producen los gametos de cada sexo en individuos independientes. Los anterozoides tienen flagelos que les permiten nadar para alcanzar a los óvulos, aunque algunos insectos pueden facilitar su trayecto.

El esporofito diploide no tiene ramificaciones y permanece unido al gametofito aun después de haber madurado. Produce esporas por meiosis dentro de una cámara llamada esporangio. El viento es el agente que dispersa las esporas.



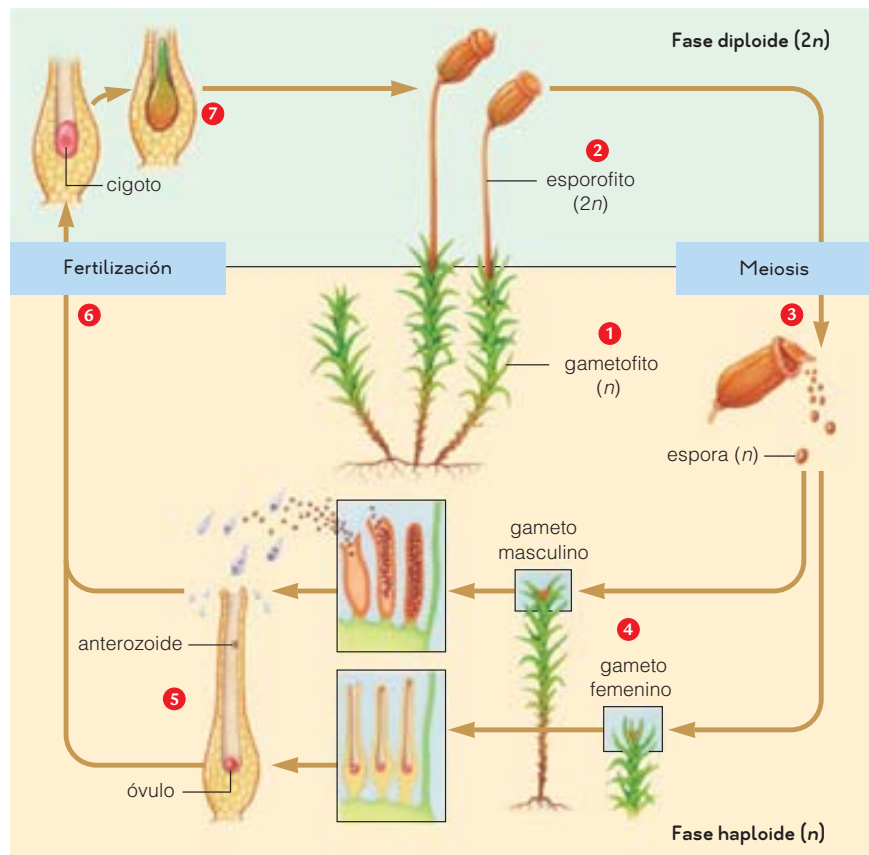
**Figura 21.6** Personas removiendo bloques de turba que se utilizan como combustible en Irlanda. La turba se forma a partir de los restos compactos de musgos ricos en carbono.

La mayoría de las 24 000 o más especies de briofitas habita en ambientes húmedos. Otras pueden tolerar periodos largos de sequía. Cuando el agua escasea, entran en una



**Figura 21.5 Animada** Ciclo de vida de un musgo típico (*Polytrichum*).

- 1 La porción que contiene las hojas verdes es el gametofito.
- 2 El gametofito sostiene el esporofito (tallo y cápsula).
- 3 Las esporas se producen en la cápsula como resultado de la meiosis; después son liberadas y dispersadas por la acción del viento.
- 4 Las esporas se desarrollan en gametofitos que producen óvulos o anterozoides en los gametangios localizados en la punta de la planta.
- 5 Los anterozoides, liberados desde el gametofito masculino o anteridio, nadan en el agua hasta alcanzar los óvulos producidos en el gametofito femenino llamado arqueogonio.
- 6 La fertilización da lugar a un cigoto.
- 7 El cigoto se desarrolla en un esporofito mientras permanece unido al progenitor que lo alimenta.



fase de latencia, la cual abandonan cuando regresan las lluvias. La tolerancia a la sequía y la dispersión por viento convierte las briofitas en especies pioneras en ambientes rocosos. Su descomposición permite formar y mejorar el suelo para que puedan desarrollarse las raíces de otras plantas.

La reproducción asexual de la mayoría de las briofitas ocurre vía reproducción vegetativa. Este mecanismo consiste en la separación de una porción de la planta, la cual mantiene la capacidad de desarrollarse en un nuevo individuo. A diferencia de la reproducción sexual, la vegetativa se realiza también en periodos de sequía.

## Musgos

Los **musgos** son las briofitas más conocidas. La **figura 21.5** muestra el ciclo de vida de uno de los grupos más comunes (*Polytrichum*). El gametofito tiene partes verdes en forma de hoja llamadas filidios, que crecen a partir del tallo o caudicio **1**. Unas estructuras filamentosas, llamadas **rizoides**, sostienen el gametofito en su sitio. A diferencia de las raíces de plantas vasculares, los rizoides no distribuyen agua ni nutrientes. Estos recursos deben ser absorbidos a través de la superficie foliar del gametofito.

El esporofito del musgo pasa la mayor parte del tiempo unido al gametofito, el cual depende de él para obtener nutrientes. El esporofito está formado por un tallo y una cápsula (esporangio) **2**. La meiosis de las células que se localizan en el interior del esporangio da origen a esporas **3**. Tras ser dispersadas por la acción del viento, las esporas germinan y se desarrollan en gametofitos. Los individuos del musgo ejemplificado son unisexuales, es decir, cada gametofito produce óvulos o anterozoides **4**. Otros musgos son hermafroditas. En cualquiera de los dos casos, la lluvia desencadena la liberación de los anterozoides flagelados, que nadan a través de una película de agua hasta encontrar un óvulo **5**. La fertilización se realiza en la cámara en la cual se forman los óvulos, dando lugar a un cigoto **6** que después se desarrolla en un nuevo esporofito **7**.

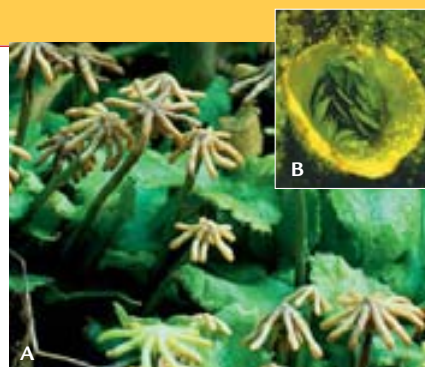
Los musgos incluyen cerca de 15 000 especies. De ellas, las más relevantes en términos económicos son las 350 del género *Sphagnum*, conocidos como musgos de turbera. Estos musgos son las plantas predominantes en los pantanos que abarcan cientos de millones de hectáreas de las regiones de altas latitudes en Europa, Asia y Norteamérica. Varias de estas regiones han existido durante miles de años, por lo cual las capas sobre las que crecen las plantas se han ido compactado en un material rico en carbono llamado **turba**. Los bloques de turba son extraídos para secarlos y utilizarlos como combustible, sobre todo en Irlanda (**figura 21.6**). Los musgos de turbera frescos también son un producto comercializable. El musgo es deshidratado y agregado al suelo de plantaciones para

**briofita** Integrante de un linaje temprano de plantas, caracterizado por la predominancia de un gametofito en su ciclo de vida; por ejemplo, un musgo.

**musgo** Planta no vascular con un gametofito de hojas verdes, al cual se encuentra unido un esporofito formado por un tallo y una cápsula. El esporofito depende del gametofito para obtener nutrientes.

**rizoide** Estructura filamentosas que ancla las briofitas al suelo.

**turba** Restos de musgos ricos en carbono; pueden secarse para ser utilizados como combustible.



**Figura 21.7** Ejemplo de una hepática (*Marchantia*).

**A** Gametofito en forma de listón sobre estructuras de tallos que producen óvulos para la reproducción sexual.

**B** Reproducción asexual. Un conjunto de células se desarrolla por mitosis en estructuras con forma de copa localizadas sobre la superficie del gametofito. Las gotas de lluvia expulsan de la copa los grupos de células, las cuales pueden desarrollarse en nuevas plantas.



**Figura 21.8** Un antoceros compuesto por un esporofito fotosintético que puede sobrevivir tras la muerte del gametofito.

mantener la humedad. Los filamentos deshidratados absorben el agua y la liberan de forma gradual, manteniendo húmedas las raíces de las plantas.

## Hepáticas y antoceros

Las hepáticas crecen en lugares húmedos, generalmente al lado de musgos. En la mayoría de las 6 000 especies, los gametofitos son planos y se anclan a la superficie por medio de rizoides. El extenso género de las *Marchantia* produce óvulos y anterozoides en plantas separadas, ya que son dioicos, en gametangios que se elevan sobre tallos por encima del cuerpo (**figura 21.7A**). Los integrantes de este género también pueden reproducirse asexualmente al formar pequeños grupos de células en copas localizadas sobre la superficie del gametofito (**figura 21.7B**). Algunas especies de *Marchantia* son plagas en invernaderos comerciales. Las plagas de hepáticas son difíciles de erradicar porque las pequeñas esporas que producen en cápsulas ubicadas sobre la punta de la planta pueden sobrevivir aunque se hayan eliminado todas las plantas.

Las 150 especies de antoceros son nombradas así por la forma puntiaguda de su esporofito, la cual es similar a un cuerno (del griego *ceros*, cuerno) y puede llegar a medir varios centímetros de altura (**figura 21.8**). La base del esporofito está incrustada en los tejidos del gametofito, mientras que las esporas se forman en una cápsula localizada en un extremo. A diferencia de los esporofitos de musgos y hepáticas, los de los antoceros crecen continuamente desde su base y pueden sobrevivir tras la muerte del gametofito.

### Para repasar en casa ¿Qué son las briofitas?

- Las briofitas incluyen tres linajes de plantas: musgos, hepáticas y antoceros. Todas ellas son plantas de bajo crecimiento que carecen de tejido vascular reforzado con lignina. Todas producen anterozoides flagelados que requieren una película de agua para nadar y alcanzar los óvulos. Se dispersan mediante la liberación de esporas.
- Entre las plantas terrestres, sólo las briofitas tienen un ciclo de vida en el que predomina el gametofito. El esporofito permanece unido al gametofito aun tras su maduración.

- › El tejido vascular lignificado permite el desarrollo de esporofitos de mayor tamaño en los helechos y sus parientes cercanos.
- ◀ Vínculo a Paredes celulares de plantas 4.11

Algunos musgos tienen vasos internos que transportan fluidos dentro de su cuerpo. Sin embargo, sólo las plantas vasculares tienen tejidos vasculares fortificados por lignina con xilema y floema. Esta innovación evolutiva tanto en soporte como en sistema de transporte hizo posible el desarrollo de esporofitos de mayor tamaño y complejidad, los cuales dominan el ciclo de vida de todas las plantas vasculares.

Las plantas vasculares evolucionaron a partir de las briofitas. Por eso, las **plantas vasculares sin semilla** comparten algunas características con el grupo de las briofitas. Entre los caracteres compartidos se encuentran la producción de anterozooides flagelados, que deben nadar para encontrar y fecundar el óvulo, así como la dispersión mediante la liberación de esporas en lugar de semillas. Las licopodiofitas, las colas de caballo y los helechos son ejemplos de plantas vasculares sin semilla.

### Licopodiofitas

De las 400 especies o más que integran el grupo de las licopodiofitas están distribuidas alrededor de todo el mundo. Los miembros del género *Lycopodium* suelen crecer en los suelos de bosques templados. Los esporofitos son similares a pinos miniatura y son conocidos como pinos de suelo (figura 21.9A). La planta tiene un tallo horizontal, o **rizoma**, que se extiende de forma paralela al suelo. Raíces y tallos verticales con hojas pequeñas crecen a partir del rizoma. Hasta el momento en que un *Lycopodium* alcanza varios años de edad, la planta comienza a producir esporas de forma estacional. Las esporas se producen en el estróbilo, una estructura blanda y cónica compuesta por hojas modificadas.

Los *Lycopodium* tienen varias aplicaciones. Sus tallos se utilizan para adornar guirnaldas y ramos. Sus esporas tienen una cubierta cerosa que se vende para fabricar fuegos artificiales o crear efectos



**Figura 21.9** Licopodiofitas. **A** Un esporofito de *Lycopodium*. Esporas cerosas de color amarillo son producidas en la superficie del estróbilo, una estructura en forma de cono compuesta por hojas modificadas. **B** Las esporas de *Lycopodium* son utilizadas para crear efectos especiales durante un concierto. Las columnas de fuego son creadas por un dispositivo que expulsa polvo de esporas y las enciende.



**Figura 21.10** Cola de caballo (*Equisetum*). **A** Tallos fotosintéticos con ramificaciones en forma de hojas. **B** Estróbilos portadores de esporas.

especiales. Cuando las esporas son rociadas como un polvo fino y encendidas con fuego, se produce una llama brillante (figura 21.9B). Los *Lycopodium* tienen también algunas propiedades medicinales. Son utilizados como hierbas medicinales y algunos compuestos producidos por la planta pueden ayudar a combatir el cáncer y la pérdida de memoria.

### Colas de caballo y juncos

Las 25 especies o más del género *Equisetum* son conocidas como colas de caballo o juncos. Los esporofitos de estas plantas tienen un rizoma que genera raíces subterráneas y tallos verticales huecos, con pequeñas hojas no fotosintéticas. En algunas especies los tallos carecen de ramificaciones, mientras que en otras las ramificaciones son muy delgadas y se extienden en espiral alrededor del tallo (figura 21.10A). Dependiendo de la especie, los estróbilos se forman en la punta de tallos fotosintéticos o en tallos especiales sin clorofila (figura 21.10B).

Los depósitos de sílice en el interior de las paredes celulares proporcionan soporte a la planta y les confieren una textura similar a una lija, la cual ayuda a mantener alejados a sus depredadores. Antes de que los polvos de limpieza y las fibras sintéticas fueran comercializados, las personas utilizaban algunos tallos de *Equisetum* como estropajos para limpiar ollas.

### Helechos: las plantas sin semilla más diversas

Con más de 12000 especies, los helechos son el grupo más diverso de plantas vasculares sin semilla. Excepto por unas 380 especies, todas habitan en ambientes tropicales. Un esporofito típico de helecho se caracteriza por sus hojas planas, llamadas frondas o megáfilas, y por raíces que crecen a partir del rizoma (figura 21.11 1). Los helechos no poseen estróbilos. En cambio, forman racimos de cápsulas productoras de esporas, llamadas **soros**, las cuales se desarrollan en la parte inferior de las frondas 2. Cuando los soros se abren, las esporas son dispersadas

**epífita** Planta que crece sobre otra planta pero no le causa ningún tipo de daño.

**planta vascular sin semilla** Planta tipo helecho o cola de caballo, que tiene tejido vascular y se dispersa por medio de esporas.

**rizoma** Tallo que crece de manera horizontal sobre o debajo del suelo.

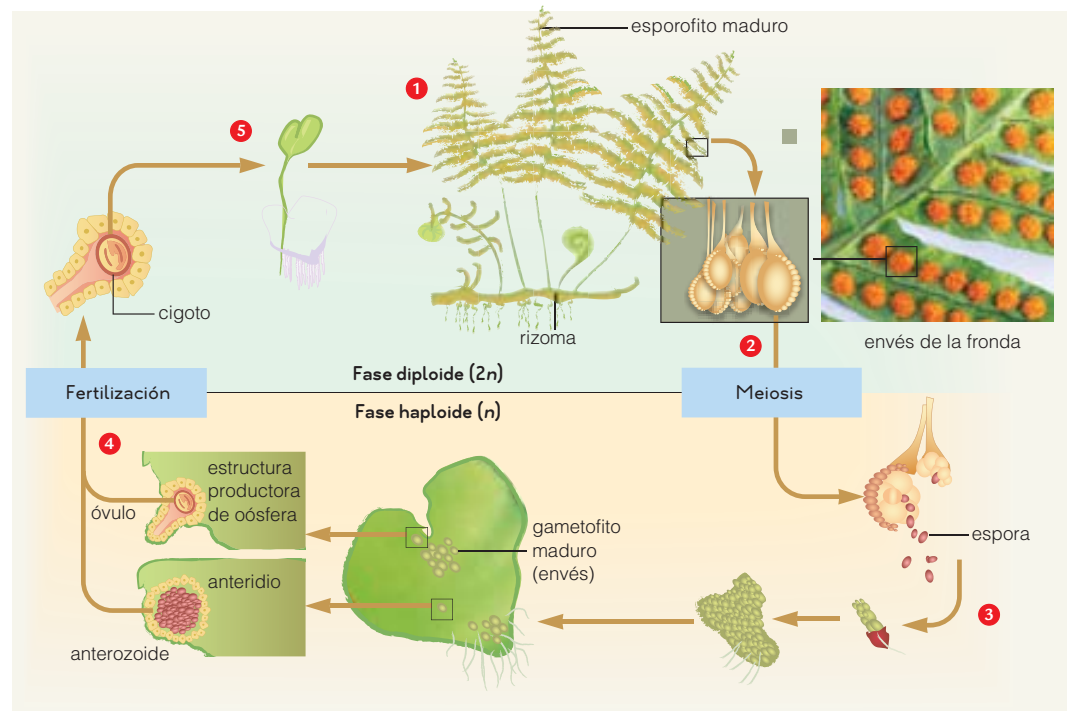
**soro** Agrupación de cápsulas productoras de esporas en la hoja de un helecho.



### Figura 21.11 Animada

Ciclo de vida de un helecho.

- 1 La forma frondosa y más familiar de los helechos es el esporofito diploide.
- 2 Las meiosis que experimentan algunas células del envés de las frondas dan lugar a esporas haploides.
- 3 Después de ser liberadas, las esporas germinan y se desarrollan en gametofitos diminutos que producen óvulos y anterozoides.
- 4 Los anterozoides nadan para alcanzar y fecundar un óvulo. La fecundación produce un cigoto.
- 5 El esporofito comienza su desarrollo unido al gametofito, pero continúa creciendo y se independiza tras la muerte del gametofito.



por el viento. Cada espora se desarrolla en un gametofito de apenas unos centímetros de ancho **3**. Los óvulos y los anterozoides se producen en compartimentos localizados en el envés del gametofito. Cuando llueve, los anterozoides alcanzan y fertilizan un óvulo **4**. El cigoto resultante se desarrolla en un nuevo esporofito y su gametofito parental muere **5**.

La fase de esporofito de un helecho es muy variable en tamaño (figura 21.12). Algunos helechos flotantes tienen frondas de 1 milímetro de longitud. En contraste, los helechos arborescentes pueden alcanzar hasta 25 metros de altura. Varios helechos tropicales son plantas **epífitas**, es decir, plantas que se desarrollan en un tronco o rama de otra planta, de la cual no obtienen ningún nutriente.

Los helechos son comercializados como plantas de ornato y los troncos de algunas especies son cortados en pequeños pedazos y utilizados como sustrato para el cultivo de orquídeas. Las hojas jóvenes de los helechos, conocidas como volutas de violín, se consumen como alimento.



**Figura 21.12** Ejemplos de la diversidad de los helechos. **A** El helecho flotante *Azolla pinnata*. La planta es más pequeña que un dedo. Las hojas poseen unos compartimentos en donde se alojan cianobacterias fijadoras de nitrógeno. Los campesinos del sudeste asiático cultivan esta especie en los arrozales como una alternativa natural a los fertilizantes. **B** El helecho nido de ave (*Asplenium nidus*), ejemplo de planta epífita. **C** Bosque exuberante de helechos arborescentes (*Cyathea*) en el Parque Nacional Tarra-Bulga en Australia. El “tronco” de un helecho arborescente es un rizoma alargado y ancho.

### Para repasar en casa ¿Qué son las plantas vasculares sin semilla?

- Los esporofitos con tejido vascular en raíces, tallo y hojas, dominan el ciclo de vida de plantas vasculares sin semilla.
- Gametofitos diminutos producen espermatozoides que nadan hacia las ovocélulas a través de una película o gotas de agua.
- Los helechos son las plantas vasculares sin semilla con mayor diversidad.



## 21.5 Historia de las plantas vasculares

- › Los árboles portadores de semillas dominan los bosques actuales, pero antes de ellos predominaban los bosques de plantas vasculares sin semilla.
- › La evolución de las plantas con semilla marcó el inicio de una gran radiación adaptativa.
- ◀ Vínculo a Escala geológica del tiempo 16.6



Cooksonia fósil

### De plantas diminutas a bosques de carbón

Los fósiles más antiguos de las plantas vasculares corresponden a esporas que datan de hace más de 450 millones de años, durante el periodo Ordovícico tardío (figura 21.13). Las primeras plantas vasculares, tales como *Cooksonia* (izquierda), medían apenas unos centímetros de altura y presentaban un patrón de ramificación simple, sin hojas ni raíces. Sus esporas se formaban en los extremos de las ramas. Para el Devónico tardío, se hicieron más comunes en todo el mundo especies más altas y con patrones de ramificación más complejos (figura 21.14).

Conforme progresaba el Devónico, algunas plantas vasculares sin semilla desarrollaron mayor altura. Los bosques más antiguos de los que tenemos conocimiento existieron hace 385 millones de años en lo que actualmente es el estado de Nueva York, Estados Unidos. Fósiles de troncos y frondas encontrados en este sitio indican que las plantas predominantes del bosque medían alrededor de 8 metros de altura y se asemejaban en su estructura a los helechos arborescentes.

Más tarde, durante el periodo Carbonífero (350–299 millones de años atrás), los ancestros de *Lycopodium* y de colas de caballo desarrollaron grandes tallos (figura 21.15). Algunos de ellos alcanzaban 40 metros de altura. Después que se formaron estos primeros bosques, el clima cambió y el nivel del mar se elevó y bajó varias veces. Cuando el agua retrocedió, los bosques florecieron. Las fluctuaciones del nivel del mar ocasionaron que los árboles sumergidos quedaran enterrados en sedimentos, protegidos de organismos descomponedores. Las capas de sedimentos se acumularon una sobre otra, su peso desplazó el agua de los restos intactos y su compactación generó calor. Con el transcurso del tiempo, la presión y el calor transformaron estos restos orgánicos compactos en carbón.

El carbón es uno de los combustibles más utilizados en la actualidad. La formación de cada depósito de carbón necesitó de miles de millones de años de fotosíntesis, entierro y compactación. Tal vez hayas oído hablar de la tasa anual de producción de carbón o de otros combustibles fósiles. De hecho, nosotros no “produci-



Figura 21.14 Pintura de un pantano del Devónico, en la cual sobresale la presencia de plantas vasculares sin semilla ramificadas.

mos” estos materiales. No se fabrican. El carbón es una fuente de energía no renovable y estamos en vías de agotarla.

### Surgimiento de las plantas con semilla

Las primeras gimnospermas evolucionaron durante el periodo Devónico tardío a partir de ancestros sin semillas. Las cícadas y los ginkgos fueron de los primeros linajes de gimnospermas. Las coníferas, como los pinos, aparecieron más tarde. Las angiospermas, o plantas con flor, descienden de gimnospermas ancestrales y datan de hace unos 120 millones de años, periodo en que reinaron los dinosaurios (figura 21.16).

Los caracteres reproductivos de las plantas con semilla les confieren ventajas en ambientes secos. Los gametofitos de las plantas sin semillas se desarrollan a partir de las esporas liberadas en el ambiente. En cambio, los gametofitos de las plantas con semilla se desarrollan en el interior de las partes reproductivas del esporofito (figura 21.17). Los gametofitos masculinos (granos de polen), productores de anterozoides, se desarrollan a partir de esporas en el interior de los **sacos polínicos**. Estas esporas reciben el nombre de **microsporas**. Los gametofitos femeninos, productores de óvulos, se desarrollan a partir de **megasporas** formadas en el interior de un compartimento protector u **ovario**.

Los granos de polen son liberados del esporofito, pero los óvulos permanecen unidos. La **polinización** es el proceso mediante el cual el viento o algunos animales entregan los granos de polen de una planta al óvulo de otra. Debido a que

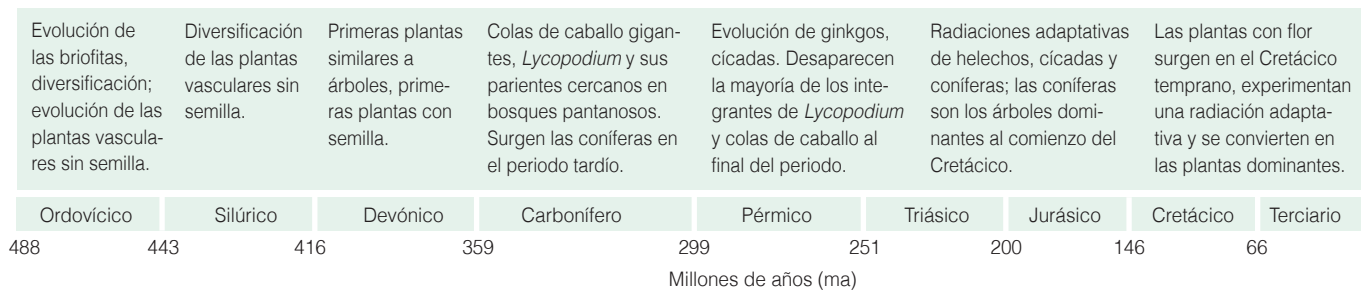
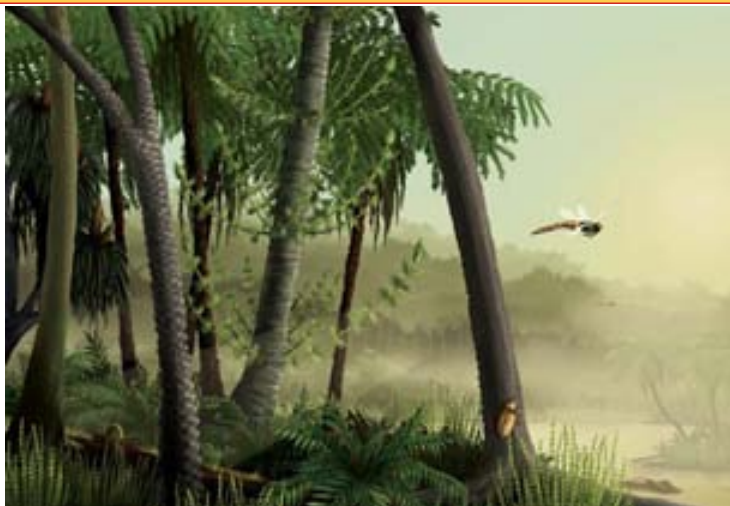
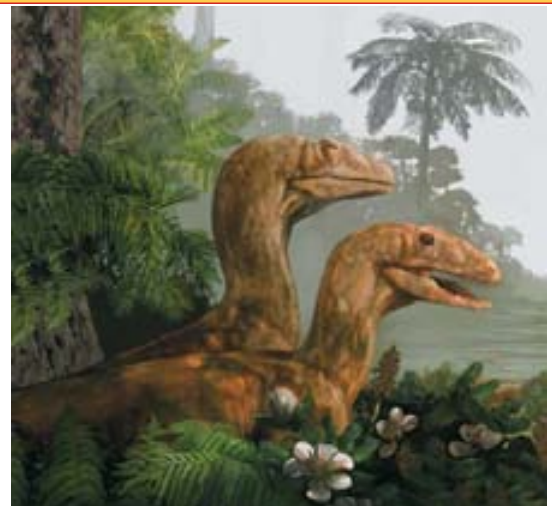


Figura 21.13 Línea del tiempo de los eventos más importantes en la evolución de las plantas.



**Figura 21.15** Representación de un "bosque de carbón" del periodo Carbonífero. Un sotobosque de helechos cubierto por la sombra de especies de árboles parientes de las colas de caballo y los *Lycopodium* modernos.

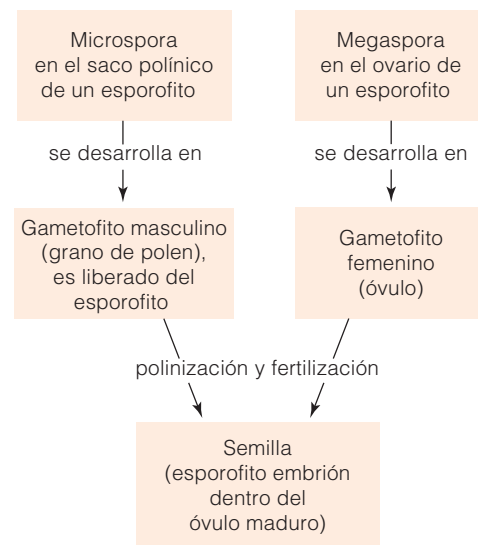


**Figura 21.16** Las primeras angiospermas, como las magnolias (en primer plano), evolucionaron en el periodo en que los dinosaurios dominaban la Tierra.

los gametos masculinos no necesitan nadar para fecundar el óvulo, estas plantas pueden reproducirse incluso en época de sequía.

Al concluir la polinización y la fertilización, el óvulo forma una semilla. La dispersión de semillas representa una ventaja para las plantas con semilla sobre las plantas productoras de esporas. La semilla no sólo contiene un esporofito embrión, también contiene nutrientes suficientes para alimentarse hasta que encuentre las condiciones favorables para su crecimiento. En contraste, las plantas sin semilla liberan esporas unicelulares que carecen de nutrientes almacenados. Las esporas no pueden sobrevivir a largos periodos de sequía.

La evolución de caracteres estructurales también representó una ventaja sobre los linajes de plantas sin semilla. Muchas plantas con semilla presentan crecimiento secundario (crecimiento del diámetro de tronco y ramas) y producen madera. La madera es un tejido que se forma al agregar nuevas capas de lignina al xilema. Las plantas gigantes no vasculares, del periodo Carbonífero, ya presentaban crecimiento secundario; sin embargo, sus troncos eran más suaves y flexibles que los de las plantas con semilla. Sólo las plantas productoras de semillas producen madera verdadera.



**Figura 21.17** Cómo se forma una semilla.

**carbón** Combustible fósil formado durante millones de años por la compactación y el calor ejercidos sobre restos de plantas.

**megaspora** Espora haploide formada en el óvulo de plantas con semilla; se desarrolla en un gametofito femenino productor de óvulos.

**microspora** Espora haploide formada en los sacos polínicos de plantas con semilla; se desarrolla en un gametofito masculino productor de polen.

**ovario** Estructura reproductora de plantas con semilla en la cual se desarrolla el gametofito femenino; tras la fertilización, madura en una semilla.

**polinización** Transporte de un grano de polen a la estructura reproductiva femenina, ambas de plantas con semillas.

**saco polínico** Estructura reproductora masculina de plantas con semilla, en la cual se desarrollan los gametofitos masculinos (granos de polen).

### Para repasar en casa ¿Cuáles fueron los principales acontecimientos durante la evolución de plantas vasculares?

- Las plantas vasculares sin semilla, muy extendidas durante el Carbonífero, surgieron antes que los linajes de plantas portadoras de semillas.
- Las plantas con semilla producen granos de polen, gametofitos masculinos que son transportados al ovario por la acción del viento o por animales. Como resultado, las plantas con semilla pueden reproducirse incluso bajo condiciones más secas que las demás plantas.
- El gametofito femenino de las plantas con semilla se desarrolla en un óvulo que se convierte en semilla después de ser fertilizado. La dispersión de semillas, en contraste con la de esporas, aumenta el éxito reproductivo de las plantas con semilla en ambientes secos.

## 21.6 Gimnospermas: plantas con semillas desnudas

- › De los dos linajes actuales de plantas con semillas, las gimnospermas son el menos diverso.

Las **gimnospermas** son plantas vasculares con semillas, las cuales son producidas en la superficie de los óvulos. Debido a que no se encuentran dentro de un fruto, como las de angiospermas, se dice que son semillas “desnudas” (de griego *gimnos*, desnudo y *sperma*, semilla). Sin embargo, las semillas de las gimnospermas no están completamente desnudas, sino que las rodea una cubierta que puede ser carnosa o similar al papel.

### Coníferas

Las 600 especies o más de **coníferas** son árboles o arbustos que producen conos leñosos. Las hojas de las coníferas se caracterizan por su forma de agujas o escamas y están cubiertas por una cutícula gruesa. Estas características las hacen más resistentes al frío y a la sequía que las plantas con flor. Es por ello que las coníferas son las plantas dominantes en los bosques del hemisferio norte. Entre las coníferas están incluidos los árboles más altos (secuoyas), los más abundantes (pinos) y los más longevos (pino longevo) del hemisferio norte (figura 21.18A). Se calcula que la edad del pino longevo más antiguo es de 4600 años.

Utilizamos el serrín de la corteza de estos árboles para mantener la humedad de nuestros jardines, el aceite de cedro se emplea en productos de limpieza y nos comemos las semillas o nueces de algunos pinos. Los pinos también nos proporcionan madera para la construcción y la decoración. La resina viscosa de algunos pinos, que mantiene alejados los insectos, se utiliza para producir aguarrás, un solvente de pinturas.

### Gimnospermas menos ilustres

Las cícadas y los ginkgos fueron las plantas con mayor diversidad en la época de los dinosaurios. Son las únicas plantas con semillas actuales que producen gametos masculinos flagelados. El esperma emerge de los granos de polen, cuando nadan en un fluido producido por el ovario de la planta.

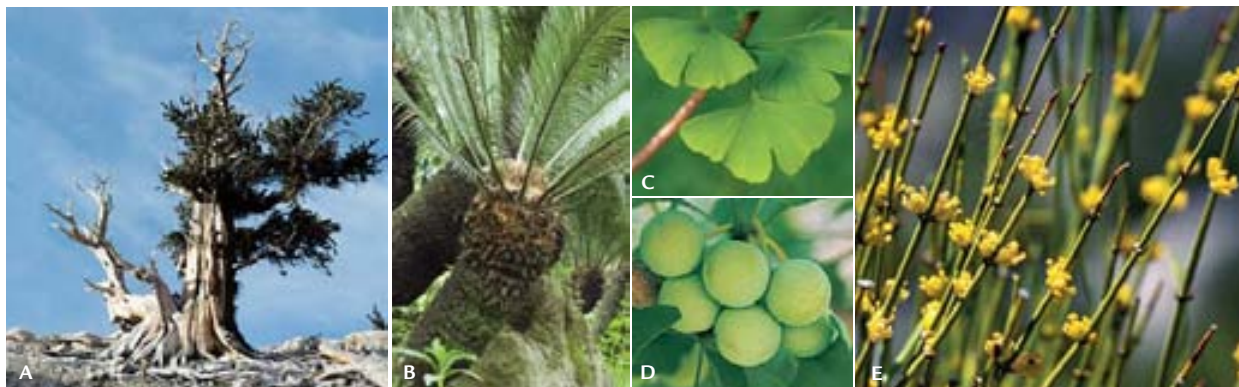
Las 130 especies de **cícadas** modernas habitan en los trópicos y subtropicales secos (figura 21.18B). Las cícadas suelen ser confundidas con palmeras pero no están emparentadas con ellas. Un ejemplo de cícada es la cica o palma de iglesia, utilizada comúnmente como planta de ornato.

La única especie de **ginkgo** que sobrevive es el *Ginkgo biloba* o árbol de los 40 escudos, una planta caducifolia nativa de China (figura 21.18C,D). Las plantas caducifolias pierden su follaje estacionalmente. Los ginkgos abundan en zonas urbanas por su resistencia a insectos depredadores, a enfermedades y a la contaminación, así como por sus atractivas hojas en forma de abanico. Algunos complementos alimenticios derivados del ginkgo pueden detener la pérdida de memoria en personas con Alzheimer.

Las **gnetofitas** comprenden árboles tropicales y plantas y arbustos desérticos. Los extractos de los tallos de *Ephedra* (figura 21.18E) se venden como estimulantes o como sustancias para adelgazar. Sin embargo, estos suplementos pueden ser peligrosos; algunas personas han muerto después de haberlos utilizado.

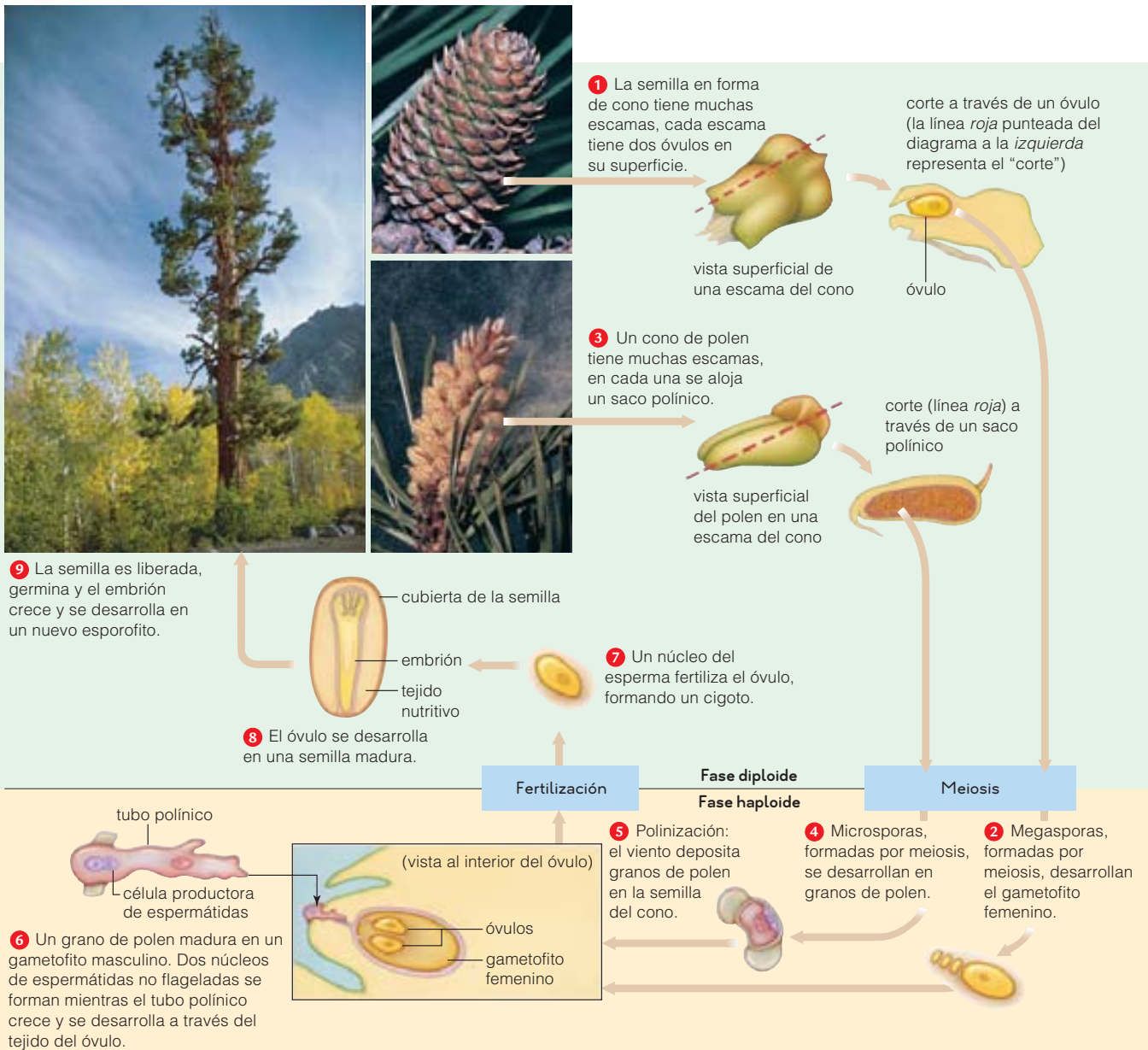
### Ciclo de vida representativo

El pino ponderosa es un esporofito cuyo ciclo de vida es representativo de las coníferas (figura 21.19). Conos portadores de polen y óvulos se desarrollan en el mismo árbol. Los óvulos se producen en las escamas de los conos 1. Dentro del óvulo, una megaspora se forma por meiosis y se desarrolla en el gametofito femenino 2. Los conos masculinos contienen sacos polínicos 3, en los cuales se forman las microsporas que se desarrollan en granos de polen 4. Los granos de polen son liberados y transportados por el viento. La polinización ocurre cuando un grano de polen aterriza en un óvulo 5. El grano de polen germina: algunas de sus células se desarrollan y dan lugar al tubo polínico, el cual crece a través del tejido del ovario y deja el anterozoide en el óvulo 6. El desarrollo del tubo polínico es un proceso asombrosamente lento. El crecimiento del tubo a través del óvulo y hasta que alcanza el óvulo suele tardar un año. Cuando la fertilización ocurre, se forma un cigoto 7. Después de cerca de seis meses, el cigoto se desarrolla en



**Figura 21.18** Diversidad de las gimnospermas. **A** Pino longevo en una montaña de Sierra Nevada, Estados Unidos. **B** Cícada australiana con semillas carnosas. **C** Hojas en forma de abanico de los ginkgos y **D** sus semillas carnosas. **E** Las estructuras de color amarillo de los tallos son conos portadores de polen en la gnetofita *Ephedra*.





un esporofito embrión que, junto con el tejido del ovario, se convierte en semilla **8**. La semilla es liberada para después germinar, crecer y desarrollarse en un nuevo esporofito **9**.

**Figura 21.19 Animada** Ciclo de vida del pino ponderosa, un ciclo representativo de las coníferas.

**>> Adivina:** ¿El tubo polínico crece a través de tejido del cono masculino o femenino?

Respuesta: Se desarrolla a partir de un grano de polen que se sitúa en el cono femenino, por lo tanto crece a través del tejido de un cono femenino.

**cícada** Gimnosperma tropical o subtropical con espermias flageladas, hojas tipo palma y semillas carnosas.

**conífera** Gimnosperma con espermias no móviles y conos leñosos, por ejemplo un pino.

**gimnosperma** Planta con semillas que no produce flores o frutos.

**ginkgo** Gimnosperma caducifolia con espermias flageladas, hojas en forma de abanico y semillas carnosas.

**gnetofita** Árboles, arbustos o enredaderas del grupo de las gimnospermas con espermatidas no móviles, por ejemplo *Ephedra*.

### Para repasar en casa ¿Qué son las gimnospermas?

- Las gimnospermas son plantas con semillas. Sus óvulos y semillas se producen desde la superficie de un óvulo y no dentro de un ovario, como ocurre en las angiospermas o plantas con flor.
- Todas las gimnospermas producen polen. En cícadas y ginkgos, los anterozoides surgen de los granos de polen y nadan a través del fluido secretado por el óvulo. En otros grupos de gimnospermas los anterozoides no son móviles.



- › Las angiospermas son plantas con semilla que producen flores. Sus semillas se forman en el interior de un ovario que madura y da lugar a un fruto.
- ◀ Vínculo a Coevolución 17.13

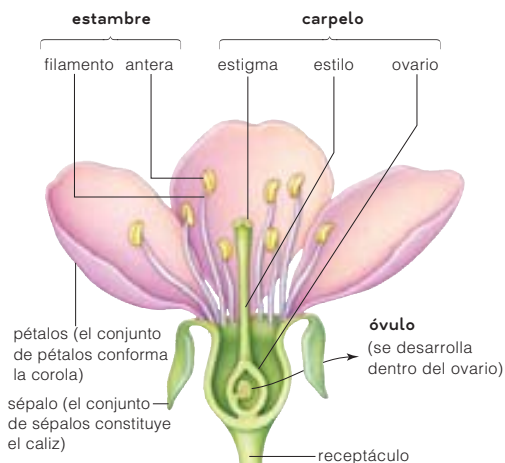
### Características y diversidad de las angiospermas

Las **angiospermas** son plantas vasculares con semilla que producen flores y frutos. Casi 90 por ciento de las especies de plantas modernas son angiospermas. ¿Por qué son un grupo tan diverso? La razón principal es que crecen a mayor velocidad que las gimnospermas. Piensa en una planta con flor, un diente de león o el césped, por ejemplo, y en cómo estas plantas son capaces de crecer a partir de una semilla y de producir sus propias semillas en pocas semanas. En cambio, la mayoría de las gimnospermas crecen durante años antes de ser capaces de producir sus primeras semillas.

Además, las flores proporcionan ventajas adaptativas adicionales. Una **flor** es una estructura reproductiva especializada, compuesta por hojas modificadas arregladas en verticilos compuestos (figura 21.20). El verticilo externo son los sépalos. Al interior de éstos se encuentran los pétalos, y más hacia el centro, los **estambres**, las estructuras portadoras del polen. La parte más interna de la flor es el **carpelo**, el sitio en el cual se producen los óvulos. El **ovario**, el compartimento que contiene uno o más óvulos, es la base del carpelo.



Después de la evolución de las plantas productoras de polen, algunos insectos empezaron a alimentarse de él. Durante ese proceso, comenzaron a desempeñar la función de **polinizadores**: animales que facilitan la fertilización al transportar polen desde las estructuras masculinas de la flor hacia las femeninas. La abeja de la fotografía del lado izquierdo extrae el polen y al mismo tiempo funciona como polinizador. Las plantas y sus polinizadores coevolucionan (sección 17.13). En muchas de las plantas con flor, características atractivas como los colores llamativos, las fragancias fuertes y la abundancia de néctar, han coevolucionado con sus polinizadores. En lugar de buscar su alimento de manera aleatoria, algunos insectos buscan flores específicas. La participación de los polinizadores hace que la entrega de polen sea más directa y eficiente. Por ello, no es casualidad que la gran radiación adaptativa de las plantas con flores



**Figura 21.20**  
**Animada**

Flor del cerezo, con estambres; estructuras portadoras del polen y carpelos; estructuras portadoras de óvulos. Las flores de algunas otras plantas tienen sólo una de las dos estructuras, carpelos o estambres.

haya coincidido con la radiación adaptativa de los insectos. A pesar de ello, algunas plantas, como los pastos, siguen dependiendo del viento para su polinización. Las flores de estas plantas son pequeñas, pálidas y no producen fragancias ni néctar.

Después de ocurrida la fertilización, un óvulo madura en una semilla, mientras que el ovario que lo rodea se convierte en el **fruto**. (Angiosperma proviene del griego *angio*, vaso o compartimento, y *sperma*, semilla). Aunque algunas semillas de gimnospermas tienen estructuras en forma de alas o una cubierta carnosa, los frutos tienen mayor variedad de formas. Muchos frutos son coloridos y tienen sabores dulces atractivos para los animales. Otros flotan en el agua, surcan los vientos o se adhieren al pelaje animal. Todos estos caracteres relacionados con la dispersión han permitido que las angiospermas colonicen nuevos hábitats donde pueden desarrollarse, aumentando su éxito reproductivo.

### Linajes más importantes

La gran mayoría de las plantas con flor se puede clasificar dentro de dos grupos. Cerca de 80 000 especies pertenecen a las **monocotiledóneas**, las cuales incluyen orquídeas, palmas, lirios y pastos. Alrededor de 170 000 especies son **eudicotiledóneas** o **dicotiledóneas**, dentro de las que se encuentra la mayoría de las plantas herbáceas (no leñosas) como tomate, rosas, repollo, así como arbustos, árboles con flores y cactus. Los nombres de monocotiledóneas y dicotiledóneas provienen del número de cotiledones u hojas de las semillas, presentes en el embrión. Como su nombre lo indica, las monocotiledóneas tienen un solo cotiledón, mientras que las dicotiledóneas tienen dos. Los dos grupos se distinguen por otras características estructurales como lo son el arreglo del tejido vascular y el número de pétalos de la flor. Además, algunas dicotiledóneas presentan crecimiento secundario, es decir, son leñosas. Ninguna monocotiledónea produce madera. En la sección 25.2 se discuten con mayor profundidad las características de monocotiledóneas y las dicotiledóneas.

### Ciclo de vida representativo

La figura 21.21 muestra el ciclo de vida de una azucena, una monocotiledónea representativa. La planta es el esporofito 1. El polen se produce en los estambres de la flor 2. Un filamento delgado sostiene en lo alto la parte superior del estambre llamada antera. La antera contiene sacos polínicos dentro de los cuales las microsporas se desarrollan en granos de polen. Los óvulos

**angiosperma** Grupo de plantas más extenso y el único que produce flores y frutos.

**carpelo** Estructura reproductiva femenina de una flor.

**endospermo** Tejido nutritivo triploide de una semilla angiosperma.

**estambre** Estructura reproductiva masculina de una flor.

**dicotiledónea** Linaje principal de las angiospermas, que incluye entre sus integrantes plantas herbáceas, árboles leñosos y cactus.

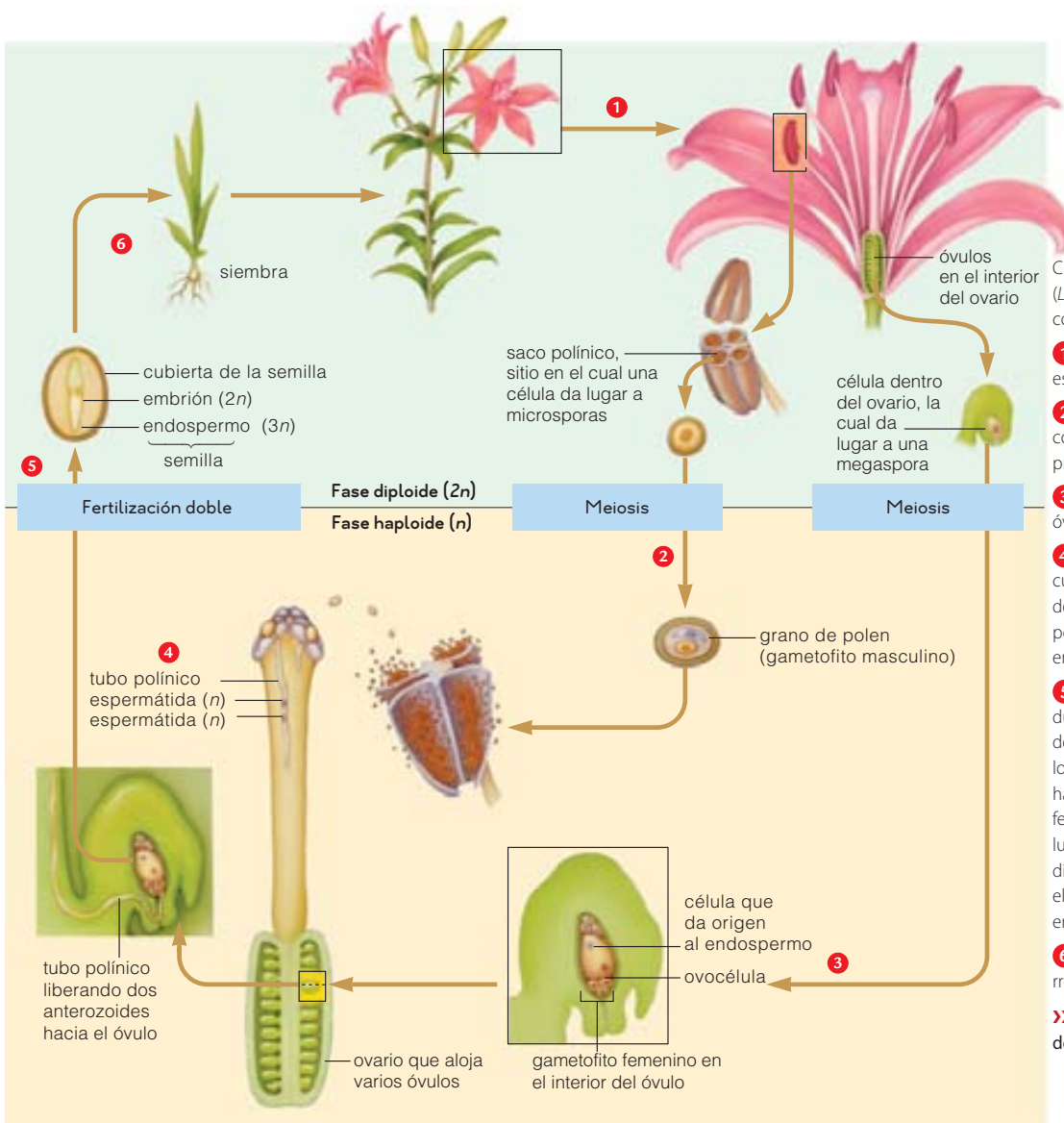
**flor** Estructura reproductiva especializada de una angiosperma.

**fruto** Ovario maduro de una planta con flor; contiene una o más semillas.

**monocotiledónea** Linaje de angiospermas, el cual incluye pastos, orquídeas y palmas.

**ovario** Compartimento de la flor que rodea el óvulo.

**polinizador** Animal que transporta polen y facilita la polinización.



>> Adivina: ¿El tejido de la pared del ovario es haploide o diploide?  
es diploide  
parte del esporofito y por lo tanto  
es: La pared del ovario es

se producen en el carpelo de la flor. El carpelo está conformado por el estigma (una extensión delgada en donde aterriza el polen) y el estilo (el sitio en donde se localiza el ovario). Dentro del ovario, las megasporas desarrollan los gametofitos femeninos **3**.

La polinización ocurre cuando un grano de polen alcanza el estigma. El tubo polínico se forma tras la polinización **4**. El tubo crece a lo largo del estilo y con dirección hacia el interior del ovario. Cuando alcanza el ovario, entrega dos espermátidas al óvulo, en donde se lleva a cabo una doble fertilización **5**. Una de las espermátidas fertiliza el óvulo, dando lugar a lo que será el embrión. La otra fertiliza una célula binucleada, dando lugar a una célula trinuclear. Esta célula trinuclear se dividirá para formar el **endospermo**, un tejido rico en nutrientes exclusivo de las angiospermas.

El tejido del ovario madura en un fruto con semillas, el cual, al crecer, constituye un nuevo esporofito **6**.

### Para repasar en casa ¿Qué son las angiospermas?

- > Las angiospermas son plantas con flores. Una flor es una estructura reproductiva especializada que produce polen en sus estambres y óvulos en su carpelo. En la base del carpelo se encuentra el ovario, un compartimento que rodea el óvulo. Tras la fertilización, el ovario se convierte en el fruto.
- > Las angiospermas son el grupo de plantas más diverso. Su éxito se debe a su corto ciclo de vida, la coevolución con sus polinizadores y sobre todo a su mecanismo de dispersión por medio de frutos.
- > Los dos linajes principales de angiospermas son las monocotiledóneas y las dicotiledóneas.

## 21.8 Importancia ecológica y económica de las angiospermas

- Las angiospermas alimentan y cobijan a los animales, ya que les proporcionan comida, aceites, medicinas, drogas y más.
- ◀ Vínculo a Plantas C3 y C4 6.8

Siendo las plantas más abundantes del planeta, las angiospermas proporcionan alimento y refugio a una gran variedad de animales. Los animales se alimentan de raíces, tallos y frutos de las angiospermas, así como del néctar que producen sus flores (figura 21.22).

Además, las angiospermas proporcionan de forma directa o indirecta casi todo el alimento que ingerimos los humanos. Los cultivos de cereales, todos ellos pastos, son los que abarcan mayor superficie en las tierras destinadas a la agricultura. Al igual que otras monocotiledóneas, los cereales almacenan nutrientes en su endospermo. Los nutrientes se almacenan en forma de almidón. En Estados Unidos se producen cientos de millones de toneladas anuales de maíz, lo cual lo convierte en el cultivo más importante de dicho país. A nivel mundial, el arroz es el grano que alimenta a un mayor número de personas. Otros granos comunes son: cebada, centeno, sorgo, trigo y avena (figura 21.23A).

Una adaptación más de las angiospermas que ha contribuido con la extensión de los cultivos de cereales es su capacidad de realizar la fotosíntesis por dos vías. Los pastos incluyen plantas tipo C3 (arroz, trigo, avena y cebada) y tipo C4 (maíz y sorgo). Como se explica en la sección 6.8, las plantas C3 se desarrollan mejor en climas fríos, mientras que las tipo C4 se desarrollan mejor en ambientes cálidos y secos. Por ello, a lo largo y ancho del mundo las personas pueden cultivar los cereales que mejor se adapten al clima de su localidad.

Las legumbres son la segunda fuente de alimento más importante para los humanos. Entre ellas, las más comunes son: soja, lenteja, guisantes y maní. Las legumbres son dicotiledóneas que almacenan carbohidratos, aceites y proteínas en su endospermo. Todas las legumbres son plantas C3, por lo cual no se desarro-



**Figura 21.22** Las plantas con flor proporcionan alimento a los animales. Este colibrí se alimenta del néctar de la flor columbina, el cual contiene altos niveles de glucosa.

llan de forma adecuada en las regiones cálidas. Si se combina su ingesta con la de cereales, se obtienen todos los aminoácidos que el cuerpo humano necesita para sintetizar proteínas.

El tercer componente principal de la dieta humana son los tubérculos, plantas que almacenan almidón en raíces y tallos subterráneos. Tapioca, papa, camote y yuca son ejemplos típicos de este tipo de plantas. Todas ellas son plantas C3 con distribución limitada.

Además de los grupos anteriores, los humanos enriquecemos nuestra dieta con una gran variedad de partes de otras plantas. Utilizamos las hojas de lechugas y espinacas, los tallos de espárrago y apio, las flores inmaduras del brócoli y la coliflor, así como los frutos carnosos de tomates y arándanos. El azafrán se obtiene de los estambres de las flores del género *Crocus*, y fragmentamos la corteza de un árbol tropical para obtener



**Figura 21.23** Campos de cultivo de angiospermas. **A** Cosecha mecanizada de trigo (monocotiledónea). **B** Campo de algodón (dicotiledónea). **C** Campos ilegales de marihuana (dicotiledónea) en Oregon, Estados Unidos.



canela. La miel de maple no es más que la savia del xilema del árbol de maple, la cual se hierve hasta alcanzar su consistencia característica.

Además, las angiospermas son una fuente importante de fibras. Varias telas se obtienen a partir de fibras vegetales como algodón, lino, cáñamo y ramio (figura 21.23B). La cápsula del algodón es el fruto de la misma planta, cuyas fibras están compuestas, casi en su totalidad, por celulosa. Además de su uso para fabricar telas, las fibras vegetales se emplean para tejer alfombras. Por ejemplo, las alfombras de henequén hechas a partir de fibras de las hojas del agave.

Los aceites que se extraen de las semillas de dicotiledóneas, tales como cáñamo y canola, se utilizan en detergentes, productos para el cuidado de la piel y como lubricantes industriales. Algunos aceites de plantas pueden utilizarse como fuente del combustible biodiésel.

Las maderas de las angiospermas son conocidas como “maderas duras”, en contraste con las “maderas suaves” de las gimnospermas. Las maderas duras de plantas como el roble suelen utilizarse para la fabricación de muebles y pisos, o como leña.

Otras variedades de plantas con flor producen metabolitos secundarios que se utilizan como fármacos o drogas psicoactivas. Un **metabolito secundario** es un compuesto que no tiene una función conocida en el organismo que la produce. Muchos metabolitos secundarios evolucionaron como defensa ante el ataque de animales herbívoros. La aspirina proviene de un compuesto descubierto en los sauces. La cafeína del café y la nicotina del tabaco son estimulantes muy consumidos. A pesar de ser ilegal en muchos países, la marihuana es uno de los cultivos comerciales más rentables (figura 21.23C). Los cultivos de amapola (fuente de la heroína) y coca (fuente de la cocaína) tienen amplias repercusiones en asuntos de salud, economía y política a nivel mundial.

Algunos otros metabolitos secundarios extraídos de plantas con flores se venden como insecticidas inofensivos para humanos y otros vertebrados. Ejemplos de insecticidas naturales son el insecticida llamado piretro, obtenido a partir de los crisantemos, y el aceite del árbol conocido como nim. Además de no dañar a los humanos, estas sustancias tienen la ventaja de ser menos persistentes en el ambiente que los insecticidas sintéticos.

---

**metabolito secundario** Sustancia química que no desempeña un papel conocido en el metabolismo esencial de un organismo; frecuentemente mantiene alejados a los depredadores.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones ecológicas y económicas de las angiospermas?

- Las angiospermas proporcionan alimento y refugio a los animales terrestres.
- La alimentación humana depende directa e indirectamente de las angiospermas. Además de alimento, las angiospermas son fuente de fibra, madera, aceites, medicinas e insecticidas.
- Los granos de cereales son el grupo de plantas más cultivado en todo el mundo. Las plantas que integran este grupo son monocotiledóneas cuyo endospermo contiene almidón. Diferentes miembros del grupo están adaptados a diferentes climas.

## En defensa de los árboles (una vez más)

Las plantas producen compuestos orgánicos a partir de la energía solar, el dióxido de carbono del aire y el agua y los minerales disueltos del suelo. Mediante la vía no cíclica de la fotosíntesis, las plantas rompen moléculas de agua y liberan oxígeno. Su producción de oxígeno y consumo de carbono mantienen el equilibrio de la atmósfera. Aunque suene increíble, cada átomo de carbono que forma parte de un árbol de unos 100 metros y que llega a pesar miles de toneladas, fue obtenido del aire en forma de dióxido de carbono.

Aproximadamente 20 por ciento del peso del árbol se puede atribuir al carbono, lo cual quiere decir que inmensas cantidades de carbono son almacenadas en los árboles de los bosques terrestres. A eso hay que añadir el carbono que permanece vinculado con las hojas y demás restos de árboles en descomposición, que se encuentran en el suelo de los bosques. La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación calcula que las plantas y suelos contienen cerca de una y media veces la cantidad de carbono que hay en el aire. La captura del carbono a través de los árboles es mucho mayor cuando están en crecimiento activo. Por lo tanto, una hectárea de bosque tropical, en la cual los árboles crecen continuamente, almacena más carbono que una hectárea de bosque en una región con un crecimiento estacional limitado.

La gran capacidad de almacenamiento o captura de carbono de los bosques tropicales significa que las amenazas a estos ecosistemas tienen una repercusión global. Cuando un bosque tropical es convertido en tierras de cultivo, la tasa de almacenamiento de carbono se reduce de manera alarmante. Aún peor, si el bosque es desmontado por quema, el carbono que se encontraba almacenado en la madera y restos de hojas se libera hacia la atmósfera (figura 21.24). El aumento en los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre es una de las principales causas del calentamiento global, por el mecanismo que se explica en la sección 42.8.



**Figura 21.24** La quema de bosques para establecer nuevos campos de cultivo o con otros fines suma dióxido de carbono al aire y reduce su captura, contribuyendo con el calentamiento global.

**¿Cómo votarías?** Una propuesta para desalentar la deforestación de los bosques tropicales es a través de compensaciones de carbono a nivel internacional. Por ejemplo, una compañía en Estados Unidos podría compensar su producción de gases invernadero mediante el financiamiento de programas de reforestación o de preservación en bosques tropicales de Sudamérica o África. Quienes proponen estos acuerdos sugieren que minimizarían el costo de reducir los gases invernadero y que beneficiarían a todos los involucrados. Los opositores, en cambio, prefieren una reducción de los gases contaminantes a nivel local, antes que pagar la reforestación de otros sitios. ¿Crees que las compensaciones internacionales de carbono son una buena idea? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



## Resumen



**Sección 21.1** La deforestación tiene grandes repercusiones sobre el medio ambiente, como el aumento de la erosión y el cambio climático. La suma de esfuerzos individuales para contener con estos fenómenos puede tener un efecto positivo a nivel colectivo.



**Sección 21.2** Las **embriofitas**, o plantas terrestres, evolucionaron a partir de algas verdes. Estas plantas se caracterizan por formar un embrión pluricelular sobre el cuerpo parental. Entre las adaptaciones que permitieron la conquista del hábitat terrestre por

parte de las plantas, se encuentran una **cutícula** impermeable con **estomas** y un sistema interno de vasos de **tejido vascular (xilema y floema)** reforzado por **lignina**. Los ciclos de vida de las plantas alternan generaciones de individuos pluricelulares: un gametofito haploide y un esporofito diploide. El gametofito predomina en los linajes más antiguos, pero, en **plantas vasculares**, el esporofito es de mayores dimensiones y longevidad. La producción de **semillas** y la presencia de un gametofito masculino (**granos de polen**) que puede dispersarse sin la necesidad de agua, son las principales adaptaciones que han permitido a las plantas con semillas ser el grupo de plantas con mayor diversidad y distribución.

**Sección 21.3** Las **briofitas** son plantas no vasculares, carecen de xilema y floema. Para alcanzar un óvulo y fertilizarlo, sus anterozoides deben nadar a través de gotas de agua. El esporofito se mantiene unido al gametofito. Los gametofitos se anclan a la superficie mediante **rizoides**. Los **musgos** son las briofitas de mayor diversidad. La acumulación de restos de algunos musgos da lugar a la **turba**, la cual es secada y quemada como combustible.



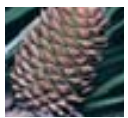
**Sección 21.4** Los **esporofitos de plantas vasculares** se caracterizan por la presencia de tejido vascular y representan la fase más longeva del ciclo de vida. Las raíces y brotes del esporofito, crecen a partir de un tallo horizontal o **rizoma**.

Gametofitos diminutos producen anterozoides flagelados que requieren de la presencia de agua para la fertilización. Los helechos, el grupo de plantas vasculares sin semilla más diverso, producen esporas en **soros**. Varias especies de helechos son **epifitas**. Las lycopodiofitas y colas de caballo producen esporas en estructuras con forma cónica.



**Sección 21.5** Los bosques gigantes de plantas vasculares sin semilla prosperaron durante el periodo Carbonífero. La acción del calor y la presión transformaron los restos de estos bosques en **carbón**. Las primeras plantas con semilla surgieron durante el Carbonífero. Estas plantas se caracterizan por la presencia de **sacos polínicos** en el esporofito.

Dentro de los sacos se producen **microsporas** que se desarrollan en gametofitos masculinos (granos de polen). Además tienen **óvulos**, el sitio en donde se producen y desarrollan las **megasporas** que dan lugar a gametofitos femeninos. La **polinización** es el proceso en el cual ocurre la fusión del óvulo y el anterozoide.



**Sección 21.6** El grupo de las **gimnospermas** incluye **cicadas, coníferas, ginkgos y gnetofitas**. La mayoría de ellas está adaptada a ambientes secos. Una característica de las coníferas es que los óvulos se forman en la superficie de conos leñosos.



**Sección 21.7** Las **angiospermas** son las plantas terrestres con mayor diversidad y distribución. Son plantas que producen **flores y frutos**. En los **estambres** de las flores se produce polen. El **carpelo** es la parte femenina de la flor. Los óvulos están contenidos dentro del **ovario**, localizado en la base del carpelo.

Muchas angiospermas coevolucionaron con sus **polinizadores**. Una vez que ocurre la fertilización, el ovario de la flor se convierte en un fruto que contiene una o más semillas. La semilla de una angiosperma está conformada por el esporofito embrión y el **endospermo**, un tejido nutritivo. Las angiospermas se dividen en dos grupos, **monocotiledóneas** y **dicotiledóneas**, distintos en la estructura de la semilla y otras características.



**Sección 21.8** Siendo las plantas dominantes en hábitats terrestres, las angiospermas son ecológicamente importantes y esenciales para la existencia humana. El endospermo rico en nutrientes de las semillas de angiospermas las hace un alimento esencial de las dietas humanas a lo largo y ancho del mundo. Estas plantas también nos proporcionan fibra, muebles, aceites, medicamentos y drogas psicoactivas. Muchos de los compuestos útiles que obtenemos de las angiospermas son metabolitos secundarios, es decir, compuestos que forman parte del sistema de defensa de la planta ante el ataque de depredadores.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Las primeras plantas fueron \_\_\_\_\_.
  - helechos
  - plantas con flores
  - briofitas
  - coníferas
- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es falsa?
  - Los helechos producen semillas en el interior de los soros.
  - Las briofitas carecen de xilema y floema.
  - Gimnospermas y angiospermas producen semillas.
  - Sólo las angiospermas producen flores.
- En las briofitas, el óvulo es fertilizado en un compartimento del \_\_\_\_\_ y el cigoto se desarrolla en un \_\_\_\_\_.
  - esporofito; gametofito
  - gametofito; esporofito
  - soro; cono
- Las colas de caballo y los helechos son plantas \_\_\_\_\_.
  - acuáticas pluricelulares
  - no vasculares con semilla
  - vasculares sin semilla
  - vasculares con semilla
- El carbón está formado principalmente por restos de \_\_\_\_\_ las cuales dominaron los bosques pantanosos en el Carbonífero.
  - plantas vasculares sin semilla
  - coníferas
  - plantas con flores
  - a y c
- Producen anterozoides flagelados: \_\_\_\_\_.
  - musgos
  - helechos
  - coníferas
  - monocotiledóneas
  - a y b
  - a hasta c
- Una semilla es un (una) \_\_\_\_\_.
  - gametofito femenino
  - óvulo maduro
  - grano de polen maduro
  - microspora modificada

## Actividades de análisis de datos

**Una visión global sobre la deforestación** La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (UNFAO, por sus siglas en inglés) reconoce la importancia de los bosques para las poblaciones humanas. Por ello mantiene un registro de su abundancia. La **figura 21.25** muestra estadísticas de la UNFAO sobre la cantidad de tierras boscosas en todo el mundo, en tres años distintos: 1990, 2000 y 2005.

1. ¿Cuántas hectáreas de áreas forestales había en Norteamérica en el 2005?
2. ¿En qué región(es) aumentó la superficie de áreas forestales entre 1990 y 2005?
3. ¿Cuántas hectáreas de bosque perdió el mundo entre 1990 y 2005?
4. En el 2002, China impulsó una ambiciosa campaña para sumar 76 millones de hectáreas de árboles en un periodo de 10 años. ¿Observas algún indicio del éxito de esta campaña?

Región	Áreas forestales (en millones de hectáreas)		
	1990	2000	2005
África	699	656	635
Asia	574	567	572
Centroamérica	28	24	22
Europa	989	988	1001
Norteamérica	678	678	677
Oceanía	233	208	206
Sudamérica	891	853	832
Total mundial	4077	3988	3952



**Figura 21.25** Cambios en la superficie de áreas forestales por región geográfica, en el periodo 1990-2005. Una hectárea equivale a 10 000 metros cuadrados. Puedes consultar el reporte completo en línea en [www.fao.org/forestry/en/](http://www.fao.org/forestry/en/).

8. Falso o verdadero. Las esporas y anterozoides de una planta vascular sin semillas son haploides
9. Sólo las angiospermas producen \_\_\_\_\_ .
  - a. polen
  - b. semillas
  - c. frutos
  - d. todas las anteriores
10. La lignina no está presente en los tallos de \_\_\_\_\_ .
  - a. musgos
  - b. helechos
  - c. monocotiledóneas
  - d. a y b
11. Una cutícula cerosa ayuda a que las plantas terrestres \_\_\_\_\_ .
  - a. conserven el agua
  - b. absorban dióxido de carbono
  - c. se reproduzcan
  - d. se mantengan verticales
12. Los granos de cereal tales como arroz y maíz son \_\_\_\_\_ .
  - a. monocotiledóneas
  - b. plantas vasculares
  - c. plantas con semillas
  - d. todas las anteriores
13. Algunos metabolitos secundarios de plantas se utilizan como \_\_\_\_\_.
  - a. combustible
  - b. medicamentos
  - c. textiles
  - d. pisos
14. Relaciona las columnas.

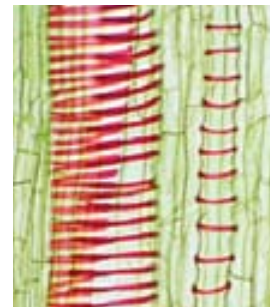
___ briofita	a. semillas, pero sin fruto
___ planta vascular sin semillas	b. flores y frutos
___ gimnosperma	c. sin xilema ni floema
___ angiosperma	d. xilema y floema pero sin óvulo
15. Relaciona las columnas.

___ óvulo	a. individuo productor de gametos
___ cutícula	b. individuo productor de esporas
___ gametofito	c. se convierte en semilla
___ esporofito	d. tallo horizontal
___ fruta	e. ovario maduro
___ endospermo	f. tejido nutritivo de las semillas
___ rizoma	g. en donde se forman las esporas de los helechos
___ soros	h. célula haploide
___ microspora	i. capa a prueba de agua

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Los primeros botánicos admiraban los helechos, pero su ciclo de vida les parecía un tanto confuso. En el siglo XVIII, aprendieron a propagar este tipo de plantas mediante la siembra de lo que parecían ser pequeñas semillas que parecían polvo y que eran colectadas del envés de las frondas. A pesar de varios intentos, los botánicos no lograron identificar la fuente del polen, la cual, asumían, debía estimular la formación de las semillas. Imagina que pudieras escribirles a los botánicos de aquellos tiempos. Redacta una nota explicándoles el ciclo de vida de los helechos y aclarando su confusión.
2. En la mayoría de las plantas de mayor tamaño, el esporofito diploide es el individuo más longevo. Una de las hipótesis plantea que la dominancia diploide fue favorecida porque permite mayor diversidad genética. Supón que surge una mutación recesiva en una población. Al momento de surgir, la mutación es hasta cierto punto desventajosa, pero puede ser benéfica si en el futuro el ambiente sufre modificaciones. Explica por qué una mutación de este tipo tiene más probabilidades de permanecer en un helecho que en un musgo.
3. La foto del lado *derecho* es una micrografía del corte longitudinal de un tallo de planta. El tallo ha sido teñido con una sustancia que confiere una coloración rojiza a la lignina. ¿Puedes identificar las estructuras con forma de anillos rojos? ¿Esperarías observar algo similar en una planta de maíz? ¿Esperarías observar este tipo de estructuras en la porción frondosa de un musgo?



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Ciclo de vida de los musgos; Ciclo de vida de los helechos; Ciclo de vida de una azucena.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

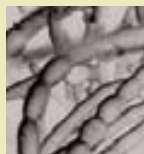




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Antes de comenzar, revisa la figura 20.2 para que tengas una idea acerca de la rama del árbol evolutivo eucariota en que se ubican los hongos. En este capítulo aprenderás sobre interacciones de hongos con cianobacterias (19.7) y algas verdes (20.8). Utilizarás tu conocimiento de las moléculas orgánicas quitina (3.3) y lignina (21.2), y recordarás los procesos de fermentación (7.6) y el ciclo de nutrientes (1.3).



### Características y clasificación

Los hongos son organismos unicelulares y pluricelulares heterótrofos, que se alimentan al absorber los nutrientes liberados por la acción de enzimas digestivas, que ellos mismos secretan sobre la materia orgánica que los rodea. Las especies pluricelulares forman un entramado de filamentos absorbentes. En los grupos más diversos, las paredes transversales, llamadas septos, refuerzan los filamentos.



### Linajes más antiguos

Los linajes más antiguos de hongos tienen filamentos sin, o con pocos, septos. La mayoría de los quitridios acuáticos producen esporas flageladas.

Los zigomicetos producen cigotos de paredes gruesas que liberan esporas sexuales. Los glomeromicetos son hongos que se ramifican en el interior de las paredes celulares de plantas.

# 22 Hongos

## 22.1 Hongos de altos vuelos

Los hongos no son conocidos por su movilidad. Probablemente tú no piensas en los hongos y sus parientes como trotamundos. Sin embargo, algunas especies de hongos sí se desplazan grandes distancias. Los hongos producen esporas microscópicas que surcan las corrientes de aire. En ocasiones, las esporas pueden alojarse en grietas, sobre pequeñas partículas de polvo. Cuando el viento eleva estas partículas al aire, las esporas se unen al viaje. Las esporas de hongos que se alojan en partículas de polvo pueden dispersarse grandes distancias, surcando los vientos que se arremolinan sobre la superficie de la Tierra.

Sabemos que las tormentas de polvo que ocurren en los desiertos de África del Norte levantan partículas de origen fúngico a más de 4.5 kilómetros sobre el suelo del desierto. De esta manera, los vientos transportan largas distancias el polvo y esporas. Algunas partículas de polvo logran alcanzar lugares tan lejanos como el Caribe o la costa este del continente americano.

La mayoría de los hongos que viaja como esporas en las tormentas de polvo africanas son inofensivos. Sin embargo, en algunas ocasiones viajan esporas de hongos patógenos de plantas. Por ejemplo, en 1978 los vientos de un ciclón introdujeron la roya de la caña de azúcar (una enfermedad fúngica) desde Camerún hacia República Dominicana. De forma similar, algunos vientos debieron haber facilitado la propagación del hongo de la roya del café desde Angola hacia Brasil en 1980.

Actualmente, un brote originado en África, de un viejo enemigo fúngico, tiene en alerta a las autoridades agrícolas de todo el mundo. El hongo en cuestión es la roya del trigo (imagen superior derecha). La infección causada por este patógeno inicia cuando una espora aterriza sobre una planta de trigo y germina. Los filamentos del hongo invaden la planta a través de sus estomas, y una semana después el hongo invade los tejidos de la planta, madura y produce decenas de miles de esporas color óxido sobre la superficie del tallo. Cada espora puede dispersarse e invadir una nueva planta.

La roya del trigo era común hasta la década de 1960, que fue cuando los agrónomos desarrollaron variedades que eran resistentes a la infección por parte de este hongo. La distribución global de las variedades de trigo resistentes a la plaga significó la desaparición de los brotes de roya durante

décadas. Pero en 1999, una nueva cepa de roya del trigo (nombrada Ug99) fue descubierta en Uganda, un país del este de África. Algunas mutaciones permitieron que Ug99 fuera capaz de infectar la mayor parte de las variedades de trigo que se consideraban resistentes a la roya. Para el 2009, las esporas de Ug99, ya se habían dispersado en plantaciones de Kenia, Etiopía y Sudán, atravesando el Mar Rojo hacia Yemen y desde ahí cruzando el golfo Pérsico hacia Irán. El temor actual, es que el siguiente país afectado sea la India, que es el segundo productor de trigo a nivel mundial. A mediano plazo, lo más probable es que los vientos distribuyan esporas de Ug99 a lo largo y ancho del mundo.

Al ser el trigo uno de los cultivos más importantes a nivel mundial, la amenaza de la roya ha dirigido la atención de los científicos hacia la búsqueda de genes que proporcionen resistencia ante Ug99. En la actualidad, han conseguido obtener algunas variedades de trigo resistentes. Sin embargo, obtener plantas resistentes para cada región geográfica en donde se siembran variedades de trigo susceptibles a Ug99, es una ardua tarea. Por lo tanto, los agrónomos expertos consideran la Ug99 como la mayor amenaza actual sobre el abasto de alimento a nivel mundial.

Este capítulo ahonda sobre hongos patógenos que amenazan nuestros cultivos y nuestra salud, pero también describe algunas especies benéficas. Considera que la mayoría de los hongos son descomponedores que desempeñan funciones ecológicas importantes. Los hongos generan subunidades inorgánicas a partir de la degradación de desechos y residuos orgánicos, haciendo disponibles los nutrientes esenciales para el crecimiento de plantas. Además, algunos hongos se asocian con raíces favoreciendo su desarrollo óptimo. Otros hongos forman sociedades con organismos unicelulares fotosintéticos, dando lugar a organismos simbiotes conocidos como líquenes. Algunas especies de hongos son valiosas fuentes de alimento y de medicamentos. Algunas especies de hongos unicelulares son esenciales para producir pan y cerveza y un sinnúmero de hongos dan forma y sabor a pizzas y ensaladas.



### Ascomicetos

Los ascomicetos son el linaje más diverso de los hongos que incluyen las levaduras que usamos para hornear y especies pluricelulares con filamentos reforzados por septos. Cuando los ascomicetos se reproducen sexualmente forman esporas en sacos llamadas ascas.



### Basidiomicetos

La mayoría de los basidiomicetos son pluricelulares. Al igual que sus parientes cercanos los ascomicetos, los basidiomicetos tienen hifas filamentosas reforzadas por septos. La reproducción sexual involucra la formación de esporas, estructuras en forma de bastón llamadas basidios. El champiñón es un ejemplo de cuerpo fructífero o reproductor de un basidiomiceto.



### Interacciones con otros organismos

Algunos hongos se asocian con células fotosintéticas para formar los líquenes. Otras habitan al interior o rodeando raíces de plantas y se benefician mutuamente al compartir nutrientes. Aunque los hongos parásitos son una minoría, algunos causan enfermedades en plantas y humanos.



## 22.2 Características y diversidad fúngicas

- › Al igual que los animales, los hongos son organismos heterótrofos. Pero a diferencia de los animales, las células de los hongos tienen pared celular y digieren sus alimentos afuera de su cuerpo.
- ◀ Vínculo a Quitina 3.3

### Estructura y función

Los **hongos** son eucariotas heterótrofos que forman esporas con una pared celular reforzada con quitina. Este polisacárido es el mismo que recubre y fortifica el cuerpo de insectos y moluscos. Al igual que los animales, los hongos producen enzimas digestivas, sin embargo, los hongos no digieren el alimento al interior de su cuerpo. En cambio, secretan enzimas digestivas hacia la materia orgánica que los rodea y después absorben los productos liberados por la digestión.

Los hongos típicos son **saprófitos** de vida libre, es decir, organismos que se alimentan de desechos y residuos orgánicos. Algunos hongos habitan dentro de otros organismos, en donde pueden ser benéficos, inofensivos o parásitos dañinos para sus hospederos.

Los hongos unicelulares son conocidos como levaduras, pero los hongos pluricelulares son más abundantes, como los mohos, setas y champiñones (figura 22.1). Este tipo de hongos crece como una red de filamentos entrecruzados, llamado **micelio**. Cada filamento, formado por células unidas una con otra a cada extremo, constituye una **hifa** (figura 22.2). El hongo crece cuando se dividen las hifas en sus extremos.

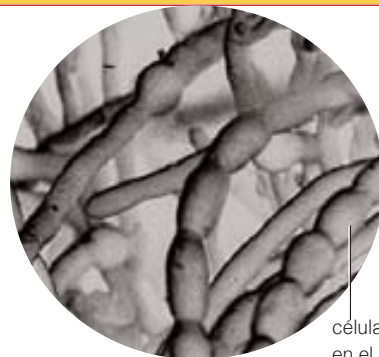
**dicariótico** Que posee dos núcleos genéticamente distintos.

**hifa** Componente de un micelio fúngico; célula filamentosa que se une a otras células extremo con extremo, en un arreglo lineal.

**hongo** Heterótrofo eucariote con pared celular de quitina; obtiene sus nutrientes al digerir materia orgánica del exterior y absorber los productos digeridos.

**micelio** Masa de hifas ramificadas que constituyen el cuerpo de un hongo pluricelular.

**saprófito** Organismo que se alimenta de desechos y residuos orgánicos.



célula de una hifa en el micelio

**Figura 22.2** Acercamiento de un micelio, mostrando las hifas ramificadas, cada una conformada por células en arreglo lineal.

Dependiendo de cada grupo, puede haber o no, septos entre las células de una hifa. Cuando hay septos, se presentan poros y los materiales fluyen entre las hifas. Por ello, los nutrientes o agua ingeridos en una parte del micelio pueden ser compartidos con células localizadas en otras regiones del hongo.

### Ciclos de vida

En los hongos, la fase diploide es la parte menos conspicua del ciclo de vida. Sólo el cigoto es diploide. Dependiendo del grupo, el ciclo de vida de los hongos es dominado por la fase haploide o por la fase dicariótica. El término **dicariótico** significa que una célula contiene dos núcleos independientes y genéticamente distintos ( $n+n$ ).

La mayoría de los hongos se dispersa mediante esporas. Una espora fúngica es una célula o un grupo de células, que en general está rodeada por una gruesa pared celular que le permite sobrevivir ante condiciones adversas. Las esporas se forman, ya sea por mitosis (esporas asexuales) o por meiosis (esporas sexuales). Cada grupo de hongos produce esporas de forma distintiva, característica utilizada en su clasificación.

### Diversidad fúngica

Se conocen más de 70 000 especies de hongos, pero se estima que existen al menos un millón más. Tres grupos relativamente pequeños (quitridios, glomeromicetos y zigomicetos) tienen un micelio haploide compuesto por hifas sin, o con pocos, septos.

La mayor parte de los hongos pertenece a dos linajes: ascomicetos y basidiomicetos. Las hifas con septos en intervalos regulares evolucionaron en un ancestro de ambos linajes y contribuyeron con su éxito. Las hifas reforzadas por septos permiten el desarrollo de individuos productores de esporas, de mayores dimensiones y complejidad. De manera adicional, los septos dividen el citoplasma, de tal forma que el daño causado en una zona de la hifa no daña las restantes.



**A** Moho verde de la toronja. Un moho es un hongo que crece como un tapete microscópico de hifas que se reproduce de forma asexual.



**B** Hongo de sombrero rojo en un bosque de Virginia, Estados Unidos. La seta o esporocarpo, característico de estos hongos, se forma durante la reproducción sexual de varios grupos de basidiomicetos.

**Figura 22.1** Ejemplos de hongos pluricelulares.

### Para repasar en casa ¿Qué son los hongos?

- › Los hongos son eucariotes heterótrofos que secretan enzimas digestivas hacia la materia orgánica y absorben los nutrientes generados de la digestión. Pueden ser organismos unicelulares o micelios pluricelulares, y se dispersan produciendo esporas.

## 22.3 Quitridios, zigomicetos y parientes

Los hongos más antiguos y menos diversos son los quitridios, zigomicetos y glomeromicetos.

### Quitridios

Los **quitridios** incluyen los linajes de hongos más antiguos y son los únicos que producen esporas flageladas. La mayoría de las 1000 especies son descomponedores acuáticos. Algunos otros habitan en el intestino del ganado bovino, vacuno y de otros herbívoros, en donde digieren celulosa. La minoría son parásitos.

Un quitridio que parasita anfibios es el responsable del decaimiento mundial de la población de ranas. El parásito fue descubierto a finales de la década de 1990, por un grupo de científicos que investigaba la disminución repentina de las poblaciones de ranas en Australia y Sudamérica. En los años siguientes, el parásito fue detectado en ranas de todo el continente americano, Europa, África y Asia. Las infecciones por quitridios amenazan con desaparecer algunas especies de ranas.

### Zigomicetos

Las cerca de 1100 especies de **zigomicetos** se caracterizan por la producción de zigosporas con una gruesa pared celular, durante su reproducción sexual. Muchas de estas especies crecen como mohos, es decir, como tapetes formados por hifas que se reproducen asexualmente. El ciclo de vida del moho negro del pan (*Rhizopus stolonifer*) es representativo de los integrantes de este grupo (figura 22.3). Cuando hay suficiente disponibilidad de alimento, un micelio haploide se desarrolla y produce esporas, por la vía asexual, en los extremos de hifas especializadas ①.

En los hongos hay dos cepas de apareamiento, y la reproducción sexual se realiza cuando se encuentran hifas de diferentes cepas ②. Se forman células especiales en cada hifa y se fusionan sus citoplasmas, dando lugar a zigosporas dicarióticas inmaduras ③. La fusión de los núcleos produce una zigospora diploide madura, con una gruesa pared protectora ④. La zigospora germina al experimentar meiosis. Durante su germinación, desde la punta de la hifa, emerge una estructura portadora de esporas haploides, con forma de saco ⑤. Después de la liberación, las esporas haploides germinan y dan lugar a micelios haploides.

La mayoría de los zigomicetos son saprófitos, pero existen algunos parásitos. Una especie infecta moscas y desarrolla sus hifas en el interior del cerebro del insecto, alterando su comportamiento. La mosca sube a un sitio alto, se sujeta de su probóscide y muere. La postura del insecto facilita la dispersión de las esporas fúngicas. Otro zigomiceto parásito infecta a personas con sistema inmunológico débil. Sus hifas crecen en los vasos sanguíneos del hospedero y causan zigomicosis, una enfermedad que puede tener consecuencias fatales. El término "micosis" se emplea para nombrar enfermedades causadas por la infección de hongos.

**glomeromiceto** Hongo cuyas hifas crecen y se ramifican en el interior de la pared celular de células de raíz vegetal.

**quitridio** Hongo que produce esporas flageladas.

**zigomiceto** Hongo que forma zigosporas durante su fase de reproducción sexual.

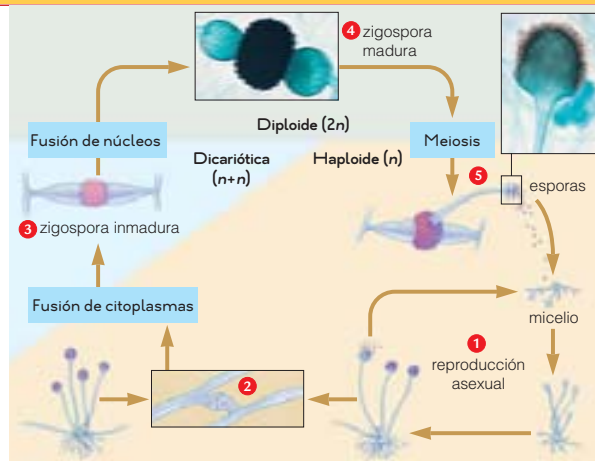


Figura 22.3 Animada Ciclo de vida del zigomiceto, moho del pan (*Rhizopus*).

- ① El hongo se reproduce asexualmente mientras crece sobre una rebanada de pan.
- ② La reproducción sexual comienza cuando se encuentran una hifa donadora y una receptora.
- ③ La fusión de los citoplasmas de dos células de la hifa produce una zigospora dicariótica inmadura.
- ④ La fusión de los núcleos haploides de la zigospora inmadura da lugar a una zigospora diploide madura.
- ⑤ La zigospora madura experimenta meiosis, germina y produce una hifa aérea portadora de esporas haploides. Cada espora puede originar un nuevo micelio.



Figura 22.4 Ramificación de una hifa de un glomeromiceto en el interior de la pared celular de una célula de raíz vegetal.

### Glomeromicetos

Las cerca de 150 especies de **glomeromicetos** conocidas se clasificaban con anterioridad dentro del grupo de los zigomicetos, pero ahora conforman un grupo separado. Todos los miembros del grupo se asocian con raíces de plantas. Durante ese proceso, una hifa del hongo crece y se ramifica en el interior de la pared celular de una célula de raíz (figura 22.4). Estas asociaciones entre hongos y plantas son benéficas entre sí. La planta comparte azúcares con el hongo, mientras que éste proporciona, a cambio, nutrientes que absorbe del suelo.

#### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características distintivas de quitridios, zigomicetos y glomeromicetos?

- La mayoría de los quitridios acuáticos son los únicos hongos que producen esporas flageladas.
- Durante su fase de reproducción sexual, los zigomicetos producen zigosporas con una gruesa pared.
- Los glomeromicetos tienen hifas que se ramifican en el interior de las células de raíces vegetales.

## 22.4 Ascomicetos

- Los ascomicetos son el grupo de hongos con mayor diversidad. Incluye especies unicelulares y pluricelulares, cuyas hifas están reforzadas por septos localizados en intervalos regulares.
- Vínculo a Fermentación 7.6

### Ciclo de vida

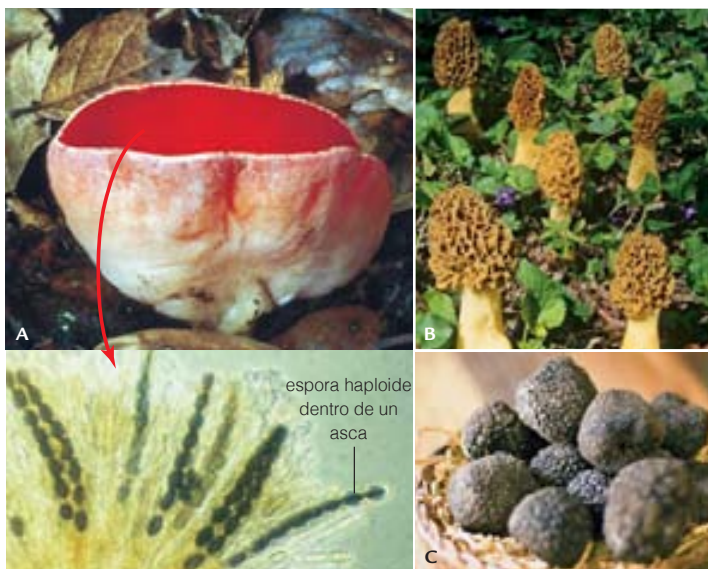
Los **ascomicetos** son el grupo de hongos más diverso, con cerca de 32000 especies unicelulares y pluricelulares. Las hifas de las especies pluricelulares se caracterizan por la presencia de septos en intervalos regulares. Sin embargo, la característica distintiva del grupo es la asca, la formación de una estructura en forma de saco, la cual contiene esporas producidas durante la reproducción sexual.

Al igual que los zigomicetos, la reproducción sexual de este grupo se realiza cuando una hifa donadora se encuentra con una hifa receptora. Sin embargo, en los ascomicetos la fusión de citoplasmas es seguida por una mitosis que da lugar a hifas dicarióticas. Estas hifas se entrelazan con hifas haploides para formar los cuerpos fructíferos conocidos como ascocarpos. Las ascas formadoras de esporas se desarrollan en el ascocarpo (figura 22.5A).

Los ascomicetos pluricelulares también producen esporas por la vía asexual. En este caso, las esporas se forman en hifas especializadas que se desarrollan a partir de micelios haploides.

### Muestreo de la diversidad

Colmenillas (*Morchella*) (figura 22.5B) y trufas (figura 22.5C) son ejemplos de ascocarpos comestibles. Cuando maduran las esporas de las trufas, que se desarrollan debajo del suelo, el hongo desprende un olor similar al producido por un cerdo macho en celo, el cual detectan las hembras y dispersan las esporas de las trufas conforme remueven el suelo en busca de la fuente del olor. Los perros también pueden ser entrenados para detectar el aroma expedito por las trufas. La búsqueda de las trufas puede ser muy redituable.



**Figura 22.5** Cuerpos fructíferos (ascocarpos) típicos de ascomicetos. **A** El sombrero del hongo copa escarlata es un ascocarpo. **B** Colmenillas y **C** trufas son ascocarpos comestibles. Las colmenillas se desarrollan sobre el nivel del suelo, mientras que las trufas lo hacen bajo la superficie.



**Figura 22.6 Animada** Un hongo depredador (*Arthrobotrys*) captura y se alimenta de un nemátodo. Estos anillos de la hifa atrapan y aprietan al gusano, después las hifas crecen dentro de su presa para digerirla.

En el 2006, un kilogramo y medio de trufas italianas se vendió en 160000 dólares estadounidenses.

Muchos ascomicetos crecen como mohos. Algunas especies del género *Penicillium* descomponen frutos, como la toronja de la figura 22.1. Otros miembros de este género producen las venas azules del queso del mismo color y son las responsables del fuerte sabor. Otra especie del género *Penicillium*, que habita en suelos, fue la fuente original del antibiótico penicilina.

Algunas de las levaduras más conocidas pertenecen al grupo de los ascomicetos. Estos organismos unicelulares se reproducen de forma asexual por gemación, como ejemplifica la siguiente figura.

Un paquete de polvo para hornear contiene esporas de levaduras de ascomicetos. Cuando la masa es horneada, las esporas germinan y liberan células que utilizan azúcares durante las reacciones de fermentación. Las burbujas de dióxido de carbono producidas por la fermentación causan que la masa se expanda, dando forma al pan.



La fermentación realizada por otras levaduras del grupo es parte importante en los procesos de producción de cerveza y vino. Otras levaduras ocasionan infecciones en humanos.

La figura 22.6 muestra un ascomiceto depredador poco común, el cual posee hifas en forma de anillos cuya función es atrapar nemátodos. Después de alimentarse de su presa, el hongo produce esporas asexuales. La propagación de esporas en los campos de cultivo es una forma de controlar las poblaciones de nemátodos que infectan granos.

**ascomicetos** Grupo de hongos más diverso; su reproducción sexual produce ascosporas dentro de una estructura en forma de saco, denominada asca.

### Para repasar en casa ¿Qué son los ascomicetos?

- Los ascomicetos son hongos que producen esporas sexuales dentro de un asco en forma de saco. Incluyen especies pluricelulares, cuyas hifas están divididas por septos; las levaduras se reproducen asexualmente por gemación.



## 22.5 Basidiomicetos

› La mayoría de los basidiomicetos son organismos pluricelulares con hifas que contienen septos. Este grupo incluye los cuerpos fructíferos de los hongos más populares.

◀ Vínculo a Lignina 21.2

Los **basidiomicetos** son predominantemente pluricelulares. Sus esporas sexuales se forman dentro de células con forma de bastón (basidio) en el interior de un cuerpo fructífero, o basidiocarpo, conformado por hifas dicarióticas entrelazadas. Los cuerpos fructíferos de los basidiomicetos suelen ser muy grandes y de formas diversas (figura 22.7).

Los champiñones, comunes en los mercados, son los cuerpos fructíferos de un basidiomiceto. Las hifas haploides de este hongo se desarrollan debajo del suelo. Cuando una hifa donadora y una receptora se encuentran, se fusionan formando un micelio dicariótico (figura 22.8 1). El micelio crece debajo del suelo y forma cuerpos fructíferos si las condiciones favorecen la reproducción sexual 2. Láminas delgadas de tejido (laminillas) en cuyo borde se encuentran flecos de células en forma de bastón, recubren la parte inferior del cuerpo fructífero o cuerpo reproductor del hongo 3. La fusión de los núcleos de células dicarióticas da lugar a un cigoto diploide 4. El cigoto experimenta meiosis, formando cuatro esporas haploides 5. Estas esporas son dispersadas por el viento y germinan para reiniciar el ciclo 6.

Los basidiomicetos desempeñan una función ecológica esencial como descomponedores en los bosques. Los integrantes de este grupo son los únicos hongos capaces de degradar la lignina de la madera. Algunos de los hongos que crecen en bosques pueden ser gigantes muy longevos. Por ejemplo, en un bosque de Oregon, Estados Unidos, el micelio de un hongo de miel se extiende a través de más de 5000 hectáreas de suelo. La edad de este hongo se estima que es de 2400 años.

Los tizones y la roya son parásitos importantes de plantas, pero no producen cuerpos fructíferos de gran tamaño. La roya del trigo (sección 22.1) es un ejemplo.

**basidiomiceto** Hongo que produce esporas en células en forma de bastones.



Bejín o cusco de lobo



Hongo repisa



Chanterelles

Figura 22.7 Cuerpos fructíferos de basidiomicetos (basidiocarpos).

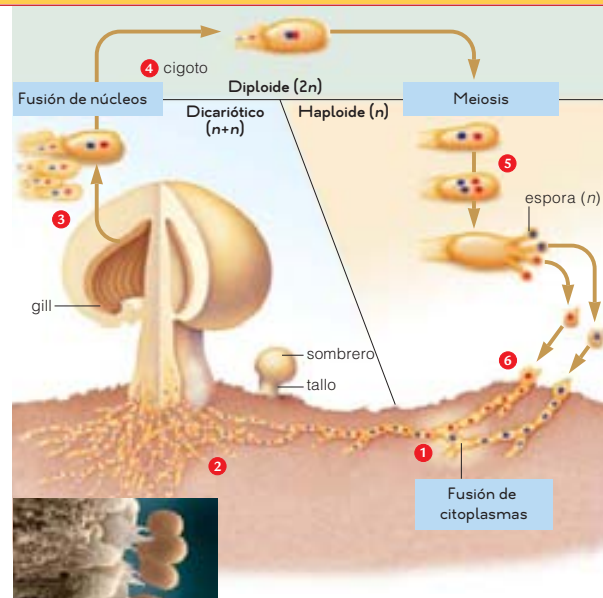


Figura 22.8 Animada Ciclo de vida de un basidiomiceto. Las hifas donadora y receptora se distinguen por los núcleos de color rojo y azul. La foto de la parte inferior izquierda muestra las esporas localizadas en el borde de las láminas de tejido que conforman el sombrero del hongo.

- 1 Células haploides de la hifa se encuentran y fusionan sus citoplasmas, formando una célula dicariótica ( $n+n$ ).
- 2 Divisiones celulares mitóticas consecutivas producen un micelio que forma un cuerpo fructífero.
- 3 En los límites de las láminas de tejido que conforman el sombrero del hongo se forman células productoras de esporas.
- 4 Los núcleos de estas células dicarióticas se fusionan para producir células diploides ( $2n$ ).
- 5 Las células diploides experimentan meiosis, dando lugar a esporas haploides ( $n$ ).
- 6 Las esporas liberadas germinan en nuevos micelios haploides.

›› **Adivina:** ¿Cuántos núcleos hay en cada célula de un tallo de un basidiocarpo?

Respuesta: Dos, porque sus células son dicarióticas.

Los hongos no pueden escapar de sus depredadores, pero algunas especies producen toxinas que las protegen ante los ataques. Cada año, miles de personas sufren intoxicación por ingerir hongos que son confundidos con especies comestibles. Este tipo de intoxicaciones puede tener consecuencias fatales. La morfología y coloración de algunos hongos comestibles asemejan las de especies venenosas, razón por la que no debes comer hongos silvestres si no eres un experto en la identificación de estas especies.

Otras toxinas de hongos son sustancias psicoactivas que alteran el estado de ánimo y causan alucinaciones. Por ejemplo, la droga conocida como LSD es un compuesto que fue aislado a partir de un hongo. Los hongos que contienen psilocibina también son consumidos por algunas personas debido al efecto que tienen sobre la mente. Tanto el LSD como la psilocibina son ilegales en muchos países, entre ellos Estados Unidos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los basidiomicetos?

› Los basidiomicetos son hongos que producen esporas sexuales en el extremo de células en forma de bastones. Estas células se forman en cuerpos fructíferos de vida corta.



## 22.6 Asociaciones fúngicas

- Simbiosis significa que dos organismos interactúan en forma estrecha durante sus ciclos de vida. Muchas especies de hongos realizan simbiosis con células fotosintéticas para formar líquenes, mientras que otras habitan dentro o sobre especies vegetales.
- ◀ Vínculos a Cianobacterias 19.7, Algas verdes 20.8

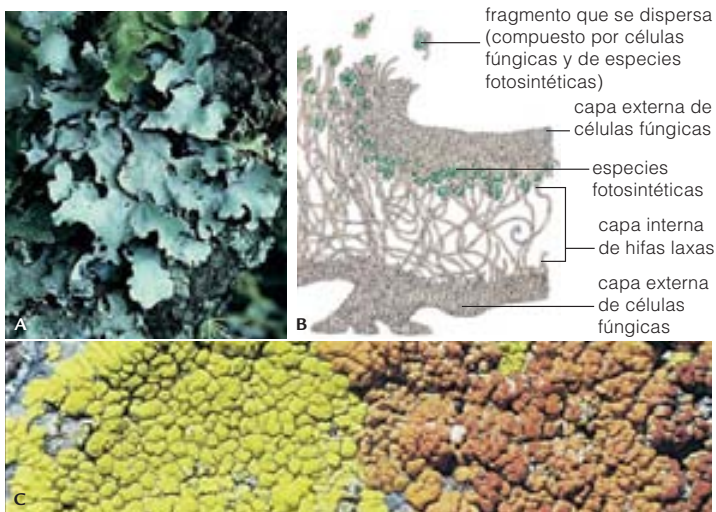
### Líquenes

Un **líquen** es un organismo simbiote, conformado por un hongo y un organismo fotosintético unicelular (figura 22.9). En general, consiste en un ascomiceto y una cianobacteria o alga verde, aunque algunos basidiomicetos también se asocian para formar líquenes.

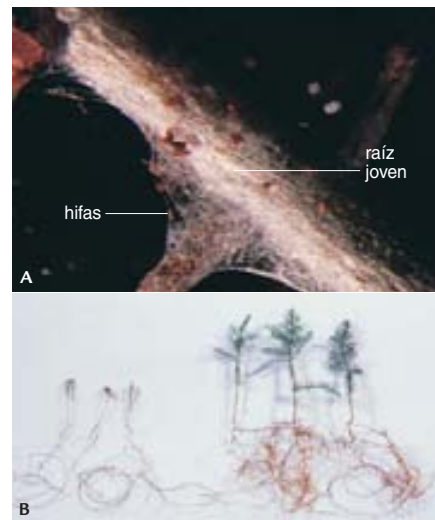
Los hongos representan la mayor parte de la masa de los líquenes. Sus hifas se entrelazan alrededor de las células fotosintéticas, las cuales les proporcionan azúcares. Además, las cianobacterias fijan el nitrógeno. Los líquenes también pueden establecer relaciones **mutualistas**, es decir, una simbiosis que beneficia las dos especies involucradas. Sin embargo, en algunas ocasiones, los hongos pueden explotar de manera parasítica las células fotosintéticas cautivas, las cuales podrían desarrollarse mejor en estado independiente.

Los líquenes se dispersan por fragmentación o por medio de la liberación de pequeños paquetes que contienen células de ambos socios. Además, el hongo puede liberar esporas, que después de germinar pueden formar un nuevo líquen sólo si encuentra una célula fotosintética apropiada. Esto no es tan improbable como parece, porque las bacterias o algas requeridas son organismos de vida libre comunes en muchos ambientes.

Los líquenes colonizan lugares demasiado hostiles para la mayoría de los organismos, como rocas expuestas. Esto ayuda a romper la roca al liberar ácidos y al retener agua que se congela y derrite de manera periódica. Cuando las condiciones del suelo mejoran, las plantas pueden colonizar esos ambientes. Miles de años atrás, los líquenes debieron preceder la invasión terrestre de las plantas.



**Figura 22.9** Líquenes. **A** Líquen con estructura en forma de hoja sobre un abedul. **B** Corte transversal de un líquen. **C** Líquenes costrosos en granito.



**Figura 22.10** **A** Micorriza formada por un hongo y raíces de un abeto joven. **B** Demostración experimental del efecto de las micorrizas sobre el crecimiento vegetal en suelos esterilizados y pobres en fósforo. Las semillas del lado izquierdo crecieron sin hongos, mientras que las del lado derecho, el grupo experimental, crecieron en presencia de hongos.

### Micorrizas: hongos + raíces

Casi todas las plantas tienen relaciones mutualistas con hongos. En particular, las raíces de plantas se asocian con algunos hongos, en una asociación conocida como **micorriza**. En algunos casos, las hifas forman una densa red alrededor de las raíces pero no penetran en ellas (figura 22.10A). En otros casos, las hifas entran en las raíces y se ramifican en el interior de la pared celular, como se mostró con anterioridad en la figura 22.4. Cerca de 80 por ciento de las plantas forma este tipo de relaciones con hongos.

En ambos tipos de micorrizas, las hifas aumentan la superficie de absorción de su socio vegetal. Además, el hongo comparte con la planta los minerales absorbidos del suelo, mientras que la planta proporciona azúcares a cambio. Muchas plantas no crecen de forma adecuada en ausencia de sus socios fúngicos (figura 22.10B).

**líquen** Organismo simbiote, compuesto por un hongo y algas o cianobacterias unicelulares.

**micorriza** Asociación mutualista entre un hongo y raíces de una planta.

**mutualismo** Relación recíproca benéfica entre dos especies distintas.

### Para repasar en casa ¿Qué tipo de relaciones establecen los hongos con otros organismos?

- En un líquen, un hongo aloja uno o más fotoautótrofos con quienes comparte dióxido de carbono y algunos minerales, mientras que a cambio recibe algunos carbohidratos. Con frecuencia, los fotosimbiontes son fijadores de nitrógeno, como las cianobacterias.
- En las micorrizas, un hongo habita en el interior o alrededor de las raíces de una planta joven, incrementando la ingesta de agua y minerales por parte de la planta, además de protegerla contra algunos patógenos. El hongo recibe algunos nutrientes de su socio vegetal.

## 22.7 Los hongos patógenos

- › La mayoría de los hongos se alimenta de residuos y desechos orgánicos, pero algunos otros son patógenos que atacan plantas o animales.

### Patógenos vegetales

La mayoría de los hongos descompone material orgánico derivado de plantas muertas, pero algunas especies parasitan plantas vivas. De este modo, los hongos son importantes patógenos ecológicos y económicos de plantas. Como mencionamos antes, las esporas de la roya del trigo, transportadas por el viento, propagan el parásito a lo largo y ancho del mundo. Un cultivo de trigo infectado por este parásito puede disminuir su rendimiento hasta en 70 por ciento. Otro ejemplo es el oídio o mildiú polvoriento, contra el cual deben contender los productores de rosas y los vitivinicultores. El polvo blancuzco que aparece en las hojas de estas plantas corresponde a las esporas de los ascomicetos patógenos que se alimentan del tejido de la planta.

A principios de la década de 1990, un hongo introducido de manera accidental desde Asia hacia Estados Unidos provocó cambios significativos en los bosques de la región este del país. El hongo infectó árboles de castaño, hasta volverse plaga. Antes de la llegada del hongo, el castaño era una importante especie maderable, de cuyas nueces se alimentaban varios animales del bosque. La plaga apareció por primera vez en Nueva York y conforme fue dispersada en dirección oeste por los vientos, infectó y mató la mayoría de los árboles que crecían al este del río Misisipi. En la actualidad, es difícil encontrar árboles maduros en dichos bosques; llegan a observarse algunos brotes de viejos sistemas de raíces, pero nunca logran alcanzar el tamaño normal de árboles maduros sanos.

Los hongos patógenos de plantas también afectan a los humanos. El célebre ascomiceto, *Claviceps purpurea*, parasita el centeno y otros granos (figura 22.11). Esta especie produce alcaloides tóxicos que, al ser ingeridos, causan ergotismo. Entre los síntomas del ergotismo se encuentran alucinaciones, histeria y convulsiones. Las epidemias ergóticas eran comunes en Europa durante la Edad Media. Frustraron el plan del zar ruso Pedro el Grande, quien se obsesionó con conquistar puertos a lo largo del Mar Negro. Los soldados que sitiaban esos puertos se alimentaron con pan de centeno infectado por *C. purpurea*. Como resultado, los soldados sufrieron convulsiones, mientras que los caballos se tambaleaban, disminuyendo en gran medida la fuerza de su ejército. El ergotismo también debió desempeñar un papel importante en lo ocurrido en Salem, Massachusetts, Estados Unidos. Las descripciones del comportamiento de mujeres que se suponía estaban embrujadas, se parecen mucho a los síntomas del ergotismo.

### Patógenos humanos

Las infecciones humanas causadas por hongos suelen restringirse a la piel. Por lo general, los hongos se alimentan de las capas de células



**Figura 22.11** Granos de centeno con estructuras portadoras de esporas de *Claviceps purpurea*. La ingestión de granos infectados con esta especie causa un tipo de intoxicación por alimento conocido como ergotismo.

## Hongos de altos vuelos (una vez más)

Algunos ascomicetos del género *Fusarium* son causantes de enfermedades humanas y vegetales. En el 2006, lotes de soluciones limpiadoras de lentes de contacto fueron contaminadas por esporas



de *Fusarium* y causaron una infección a nivel mundial. Un tercio de las 122 personas infectadas en Estados Unidos requirió trasplante de córnea como consecuencia de la infección. David Schmale (imagen superior), un investigador del Tecnológico de Virginia, aisló esporas de varias especies de *Fusarium* en muestras de aire que obtuvo por medio de un pequeño aeroplano pilotado por control remoto.

**¿Cómo votarías?** Una cepa de *Fusarium* extermina las plantas de opio. ¿Se deben esparcir esporas de esta especie en Afganistán para reducir los suministros de opio y heroína? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

muerdas de la piel, al secretar enzimas que disuelven la queratina, la proteína más abundante de la piel. Las áreas infectadas suelen aparecer como protuberancias rojizas que causan comezón. Por ejemplo, varias especies de hongos pueden residir en la piel que recubre los pies, en la suela y entre los dedos, causando el mundialmente conocido “pie de atleta” (*derecha*). Los hongos también son el causante de la tiña, infección durante la cual una lesión con forma de anillo aparece y se expande conforme las hifas crecen en dirección opuesta al sitio de infección.



Pequeñas poblaciones de hongos unicelulares habitan en forma habitual en la vagina, pero en algunas ocasiones se reproducen sin control, causando vaginitis fúngicas. Los síntomas de este tipo de infecciones incluyen comezón o sensación de ardor, así como la presencia de una gruesa secreción blancuzca inodora. El coito suele ser doloroso bajo estas condiciones. Las alteraciones sobre las poblaciones de bacterias que habitan en la vagina causadas por duchas, uso de anticonceptivos orales o de antibióticos, aumentan el riesgo de padecer vaginitis. La aplicación de medicamentos sin prescripción médica suele curar la zona infectada. En caso de persistir la infección se debe acudir a consulta médica.

La inhalación de esporas fúngicas es otra forma de contraer enfermedades causadas por estos patógenos. El suelo del medio oeste y de la parte sur del centro de Estados Unidos aloja esporas de especies de hongos que causan histoplasmosis. La mayor parte de las personas que las inhalan sufre sólo de breves episodios de tos. Sin embargo, el hongo puede propagarse hacia pulmones, sangre y otros órganos de personas inmunodeprimidas, pudiendo tener consecuencias fatales. De forma similar, las esporas alojadas en suelos de la región suroeste de Estados Unidos pueden causar coccidioidomicosis, conocida también como fiebre de san Joaquín o fiebre del valle.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las consecuencias de los hongos patógenos?

- › Los hongos patógenos de plantas reducen en gran medida la producción de granos y, en ocasiones, matan las plantas.
- › En los humanos, los hongos patógenos provocan incómodas enfermedades de la piel y vaginitis. Las infecciones pulmonares causadas por hongos pueden tener consecuencias fatales en personas inmunodeprimidas.

## Resumen



**Sección 22.1** Los hongos producen esporas microscópicas que son dispersadas por los vientos. Como resultado, es muy complicado prevenir la propagación de patógenos fúngicos, como la roya del trigo.



**Sección 22.2** Los hongos son organismos heterótrofos que secretan enzimas digestivas sobre la materia orgánica y absorben los nutrientes liberados por la digestión. La mayoría son **saprófitos** que se alimentan de desechos orgánicos; desempeñan la función esencial de descomponedores en casi todos los ecosistemas. Otros hongos habitan sobre o en el interior de otros organismos. Pueden ser inofensivos, benéficos o parásitos.

Los hongos incluyen tanto levaduras unicelulares como especies pluricelulares, cuyas esporas germinan y dan lugar a filamentos llamados **hifas**. Por lo común, las hifas se ramifican formando redes extensas llamadas **micelios**. Dependiendo del grupo, las células de la hifa pueden ser haploides ( $n$ ) o **dicarióticas** ( $n+n$ ). En los linajes más antiguos, las hifas tienen pocos septos o ninguno. Los linajes más recientes tienen hifas con septos porosos localizados en intervalos regulares. En todos los grupos, el agua y nutrientes se mueven de forma libre entre las células de la hifa.



**Sección 22.3** La mayoría de los **quitridios**, el linaje más antiguo de hongos, son acuáticos y los únicos hongos que producen esporas flageladas. Los **zigomicetos** incluyen varios mohos comunes que crecen en la fruta, pan u otros alimentos. Sus hifas son tubos continuos que carecen de septos. La reproducción sexual da lugar a zigosporas con una pared celular gruesa. Los zigomicetos también producen esporas asexuales en la punta de hifas especializadas. Los **glomeromicetos** son parientes cercanos de los zigomicetos que habitan en los suelos. Extienden sus hifas en el interior de células de raíces de plantas. Sus hifas se ramifican dentro de la pared celular de la planta liberando nutrientes.



**Sección 22.4** Los **ascomicetos** son el grupo de hongos más diverso. Incluyen levaduras unicelulares y especies pluricelulares como los hongos copa y las trufas. Los ascomicetos producen esporas sexuales en ascas. En las especies pluricelulares, estas estructuras con forma de bolsa se forman en un ascocarpo: un cuerpo fructífero compuesto por hifas haploides y dicarióticas, con septos localizados en intervalos regulares. Las levaduras son ascomicetos útiles en la producción de vino, pan, cerveza y otras bebidas alcohólicas. La penicilina, un antibiótico de uso extendido, fue aislada en origen de un moho que pertenece a este grupo. Otros mohos emparentados son empleados para dar sabor a algunos tipos de quesos.



**Sección 22.5** Así como los ascomicetos, los **basidiomicetos** tienen hifas divididas por septos localizados en intervalos regulares y pueden producir estructuras reproductivas complejas, como los cuerpos fructíferos. Los basidiomicetos son los únicos hongos capaces de degradar la lignina que conforma la madera y son descomponedores importantes en los bosques.

Los micelios dicarióticos dominan los ciclos de vida de especies pluricelulares. Éstos crecen por medio de mitosis consecutivas y en algunas especies se extienden en grandes volúmenes de suelo.

Cuando las condiciones favorecen la reproducción forman estructuras reproductivas constituidas por hifas dicarióticas. Un ejemplo típico de ellas son los cuerpos fructíferos de hongos formados por un tallo y un sombrero. Los núcleos de las células dicarióticas se fusionan en el interior de los basidios o células con forma de bastón, localizadas en los bordes de las láminas de tejido conocidas como laminillas. La célula diploide resultante experimenta una meiosis, produciendo esporas haploides sobre la punta de los basidios.



**Sección 22.6** Varias especies de hongos participan en diferentes tipos de **mutualismo**.

Un **liquen** es un organismo compuesto por un hongo y células fotosintéticas de algas verdes o cianobacterias. El hongo obtiene un suministro de nutrientes de su socio fotosintético y constituye la mayor parte de la masa del liquen. Los líquenes se dispersan al liberar fragmentos que incluyen células fotosintéticas y fúngicas. El hongo también produce esporas. Los líquenes son importantes porque son pioneros en nuevos hábitats. Facilitan la fragmentación de rocas para formar suelos habitables.

Una **micorriza** es la interacción entre un hongo y raíces de plantas. Las hifas fúngicas rodean o penetran las raíces y aumentan la superficie de absorción de la planta. El hongo comparte con la planta los minerales que absorbe y recibe a cambio azúcares. La mayoría de las plantas forma este tipo de asociaciones y su crecimiento es mejor cuando las micorrizas están presentes.



**Sección 22.7** Algunos hongos son patógenos. Entre los más relevantes se encuentran el hongo que causa el oídio o mildiú polvoriento en cultivos de rosas y la vid y el causante de la alta mortalidad de árboles de castaño en Estados Unidos. Un hongo que infecta granos de cereal produce una toxina que causa ergotismo (un tipo de envenenamiento). También hay hongos patógenos de humanos, los cuales infectan sobre todo la piel. Las infecciones vaginales causadas por una levadura son muy comunes. Además, las esporas de hongos que inhalamos pueden germinar en los pulmones y causar enfermedades que pueden tener consecuencias fatales en personas con sistema inmune debilitado.

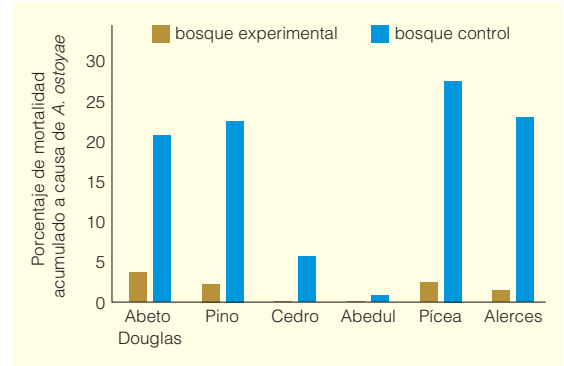
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Todos los hongos \_\_\_\_\_ .
  - a. son pluricelulares
  - b. producen esporas flageladas
  - c. son heterótrofos
  - d. todas las anteriores
2. Los hongos saprófitos obtienen nutrientes a partir de \_\_\_\_\_ .
  - a. materia orgánica muerta
  - b. plantas vivas
  - c. animales vivos
  - d. b y c
3. Las hifas que tienen pocos o ningún septo pertenecen a los \_\_\_\_\_ .
  - a. zigomicetos
  - b. ascomicetos
  - c. basidiomicetos
  - d. todas las anteriores
4. Las levaduras cuyas reacciones fermentativas producen el dióxido de carbono que da el volumen final al pan, son un ejemplo de \_\_\_\_\_ .
  - a. quitridios
  - b. zigomicetos
  - c. ascomicetos
  - d. basidiomicetos
5. Un extenso micelio dicariótico es la fase más conspicua del ciclo de vida de la mayoría de los \_\_\_\_\_ .
  - a. quitridios
  - b. zigomicetos
  - c. ascomicetos
  - d. basidiomicetos
6. El micelio de hongos pluricelulares es un entramado de filamentos, que recibe el nombre de \_\_\_\_\_ .

# Actividades de análisis de datos

**Batalla contra un hongo forestal.** El basidiomiceto *Armillaria ostoyae* es un parásito que infecta árboles vivos y se alimenta de ellos. Una vez que el árbol ha muerto, continúa alimentándose de sus restos. Las hifas de este hongo crecen desde las raíces de árboles infectados, al igual que de las raíces de los tocones muertos. Si estas hifas entran en contacto con raíces de un árbol sano, pueden invadirlo y causar una nueva infección.

Un grupo de patólogos de bosques canadienses plantearon como hipótesis que al remover los tocones de árboles infectados después de ser talados, ayudaría a disminuir la muerte de árboles. Para probar su hipótesis, los investigadores retiraron los tocones que quedaban después de talar los árboles. En un área control dejaron los tocones. Durante más de 20 años tomaron registro del número de muertes de árboles causadas por el parásito *A. ostoyae*. La **figura 22.12** muestra sus resultados.



**Figura 22.12** Resultados obtenidos de un estudio de largo plazo sobre cómo afectan las prácticas de tala el número de muertes causado por el hongo *A. ostoyae*. En el bosque experimental, los árboles fueron removidos en su totalidad, incluyendo el tocón (barras cafés). En el bosque control, los árboles fueron talados de manera convencional, dejando los tocones en el suelo del bosque (barras azules).

1. ¿Qué especies de árboles fueron más afectadas por *A. ostoyae* en los bosques control? ¿Cuáles fueron las menos afectadas?
2. Para la mayoría de las especies afectadas, ¿qué porcentaje de muertes causó *A. ostoyae* en los bosques control? ¿Y en los bosques experimentales?
3. Después de analizar los datos globales, ¿los resultados sustentan la hipótesis planteada por los científicos?

7. Un cuerpo fructífero es \_\_\_\_\_.
  - a. el órgano digestivo de un hongo
  - b. la única parte del individuo formada por hifas
  - c. una estructura reproductiva que libera esporas sexuales
  - d. la fase diploide del ciclo de vida de un basidiomiceto
8. Las esporas liberadas desde las laminillas de los cuerpos fructíferos son \_\_\_\_\_.
  - a. diploides
  - b. haploides
  - c. dicarióticas
9. Son hongos que producen esporas flageladas: \_\_\_\_\_.
  - a. quitridios
  - b. ascomicetos
  - c. zigomicetos
  - d. basidiomicetos
10. Las cianobacterias fijadoras de nitrógeno se asocian con frecuencia con un hongo para formar un(a) \_\_\_\_\_.
  - a. micelio
  - b. liquen
  - c. micorriza
  - d. micosis
11. Son hongos cuyas hifas crecen y se ramifican dentro de células de raíces, formando micorrizas: \_\_\_\_\_.
  - a. glomeromicetos
  - b. quitridios
  - c. zigomicetos
  - d. basidiomicetos
12. La histoplasmosis es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - a. micelio
  - b. liquen
  - c. micorriza
  - d. micosis
13. La plaga del árbol de castaño \_\_\_\_\_.
  - a. modificó la composición de los bosques del este de Estados Unidos
  - b. fue causada por la introducción de un hongo patógeno
  - c. se propagó por medio de esporas dispersadas por el viento
  - d. todas las anteriores
14. El ergotismo \_\_\_\_\_.
  - a. es ocasionado por la inhalación de esporas
  - b. produce alucinaciones y convulsiones
  - c. afecta a las personas inmunodeprimidas
  - d. todas las anteriores

15. Relaciona las moléculas con sus características.

___ hifa	a. produce esporas flageladas
___ quitina	b. es un componente de la pared celular de células vegetales
___ quitridio	c. asociación entre un hongo y uno o más fotoautótrofos
___ ascomiceto	d. filamento de un micelio
___ basidiomiceto	e. asociación entre un hongo y raíces
___ liquen	f. produce esporas sexuales en ascas
___ micorriza	g. varios de ellos forman cuerpos fructíferos compuestos por un tallo y sombrero

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Las infecciones en la piel causadas por hongos son persistentes. La administración de ungüentos y cremas puede no ser suficiente para eliminar los patógenos alojados en las capas más internas de la piel. Los medicamentos con propiedades fungicidas, administrados por vía oral, son mucho menos comunes que los antibióticos y además causan efectos secundarios. Considerando las relaciones evolutivas entre bacterias, hongos y humanos, reflexiona por qué es más difícil desarrollar fungicidas que antibióticos.
2. Algunos cuerpos reproductores de hongos tóxicos tienen colores brillantes característicos, los cuales pueden ser reconocidos por los animales que se alimentan de ellos. Una vez que se enferman al ingerirlos, los animales tienden a evitarlos. Otros hongos tóxicos lucen como hongos comestibles pero desprenden olores fuertes. Algunos científicos piensan que los fuertes olores son un mecanismo de defensa ante depredadores nocturnos. Explica el razonamiento.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Ciclo de vida de los zigomicetos; Hongos depredadores; Ciclo de vida de los basidiomicetos.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

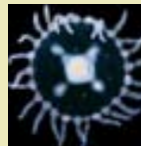
Este capítulo amplía tu conocimiento sobre órganos y tejidos (sección 1.2) y ciclos de vida animales (12.5), sobre genes homeóticos (10.3), fósiles (16.2, 16.5), estructuras análogas (16.8), especiación (17.10) y marcadores biológicos (18.5). Conocerás un uso alternativo de la quitina (3.3) y más efectos de la ósmosis (5.6). Aprenderás cómo los animales interactúan con los dinoflagelados (20.5), con los protistas que causan la malaria (20.6) y con las plantas con flor (21.8).



### Introduciéndote a los animales

Los animales son heterótrofos pluricelulares que digieren el alimento dentro de su cuerpo.

La mayoría de los animales puede moverse de un lugar a otro durante alguna o todas las fases de su ciclo de vida. Los animales evolucionaron, probablemente, a partir de un protista colonial. La gran mayoría de los animales modernos son invertebrados.



### Invertebrados con estructura sencilla

Las esponjas filtran su alimento del agua y tienen una estructura asimétrica, sin tejidos verdaderos. Los

cnidarios son depredadores, y su cuerpo tiene simetría radial con dos capas de tejido separadas por una matriz gelatinosa.

# 23 Animales I: Grupos mayores de invertebrados

## 23.1 Genes antiguos, nuevos medicamentos

Si te pidieran pensar en un animal, seguramente imaginarías algún **vertebrado**: un animal que tiene columna vertebral. Dentro de este grupo se encuentran mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces. Sin embargo, la gran mayoría de los animales (más de 97 por ciento) carecen de columna vertebral y se les conoce como **invertebrados**.

La mayoría de las especies de invertebrados representa un inmenso depósito de diversidad genética que no ha sido explorado. Por ejemplo, piensa en el caracol cono (del género *Conus*), un grupo que habita comúnmente en aguas templadas cercanas a la costa del Pacífico sur. Durante mucho tiempo los humanos hemos apreciado a los caracoles por los patrones elaborados de sus conchas (*derecha*). No obstante, los caracoles del género *Conus* interesan a los biólogos por otras razones. Los caracoles son depredadores y, como algunas serpientes, producen un veneno que facilita la captura de sus presas.

Los estudios dedicados a entender cómo funcionan esos venenos han conducido al desarrollo de nuevos medicamentos. Por ejemplo, *C. magus*, un caracol cono que se alimenta de peces, captura sus presas al arponearlas, inyectarles su veneno y después jalarlas hacia él. El veneno de este caracol contiene un péptido que interfiere con la capacidad para sentir dolor. Cuando es inyectado en un pez, el péptido impide que éste se convulsione por el dolor y pueda dañar el arpón del caracol. El ziconotide, un fármaco analgésico (comercializado con el nombre de Prialt), es la versión sintética del péptido de *C. magus*. Una ventaja de este péptido sobre la morfina y medicamentos similares es que el ziconotide no es adictivo. Los péptidos que componen el veneno de *C. geographus*, otra especie de caracol cono (imagen del lado *izquierdo*), pueden ayudar a controlar ataques y convulsiones.

Los estudios sobre péptidos de caracoles cono también han proporcionado información sobre la evolución de los genomas animales. Por ejemplo, el gen que codifica una enzima de la vía de producción del veneno de *C. geographus* también existe en moscas de la fruta y en humanos. Por lo tanto, dicho gen debió provenir de un ancestro común de caracoles, insectos y vertebrados, el cual debió existir hace 500 millones de años. Cuando estos grupos de animales divergieron, el gen mutó independientemente en cada linaje y, en consecuencia, la función de él cambió. En los huma-



nos, el producto del gen ayuda en la reparación de vasos sanguíneos, pero no se sabe cuál es su función en las moscas de frutas.

Este ejemplo apoya un principio de organización para el estudio de la vida. Mira atrás en el tiempo y descubrirás que todos los organismos están relacionados. En cada punto de ramificación del árbol evolutivo de los animales se presentó una mutación que modificó la bioquímica, el plan corporal o la conducta. Estas mutaciones son la fuente de caracteres únicos que define cada linaje.

Este capítulo se enfoca en los principales grupos de invertebrados. El capítulo siguiente continúa la historia, pero enfocado en los vertebrados y sus más cercanos parientes invertebrados. Aunque dos capítulos no son suficientes para hacerles justicia a tantas especies animales, sí nos alcanzarán para describir sus características principales, diversidad y tendencias evolutivas. Ten en cuenta que, aunque son estructuralmente más sencillos que los vertebrados, los invertebrados no son inferiores en términos evolutivos. La diversidad y longevidad de los linajes invertebrados es una evidencia de lo bien adaptados que están a su ambiente.

**invertebrado** Animal que no tiene columna vertebral.

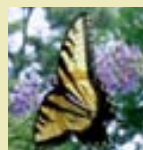
**vertebrado** Animal con columna vertebral.



### Invertebrados con simetría bilateral

La mayor parte de los animales tienen cuerpos con simetría bilateral y concentración de células nerviosas en la cabeza.

Todos los animales bilaterales tienen sistemas de órganos. En los gusanos planos, los órganos están rodeados por tejido. En otros animales bilaterales, los órganos residen dentro de una cavidad llena de fluido.



### Animales más exitosos

En términos de diversidad, los artrópodos son los animales más exitosos. Los crustáceos abundan en los mares, mientras que los insectos son el grupo de animales más diverso en tierra. Los insectos desempeñan papeles esenciales en los ecosistemas. También pueden alterar nuestra economía y salud.



### Sobre el camino hacia los cordados

Los equinodermos se encuentran en la misma rama del árbol evolutivo animal que los vertebrados (animales con columna vertebral). Los equinodermos adultos tienen una piel espínosa y un cuerpo con simetría radial. Las larvas presentan simetría bilateral, lo que sugiere que descienden de un ancestro bilateral.

## 23.2 Características y tendencias de los animales

- » No existe ninguna característica única que defina a todos los animales. Necesitaríamos una lista de ellas para mostrarte lo que los distingue de los demás organismos.
- « Vínculos a Ciclos de vida animal 12.5, Tejidos 1.2

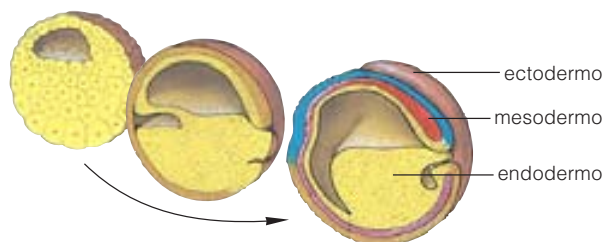
### ¿Qué es un animal?

Un **animal** es un organismo pluricelular heterótrofo cuyas células carecen de pared celular. A diferencia de los hongos, los animales ingieren su alimento y lo digieren dentro de su cuerpo. Casi todos los animales son móviles (se desplazan de un lugar a otro) durante todas o algunas fases de su ciclo de vida. Las células animales son diploides. Durante la reproducción sexual, la meiosis de células germinales especializadas produce gametos haploides. Los espermatozoides flagelados nadan hacia los óvulos, y tras la fecundación se forma un cigoto. Las células se diferencian conforme el animal se desarrolla desde su etapa de embrión (una fase temprana del desarrollo) hasta la fase adulta.

### Evolución de los planes corporales animales

La **figura 23.1** muestra el árbol evolutivo de los principales grupos animales cubiertos en este libro. Todos los animales descienden de un ancestro común pluricelular **1** y conforman el clado Metazoa.

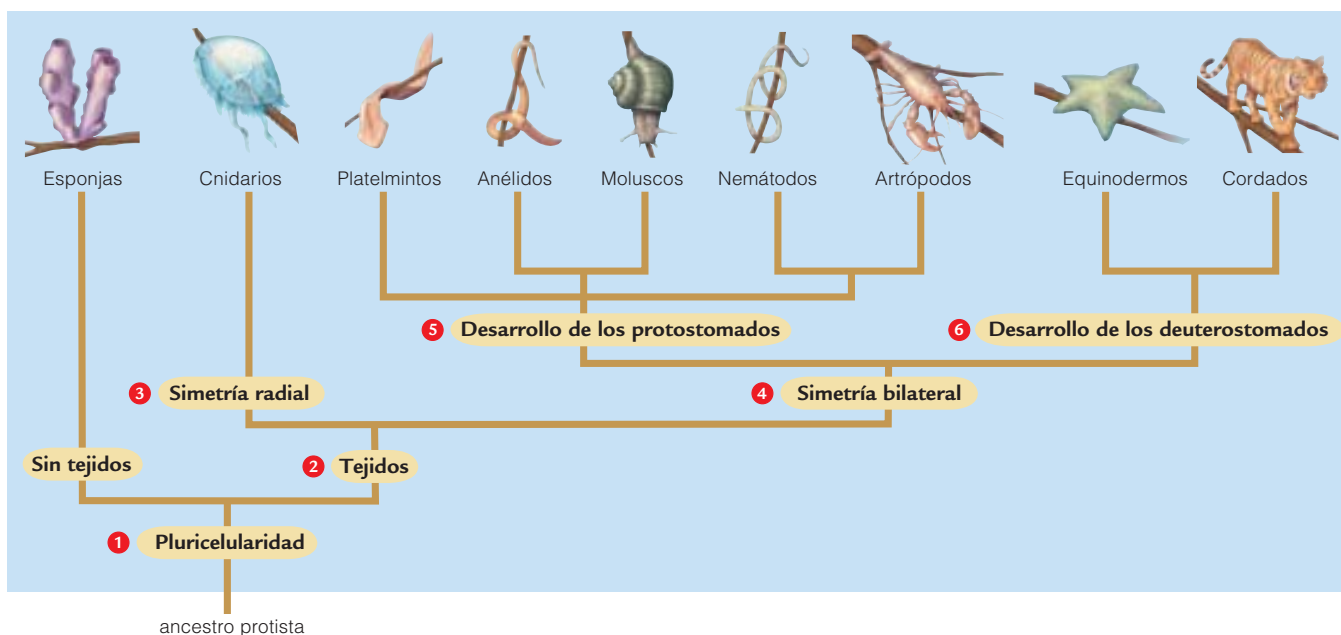
Los primeros animales debieron ser agregados celulares con un nivel de organización similar al que tienen las esponjas actuales. No obstante, la mayoría de los animales tienen tejidos **2**. Cada tejido está conformado por tipos celulares específicos arreglados de tal forma que pueden desempeñar una tarea definida. Los tejidos se desarrollan a partir de capas germinales embrionarias. En los



**Figura 23.2** Formación de las tres capas de un embrión animal. La mayoría de los embriones animales son de este tipo.

linajes animales más antiguos, los embriones tienen dos capas: la exterior es el **ectodermo** exterior y la interior el **endodermo**. En los linajes modernos, las células comienzan a reorganizarse formando una capa embrionaria media llamada **mesodermo** (**figura 23.2**). La evolución de un embrión de tres capas permitió incrementar la complejidad estructural. La mayoría de los grupos de animales tienen órganos derivados del mesodermo.

Los animales con estructuras más simples, como las esponjas, son asimétricos; es decir, no puedes dividir su cuerpo en partes iguales que sean como la imagen de un espejo. Las medusas, anémonas de mar y otros cnidarios tienen **simetría radial**: las partes del cuerpo se repiten alrededor de un eje central, como los rayos de una rueda **3**. Los animales radiales no tienen parte anterior ni posterior. Se unen a una superficie submarina o van a la deriva con las corrientes marinas. Por lo tanto, el alimento puede venir de cualquier dirección. La mayoría de los animales tienen **simetría bilateral**, tienen sus estructuras en pares, por lo que,



**Figura 23.1** Propuesta de un árbol evolutivo para los principales grupos animales basado en características morfológicas, del desarrollo y genéticas. Como todos los árboles de este tipo, esta es una hipótesis a revisión a la luz de nuevos datos.

» **Adivina:** ¿Qué grupo de invertebrados está relacionado de manera más estrecha con los cordados?

respuesta: Equinodermos



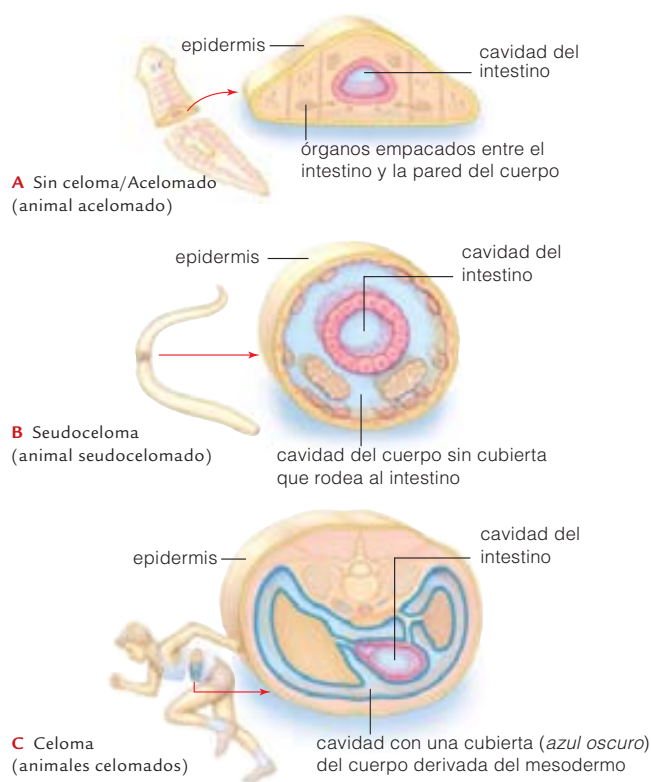
las partes izquierda y derecha del cuerpo son imágenes en espejo **4**. Generalmente, los animales bilaterales presentan **cefalización**, que consiste en que varias células nerviosas y estructuras sensoriales se concentran en la parte anterior (frente) del cuerpo. Los animales bilaterales se desplazan por el mundo con la cabeza por delante y utilizan sus estructuras sensoriales localizadas en ella para encontrar alimento y detectar amenazas potenciales.

La cabeza de la mayoría de los animales bilaterales tiene una abertura para la ingestión de alimentos. Los platelmintos o gusanos planos tienen cavidades digestivas en forma de saco. En estos organismos, el alimento y los desechos entran y salen por la misma abertura. Sin embargo, la mayoría de los animales bilaterales tienen un intestino completo tubular con una boca en un extremo y un ano en el extremo opuesto conocido como sistema digestivo. Partes del tubo pueden especializarse en ingerir el alimento, digerirlo, absorber nutrientes o compactar los desechos. A diferencia de las cavidades en forma de saco, el sistema digestivo completo puede desempeñar de modo simultáneo todas las tareas.

Dos linajes de animales bilaterales difieren en su desarrollo embrionario. En los **protostomados**, la abertura que aparece primero en la superficie del embrión se convierte en la boca **5**. *Proto* significa “primero” y *stoma* significa “abertura”. En los **deuterostomados**, la boca se desarrolla a partir de la segunda abertura embrionaria, y la primera se convierte en el ano **6**.

Una masa de tejidos y órganos rodea el intestino del platelminto (figura 23.3A), mientras que una cavidad llena de fluido rodea el intestino de la mayoría de los animales bilaterales. Algunos animales, como los nemátodos, contienen su intestino en una cavidad sin cubierta, llamada **seudoceloma** (figura 23.3B). En los animales bilaterales, sin embargo, es más común la presencia de **celoma**, una cavidad cubierta por un tejido derivado del mesodermo (figura 23.3C).

La presencia de un celoma o pseudoceloma relleno de fluido proporciona tres ventajas. La primera es que los materiales pueden difundir a través del fluido hacia las células del cuerpo. Segunda,



**Figura 23.3 Animada** Principales cavidades del cuerpo de animales bilaterales. **A** Platelminto, sin cavidad. **B** Nemátodo, con cavidad sin cubierta llena de fluido. **C** Vertebrado (humano) con una cavidad corporal cubierta por tejido derivado del mesodermo (azul oscuro).

los músculos pueden redistribuir el fluido para alterar la forma y provocar la locomoción del cuerpo. Tercera, los órganos no están rodeados por una masa de tejido, lo cual les permite crecer y moverse libremente.

La mayoría de los animales que presentan simetría bilateral también tiene un cierto grado de **segmentación**: la división de un cuerpo en unidades similares, repetidas una después de otra a lo largo del eje principal. Estos segmentos se observan claramente en los anélidos, por ejemplo en las lombrices de tierra. La segmentación abrió la puerta a la evolución de innovaciones del plan corporal. Cuando varios segmentos tienen estructuras que desempeñan la misma función, algunos de los segmentos pueden modificarse sin poner en riesgo las funciones fisiológicas elementales del animal.

### Para repasar en casa ¿Qué son los animales?

- ▶ Los animales son heterótrofos pluricelulares con cuerpos formados por células diploides sin pared celular. Los animales se desarrollan en etapas, y la mayoría son móviles.
- ▶ Los primeros animales no tenían simetría alguna. Las simetrías radial y bilateral evolucionaron posteriormente. La mayoría de los animales con simetría bilateral tienen celoma: una cavidad llena de fluido con una cubierta que se deriva del mesodermo.

**animal** Heterótrofo pluricelular con células sin pared celular. La mayoría ingiere alimento y son móviles, al menos durante una parte de su ciclo de vida.

**cefalización** Concentración de nervios y células sensoriales en la región de la cabeza.

**celoma** Cavidad del cuerpo cubierta por un tejido derivado del mesodermo.

**deuterostomados** Linaje de animales bilaterales cuya boca se deriva de la segunda abertura en la superficie del embrión.

**ectodermo** Capa exterior de tejido de un embrión animal.

**endodermo** Capa interna de tejido de un embrión animal.

**mesodermo** Capa media de tejido de un embrión animal.

**protostomados** Linaje de animales bilaterales en los cuales la primera abertura en la superficie del embrión da lugar a la boca.

**segmentación** Cuerpo que a lo largo se forma por unidades similares repetidas.

**seudoceloma** Cavidad corporal sin cubierta.

**simetría bilateral** Cuerpo cuyas estructuras se encuentran en pares de tal forma que las mitades izquierda y derecha son como las imágenes de un espejo.

**simetría radial** Cuerpos cuyas partes están arregladas alrededor de un eje central, como los radios de una rueda.



## 23.3 Origen animal y radiaciones tempranas

- › Los fósiles y la comparación genética entre especies modernas proporcionan evidencias sobre cómo se originaron y diversificaron los animales.
- ◀ Vínculos a Genes homeóticos 10.3, Marcadores biológicos 18.5, Especiación 17.10

### Origen colonial

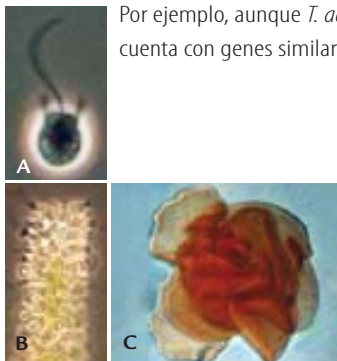
La teoría del origen colonial de los animales propone que los primeros animales evolucionaron a partir de un protista colonial. En un inicio, todas las células de la colonia eran similares. Cada una de ellas podía reproducirse y realizar todas las tareas básicas. Posteriormente, algunas mutaciones causaron que algunas células de la colonia se especializaran en algunas tareas y dejaran de hacer otras. Al principio, lo más probable es que estas células se especializaran en la captura de alimento y no en la formación de gametos. Las colonias que tenían células interdependientes y división del trabajo tuvieron una ventaja selectiva y favorecieron la evolución de nuevos tipos celulares. Con el tiempo, estos procesos dieron lugar a los primeros animales.

¿Cómo era la célula ancestral? Los **coanoflagelados**, los protistas modernos más cercanos a los animales, nos proporcionan algunas pistas. Coanoflagelado significa flagelo con collar. Alrededor del flagelo, los coanoflagelados tienen un collar de estructuras filiformes, llamadas microvelosidades (figura 23.4A). El movimiento del flagelo atrapa el alimento disuelto en el agua, a través de las microvelosidades, las cuales filtran las partículas. Como verás más adelante, las esponjas se alimentan por el mismo mecanismo. Algunos coanoflagelados son unicelulares, pero también hay formas coloniales (figura 23.4B).

### El animal más sencillo

Los estudios sobre representantes modernos de linajes animales antiguos pueden darnos una idea sobre cómo fueron los primeros animales. Un ejemplo de ello son los **placozoarios**: el grupo de animales más antiguo con representantes vivos. *Trichoplax adhaerens* es una especie marina de este grupo cuyos individuos adultos son asimétricos y miden alrededor de 2 milímetros de diámetro y 2 micras de grosor (figura 23.4C). Es el animal con la estructura corporal más simple, compuesto por tan sólo cuatro tipos de células. Es también el animal con el genoma más pequeño. Los placozoarios pueden desplazarse por la acción de células ciliadas localizadas en su superficie. *T. adhaerens* se alimenta de bacterias y algas.

Los estudios de *T. adhaerens* revelaron las bases genéticas de los caracteres que evolucionaron en linajes animales más recientes. Por ejemplo, aunque *T. adhaerens* no tiene células nerviosas, sí cuenta con genes similares a aquellos que codifican moléculas de



**Figura 23.4** **A** Coanoflagelado unicelular de vida libre. Un collar de microvelosidades rodea al flagelo. **B** Colonia de coanoflagelados. Algunos investigadores las consideran como un modelo para explicar el origen de los animales. **C** El placozoario *Trichoplax adhaerens*. Su cuerpo asimétrico de dos capas de células tiene cilios en la superficie. El color rojo se debe a que el individuo se alimenta de algas rojas.



**Figura 23.5** Fósil de *Spirigina*, un animal que formaba parte de la fauna de Ediacara que vivió hace 570 millones de años. Medía 3 centímetros de longitud y podría ser el ancestro de cuerpo blando de los artrópodos, uno de los grupos principales que se diversificó durante el periodo Cámbrico.

señalización del sistema nervioso humano. También posee un gen similar a los genes homeóticos, que regulan el desarrollo de las partes del cuerpo en animales más complejos.

### Evidencia fósil

Se han encontrado biomarcadores característicos de ciertas esponjas en depósitos cuya edad se estima en 600 millones de años. El registro fósil señala que hace 570 millones de años una gran variedad de organismos pluricelulares, incluidos algunos animales, habitaban en los océanos (figura 23.5). Los grupos de organismos de aquel periodo son conocidos como la fauna de Ediacara porque sus fósiles fueron descubiertos en los montes Ediacara, en Australia.

Durante el periodo Cámbrico, hace de 542 a 488 millones de años, los animales experimentaron una gran radiación adaptativa. Al final de dicho periodo, todos los linajes principales de animales estaban presentes en los océanos. ¿Qué fue lo que causó esta gran radiación adaptativa? Se cree que dos de las razones principales fueron el aumento de los niveles de oxígeno en la atmósfera y el cambio climático. Junto con la radiación adaptativa, el desplazamiento de los continentes, causado por el movimiento de las placas tectónicas, aisló a poblaciones animales en territorios definidos, aumentando la probabilidad de que ocurrieran especiaciones alopátricas. También contribuyeron algunos factores biológicos. Tan pronto como surgió el primer depredador, las mutaciones que produjeron partes del cuerpo endurecidas se favorecieron. La evolución de genes homeóticos debió acelerar este proceso. Las mutaciones sobre estos genes debieron permitir cambios adaptativos de las formas del cuerpo en respuesta a la depredación o a condiciones alteradas del hábitat.

**coanoflagelado** Integrante del grupo protista más cercano evolutivamente a los animales.

**placozoario** El animal moderno más sencillo, con un cuerpo asimétrico formado por cuatro tipos de células y un genoma pequeño.

### Para repasar en casa ¿Cómo surgieron y se diversificaron los animales?

- › El ancestro de todos los animales probablemente fue un protista colonial parecido a los coanoflagelados, el grupo protista más cercano a los animales.
- › Los placozoarios, el linaje más antiguo de animales, incluye una especie marina que contiene sólo cuatro tipos diferentes de células.
- › Los animales debieron surgir hace unos 600 millones de años. La gran radiación adaptativa ocurrida durante el Cámbrico debió ser estimulada por una combinación de factores ambientales y biológicos.

## 23.4 Esponjas

- ▶ Las esponjas carecen de tejidos y de órganos. Obtienen su alimento a través de su cuerpo poroso filtrando el agua que las rodea.

◀ Vínculo a Fagocitosis 5.8

### Características generales

Las **esponjas** (filo Porifera) son animales acuáticos asimétricos, que carecen de tejidos y órganos. Su estructura se asemeja a una colonia de coanoflagelados, pero con diferentes tipos de células y una mayor división del trabajo. La mayoría de estos organismos habitan en mares tropicales.

Una esponja adulta vive unida a una superficie, y tiene un cuerpo con numerosos poros. La superficie externa de su cuerpo está compuesta por células planas sin flagelo, mientras que la superficie interna está formada por células con flagelos rodeados por un collar. Entre ambas caras se encuentra una matriz gelatinosa (**figura 23.6A**).

La mayoría de las especies de esponjas se alimentan de bacterias que filtran del agua. Al igual que los coanoflagelados, el movimiento de los flagelos provoca que el agua pase a través de los collares de microvellosidades. Conforme el agua pasa a través de los poros del cuerpo, las bacterias y otras partículas son atrapadas en el collar de microvellosidades de la superficie interior, donde son rodeadas e introducidas a la célula por medio de fagocitosis. Todo el proceso digestivo es intracelular. En la matriz intermedia se encuentran células tipo ameba o amebocitos, que reciben el alimento de las células flageladas y lo distribuyen a través de todo el cuerpo.

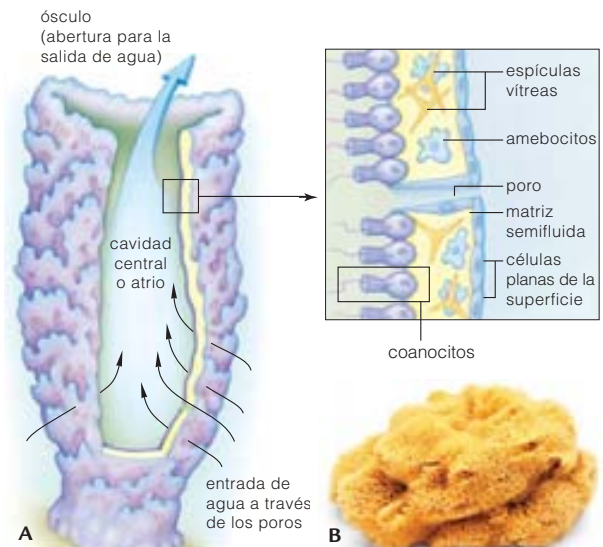
En muchas especies, las células de la matriz intermedia secretan proteínas fibrosas o puntas vítreas de sílice llamadas espículas. Estos materiales confieren soporte estructural y mantienen alejados a los depredadores. Algunas especies ricas en proteína son comercialmente importantes. Después de ser recolectadas del mar, estas esponjas son secadas, lavadas y blanqueadas. La proteína fibrosa permanece intacta y es vendida como producto de limpieza general y en específico para las duchas (**figura 23.6B**). Cada año se recolectan esponjas con un valor aproximado en el mercado de 40 millones de dólares estadounidenses.

### Reproducción

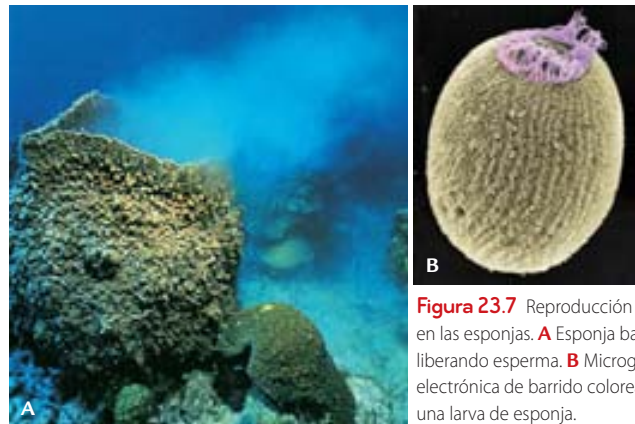
La esponja típica es **hermafrodita**, es decir, el mismo individuo produce ambos tipos de gametos: espermatozoides y óvulos. Los espermatozoides son liberados al agua (**figura 23.7A**) y nadan

#### Para repasar en casa ¿Qué son las esponjas?

- ▶ Las esponjas son organismos que se alimentan por medio de filtración de agua que contiene nutrientes, son asimétricos y no tienen tejidos ni órganos. Las fibras y las espículas vítreas en la pared corporal sostienen el cuerpo y contribuye a disuadir a los depredadores.
- ▶ Las esponjas son hermafroditas. Sus larvas ciliadas nadan cortas distancias antes de instalarse en un nuevo sitio y desarrollarse en individuos adultos.



**Figura 23.6 Animada** Cuerpo de una esponja. **A** Plan corporal de una esponja simple. Las células planas cubren la superficie externa y rodean los poros. Los coanocitos recubren los canales y cámaras internas. Las microvellosidades que conforman los collares funcionan como un tamiz que retiene bacterias y otras partículas nutritivas. **B** Restos ricos en proteína de una esponja de baño.



**Figura 23.7** Reproducción sexual en las esponjas. **A** Esponja barril liberando espermatozoides. **B** Micrografía electrónica de barrido coloreada de una larva de esponja.

hasta encontrar un óvulo, el cual permanece en el individuo parental. La fertilización produce un cigoto que se desarrolla en una larva ciliada (**figura 23.7B**). Una **larva**, es un organismo de vida libre, correspondiente a la fase sexualmente inmadura del ciclo de vida animal. Las larvas de esponjas nadan cortas distancias antes de instalarse en un sitio y desarrollarse en adultos.

Muchas esponjas se reproducen en forma asexual por gemación o por la ruptura de pequeños fragmentos que crecen y forman nuevos individuos. Algunas especies de agua dulce sobreviven ante condiciones adversas como bajos niveles de oxígeno, desecación o congelación, mediante la producción de gémulas: pequeños grupos de células en estado latente encerradas en una cubierta rígida. El viento dispersa las gémulas y aquellas que alcanzan un lugar habitable abandonan el estado de latencia y se desarrollan en nuevas esponjas.

**esponja** Invertebrado acuático que carece de tejidos u órganos; se alimenta filtrando bacterias y otras partículas contenidas en el agua.

**hermafrodita** Animal que produce espermatozoides y óvulos.

**larva** Fase temprana del ciclo de vida de algunos animales

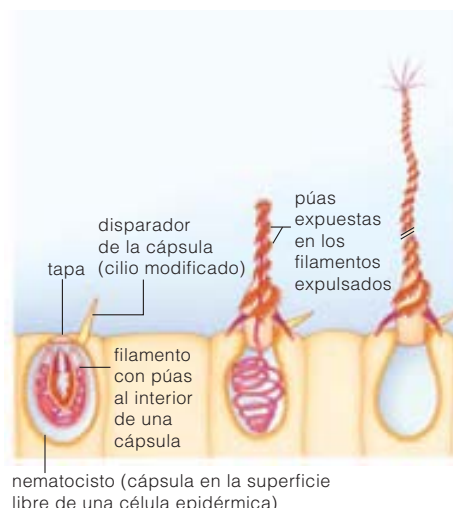
- › Casi todos los cnidarios habitan en los mares. Se distinguen por sus cuerpos con simetría radial y por la presencia de tentáculos que rodea la boca.
- ◀ Vínculo a Dinoflagelados 20.5

### Características generales

Los **cnidarios** (filo Cnidaria) son animales con simetría radial, como los corales, anémonas marinas y medusas o aguas malas. Casi todos son depredadores marinos. Presentan dos formas corporales: medusa o pólipo (figura 23.8). En ambas formas, una boca rodeada por tentáculos conduce hacia una cavidad gastrovascular en forma de saco, donde se realiza la digestión y el intercambio de gases.

Las medusas tienen forma de campana o sombrilla, con una boca localizada en la superficie inferior. La mayoría nadan o van a la deriva de las corrientes oceánicas. Los pólipos como las anémonas son tubulares y tienen un extremo unido al fondo. Tanto las medusas como los pólipos están compuestos de dos capas de tejido. La capa externa (epidermis) se deriva del ectodermo, mientras que la capa interna (gastrodermis) se origina del endodermo. La mesoglea, una matriz gelatinosa secretada, rellena el espacio entre ambas capas de tejido. Las medusas tienden a tener una abundante mesoglea y los pólipos menos.

El nombre del filo Cnidaria proviene de *cnidos*, palabra griega para designar a las ortigas, un tipo de planta espinosa urticante. Los tentáculos de los cnidarios tienen células urticantes (cnidocitos) que contienen un solo tipo de organelos llamados **nematocistos**. Los nematocistos ayudan a capturar presas y además son un mecanismo de defensa. El nematocisto contiene un filamento enrollado debajo de una tapa con bisagra (figura 23.9), algo así como un resorte comprimido en una caja. Cuando algo toca el dis-



**Figura 23.9 Animada** Nematocisto en acción. En respuesta al contacto del disparador, la cápsula del nematocisto se vuelve más permeable. La cápsula se presuriza conforme el agua se difunde hacia su interior, provocando que el filamento se libere. Las púas del filamento detienen a la presa.

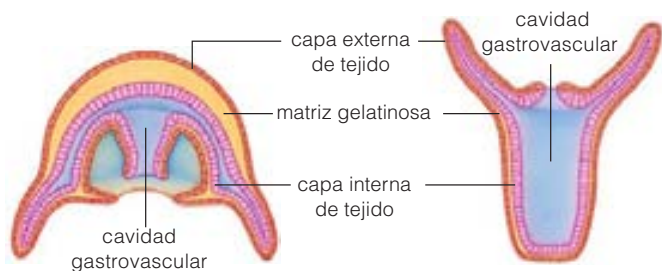
parador del nematocisto, la tapa se abre. El filamento enrollado se dispara y expulsa un filamento cubierto por púas, las cuales enganchan a la presa. Posteriormente, los tentáculos atraen a la presa hacia la boca y la depositan dentro de la cavidad gastrovascular. Al interior de la cavidad, células diferenciadas en glándulas secretan enzimas que digieren a la presa.

Ocasionalmente, los nadadores activan accidentalmente la liberación del nematocisto al tocar un coral o alguna medusa. Normalmente, los nematocistos sólo causan irritación de la piel, pero los nematocistos de un grupo de medusas conocidas como cubomedusas pueden llegar a causar la muerte.

Los movimientos coordinados de los tentáculos necesitan la intercomunicación entre células nerviosas y células contráctiles. Los cnidarios tienen un sistema nervioso descentralizado llamado **red nerviosa**. Esta red de células nerviosas se extiende por todo el cuerpo. El movimiento de tentáculos y otras partes del cuerpo ocurre cuando una célula nerviosa envía una señal a una célula contráctil para que ésta se acorte. La contracción de estas células redistribuye la mesoglea, al igual que un globo lleno de agua cambia de forma al aplicarle presión. La mesoglea es un **esqueleto hidrostático**, es decir, un fluido encerrado sobre el que las células contráctiles ejercen presión para inducir el movimiento.

### Ciclos de vida y diversidad de los cnidarios

Dependiendo del grupo, los ciclos de vida de los cnidarios pueden comprender ambas formas, pólipos y medusas, o sólo una de ellas. La figura 23.10 muestra el ciclo de vida de *Obelia*, un hidrozooario que forma tanto pólipos como medusas. Para que se lleve a cabo la reproducción sexual, la medusa debe desarrollarse a partir de un pólipo. La forma de medusa produce y libera gametos que se fusionan, formando un cigoto. Como en la mayoría de los cnidarios, el cigoto de *Obelia* da lugar a una larva bilateral ciliada que nada cortas distancias antes de asentarse y desarrollarse en



**A** Diagrama de un corte transversal de una medusa (izquierda) y un pólipo (derecha).



**B** Medusa del hidrozooario *Obelia*.



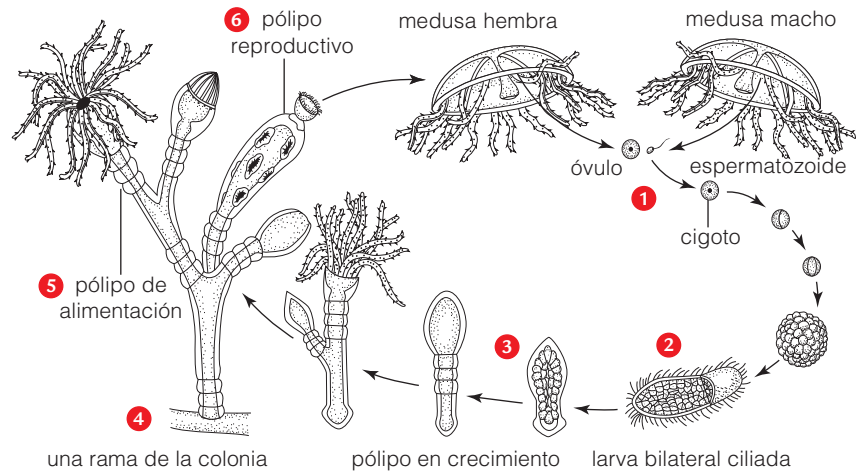
**C** Pólipo de una anémona de mar.

**Figura 23.8 Animada** Plan corporal de los cnidarios.



**Figura 23.10 Animada** Ciclo de vida de *Obelia*, un hidrozario con fases de medusa y pólipo. La **figura 23.8B** es una fotografía de la fase de medusa.

- 1 La medusa es la fase sexual. Cada medusa produce óvulos o espermatozoides y los libera hacia el agua. Los dos tipos de gametos se fusionan para formar un cigoto.
- 2 El cigoto se desarrolla en una larva bilateral ciliada.
- 3 La larva nada distancias cortas antes de asentarse y desarrollarse en pólipo.
- 4 El pólipo crece y se reproduce asexualmente, hasta conformar una colonia ramificada.
- 5 Algunas ramas de la colonia se especializan en la captura e ingestión de alimento.
- 6 Otras ramas producen y liberan medusas que inician la fase sexual del ciclo.



pólipos. Una colonia crece en forma asexual cuando nuevos pólipos se ramifican a partir de los viejos.

Las anémonas marinas (**figura 23.8C**), los corales (**figura 23.11A**) y las hidras (**figura 23.11B**) no tienen fase de medusa en sus ciclos de vida. Durante la reproducción sexual, los gametos son formados en los pólipos. Los pólipos también se reproducen asexualmente por gemación.

Los arrecifes de coral son colonias de pólipos cubiertas por un esqueleto calcáreo y estructuradas a partir del carbonato de calcio que secretan los corales. Algunas especies de dinoflagelados fotosintéticos habitan dentro de los tejidos del pólipo, formando una asociación mutualista. El protista recibe refugio y dióxido de carbono por parte del coral y, a cambio, le proporciona azúcares y oxígeno. Cuando un coral pierde a su socio fotosintético, ocurre un fenómeno conocido como blanqueo coralino y puede llegar a morir por falta de nutrientes.

Los sifonóforos son colonias de cnidarios que flotan y que van a la deriva de las corrientes marinas. La especie más conocida de este grupo es la fragata portuguesa (*Physalia*) que parece un solo animal en la **figura 23.11C**. Sin embargo, este organismo está conformado por varios pólipos especializados. El flotador lleno de gas es un pólipo especializado, al igual que los apéndices que capturan y digieren a sus presas. También hay pólipos especializados en la producción de gametos.

### Decaimiento de los corales, ascenso de las medusas

El aumento de la temperatura y de la contaminación de los mares puede contribuir a dos tendencias opuestas observadas en las poblaciones actuales de cnidarios. Los corales formadores de arrecifes están en pleno decaimiento, mientras que el crecimiento

**cnidario** Invertebrado con simetría radial, conformado por dos capas de tejido; captura a sus presas con tentáculos decorados con púas.

**esqueleto hidrostático** Aquél presente en algunos invertebrados; es una cámara llena de fluido sobre la cual actúan músculos ejerciendo presión para redistribuir el fluido.

**nematocisto** Organelo punzante exclusivo de los cnidarios.

**red nerviosa** Entramado de células nerviosas que permiten el movimiento y otras conductas de los cnidarios.



**Figura 23.11** Variaciones en la estructura de pólipos.

**A** Los pólipos de un arrecife coralino. Cada pólipo secreta carbonato de calcio y la acumulación de las secreciones conforma el esqueleto del arrecife.

**B** Una hidra, uno de los pocos cnidarios de agua dulce, capturando a una pulga marina.

**C** La fragata portuguesa (también conocida como burbuja azul) está formada por cuatro tipos de pólipos: el flotador lleno de gas, pólipos especializados en la captura de presas, pólipos digestivos y pólipos productores de gametos. Los nadadores que tocan sus tentáculos terminan con marcas rojas muy dolorosas.

exponencial de las poblaciones de medusas se está volviendo algo habitual. El decaimiento de los arrecifes no sólo representa una amenaza para los corales, sino también para la gran cantidad de especies que habitan en los arrecifes coralinos. El aumento en el número de medusas también representa un problema, porque son un peligro para los nadadores, obligan a cerrar playas y pueden llegar a obstruir tuberías submarinas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los cnidarios?

- » Los cnidarios son depredadores con simetría radial y dos capas de tejido.
- » Sus dos formas, pólipos y medusas tienen tentáculos con nematocistos rodeando la boca, cuya apertura conduce a la cavidad gastrovascular.
- » El desplazamiento de las medusas ocurre cuando se envía una señal desde la red nerviosa hacia las células contráctiles.



## 23.6 Platelmintos

- ▶ La mayor parte de los platelmintos, o gusanos planos, habitan en el mar, pero algunos otros viven en ambientes de agua dulce o en el interior de otros animales.
- ◀ Vínculos a Órganos y sistemas 1.2, Ósmosis 5.6

En esta sección comenzamos la exploración de los protostomados, uno de los dos linajes de animales con simetría bilateral. Los **platelmintos**, o gusanos planos (filo Platelmineto), son gusanos cuyos sistemas de órganos tienen un arreglo bilateral, pero no tienen cavidad corporal (como se muestra en la **figura 23.3A**). Los platelmintos se desarrollan a partir de un embrión de tres capas como los demás protostomados.

Los platelmintos se dividen en tres linajes: turbelarios, céstodos y tremátodos. Los turbelarios típicos habitan en mares tropicales (**figura 23.12**). Sin embargo, una minoría se desarrolla en agua dulce y algunos otros viven en ambientes terrestres húmedos. Todos los céstodos y tremátodos son parásitos de animales.

### Estructura de un platelminto de vida libre

Las **planarias** son un tipo de turbelarios que habitan comúnmente en estanques. Se deslizan impulsadas por el movimiento de cilios que cubren la superficie del cuerpo. Su intestino en forma de saco y está altamente ramificado (**figura 23.13A**). Los nutrientes y el oxígeno difunden desde las finas ramificaciones del intestino hacia todas las células del cuerpo. Estos gusanos no tienen ano, por lo que el alimento y los desechos deben ingresar y ser expulsados por la boca. Sorprendentemente, la boca no se encuentra en la cabeza, sino que está localizada en el extremo de un tubo muscular que se extiende desde la superficie ventral (inferior) del animal.

Hay una evidente cefalización. La cabeza de las planarias contiene receptores químicos y manchas oculares sensibles a la luz. Estas estructuras sensoriales envían mensajes a un cerebro sencillo

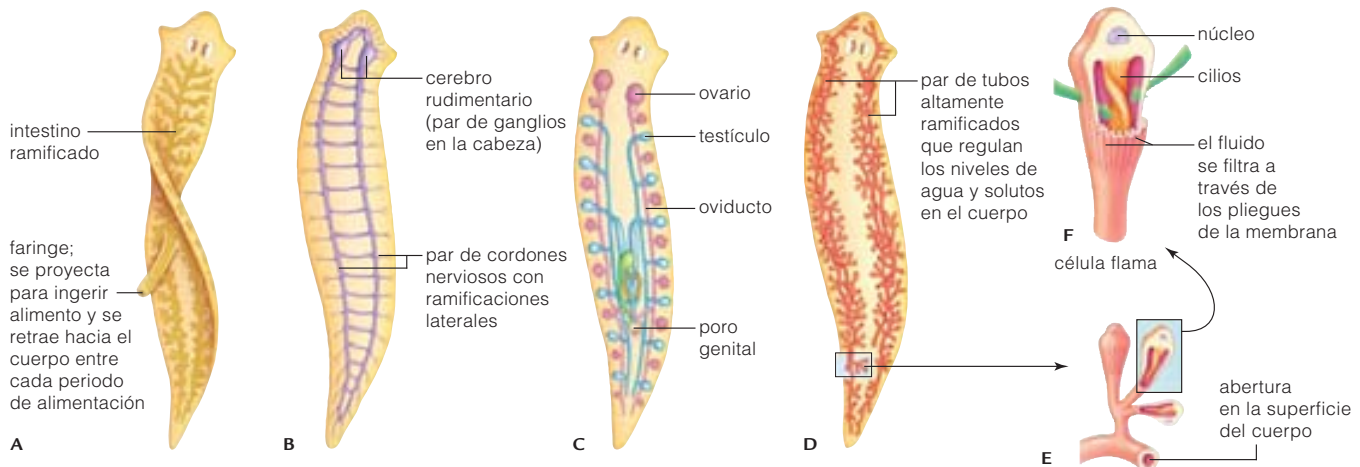


**Figura 23.12** Un platelminto marino. Los colores brillantes son comunes en estos gusanos que habitan en arrecifes coralinos.

compuesto por pares de cuerpos de células nerviosas (ganglios). Varios cordones nerviosos se extienden desde la cabeza y corren a lo largo del cuerpo (**figura 23.13B**).

Las planarias son hermafroditas: contienen órganos sexuales femeninos y masculinos (**figura 23.13C**). Sin embargo, un individuo no puede fertilizar sus propios óvulos: deben aparearse con otra planaria. Estos organismos también pueden reproducirse asexualmente al dividir su cuerpo en dos partes a través del eje principal. Posteriormente, cada porción reconstruye las partes faltantes. La reconstrucción también puede llevarse a cabo si se corta una planaria en dos partes.

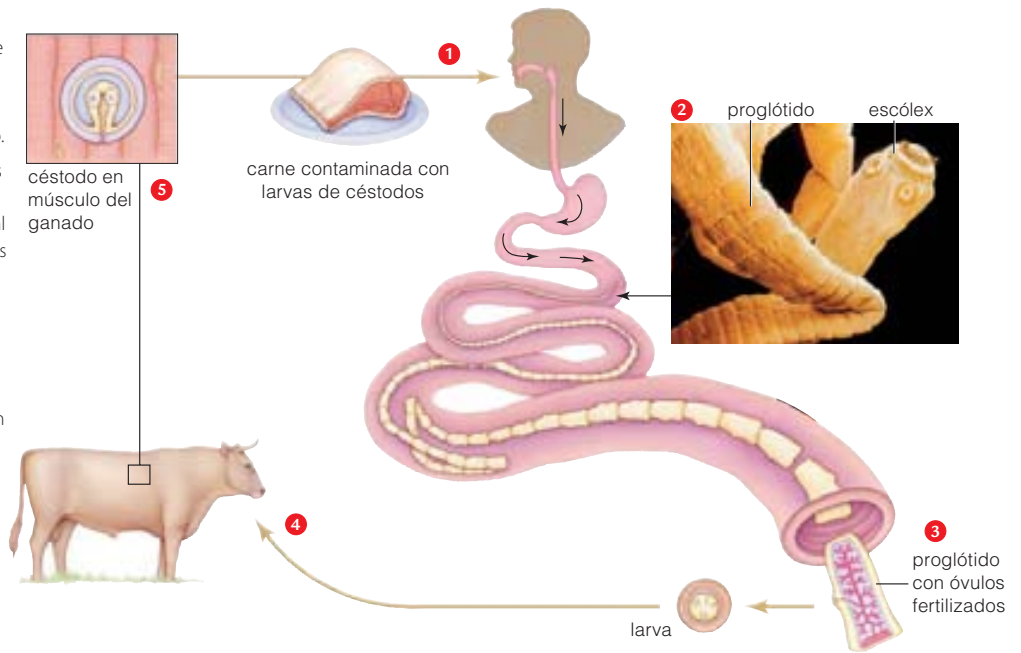
El fluido del cuerpo de una planaria contiene más solutos que su ambiente de agua dulce, por lo cual el agua tiende a fluir, por ósmosis, hacia el interior del cuerpo. Un sistema de tubos regula los niveles internos de agua y solutos. Células flamíferas (en forma de flama), con un penacho de cilios móviles, conducen cualquier exceso de agua dentro al interior del sistema tubular, el cual se abre en un poro de la superficie del cuerpo (**figura 23.13D-F**).



**Figura 23.13 Animada** Sistemas de órganos de la planaria, un gusano plano. **A** Sistema digestivo. Este intestino ramificado en forma de saco está conectado con la faringe, que se proyecta para la ingestión de alimentos y se retrae cuando no hay ingestión. **B** Sistema nervioso. **C** Sistema reproductivo. **D-F** Sistema regulador hídrico.

**Figura 23.14 Animada** Ciclo de vida de la solitaria (*Taenia saginata*).

- 1 Una persona consume carne mal cocida contaminada con la fase latente del céstodo.
- 2 El gusano utiliza su escólex con ganchos y ventosas para anclarse a la pared intestinal de su hospedero humano. El gusano crece al añadir nuevas unidades del cuerpo, llamadas proglótidos. Con el transcurso del tiempo puede llegar a alcanzar varios metros de longitud.
- 3 Cada proglótido produce espermatozoides y óvulos, los cuales se fusionan. Los proglótidos con óvulos fertilizados se liberan del cuerpo por medio de las heces del hospedero.
- 4 El ganado come hierba contaminada, ya sea con proglótidos o con larvas.
- 5 La fase larval forma un quiste en los músculos del ganado.



### Tremátodos y céstodos: parásitos

Tanto céstodos como tremátodos son platelmintos parásitos. Las etapas inmaduras suelen habitar en uno o más hospederos intermedios, para después reproducirse dentro de su hospedero principal. Por ejemplo, los caracoles acuáticos son los hospederos intermedios del tremátodo de la sangre (*Schistosoma*). Este gusano sólo puede reproducirse al interior de un mamífero, como los humanos. Los humanos se infectan al caminar en aguas donde habitan caracoles infectados por el tremátodo. El gusano atraviesa su piel y se reproduce al interior del cuerpo del hospedero, causando la enfermedad conocida como esquistosomiasis. Alrededor de 200 millones de personas en todo el mundo padecen esta enfermedad muy común en Asia.

Al igual que los tremátodos, los céstodos son parásitos que habitan y se reproducen en el intestino de animales vertebrados. La cabeza del céstodo tiene una estructura con ganchos o ventosas, llamada escólex, cuya función es anclarse de la pared del intestino. Detrás de la cabeza se encuentran unidades corporales conocidas como proglótidos.

A diferencia de las planarias los céstodos no tienen intestino, sino que se alimentan de los nutrientes ingeridos por su hospedero, los cuales se difunden a través de la pared del cuerpo.

La figura 23.14 describe el ciclo de vida del céstodo *Taenia sagitaria*, mejor conocido como solitaria. La larva entra al cuerpo de una persona cuando ésta consume carne de res mal cocida, contaminada con larvas 1. Dentro del intestino, el gusano crece al formar nuevos proglótidos detrás del escólex 2. Cada proglótido es hermafrodita, y sus gametos pueden fertilizarse si provienen de diferentes proglótidos. Los proglótidos más viejos (los más alejados del escólex) contienen óvulos fertilizados y se escinden del cuerpo del gusano para liberarse junto con las heces 3. Los óvulos fertilizados pueden sobrevivir durante meses antes de ser ingeridos por el ganado, su hospedero intermedio 4. Una vez dentro del ganado, el gusano se encista en los músculos de su hospedero 5.

El consumo de carne contaminada de puerco o pescado también puede causar una infección por céstodos. Se ha detectado que muchos brotes de infecciones causadas por gusanos que infectan pescados provienen de carne cruda de salmón. El congelar los pescados durante una semana antes de su consumo puede eliminar el riesgo de infección incluso si la carne se ingiere cruda.

#### Para repasar en casa ¿Qué son los platelmintos?

- Los platelmintos, o gusanos planos, son animales bilaterales cefalizados que presentan un intestino en forma de saco, sistema nervioso simple y un sistema que regula el contenido de fluidos internos. Sus órganos se desarrollan a partir de tres capas de tejido embrionario. Los platelmintos no tienen cavidades corporales.
- Los platelmintos de vida libre incluyen varias especies marinas de los trópicos y las planarias de agua dulce.
- Los tremátodos y céstodos son platelmintos parásitos. Ambos grupos incluyen especies que infectan humanos.

**planaria** Platelminto de vida libre y de agua dulce.

**platelminto** Invertebrado con simetría bilateral, que tiene órganos, pero que carece de cavidades corporales, por ejemplo, una planaria o un céstodo.

- › Los anélidos son gusanos segmentados que habitan en ambientes acuáticos o que viven enterrados bajo el suelo.
- ◀ Vínculo a Quitina 3.3

Los **anélidos** son gusanos bilaterales celomados y con un cuerpo segmentado de forma distinta en el interior que en el exterior. La mayoría de las especies son gusanos marinos conocidos como poliquetos. Otros grupos son los oligoquetos (que incluyen a las lombrices de tierra) y las sanguijuelas (*Hirudinea*). Prácticamente, todos los segmentos de los poliquetos y oligoquetos poseen cerdas reforzadas por quitina, llamadas quetas. De ahí provienen los nombres de poliquetos (*poli-* muchas) y oligoquetos (*oligo-* pocas).

### Poliquetos marinos

Los poliquetos marinos más conocidos son los gusanos de arena (figura 23.15A). Comúnmente, estos gusanos son vendidos como carnada para pesca en agua salada. Los gusanos de arena utilizan sus mandíbulas reforzadas con quitina para capturar otros invertebrados de cuerpo blando. Cada segmento de su cuerpo tiene un par de apéndices en forma de pala, los cuales les permiten enterrarse en los sedimentos y perseguir a sus presas.

Otros poliquetos tienen modificaciones sobre este plan corporal básico. Los gusanos abanico y los gusanos plumero habitan dentro de un tubo formado a partir de la mezcla de una mucosidad secretada y granos de arena. El extremo donde se localiza la cabeza se proyecta desde el tubo y sus tentáculos elaborados capturan el alimento que pasa suspendido en el agua (figura 23.15B).

### Sanguijuelas

Las sanguijuelas (*Hirudinea*) habitan normalmente en agua dulce, pero algunas son marinas y otras viven en ambientes terrestres húmedos. El cuerpo de las sanguijuelas carece de quetas conspicuas, pero tiene una ventosa en cada uno de sus extremos. La mayoría de las sanguijuelas son carroñeras y depredadoras de otros invertebrados. Una minoría ataca a vertebrados, perfora su piel y succiona su sangre (figura 23.16).

La saliva de las sanguijuelas que succionan sangre contiene una proteína que evita que la sangre se coagule mientras el anélido



**Figura 23.16** La sanguijuela *Hirudo medicinalis* se alimenta de sangre humana. Una sanguijuela se adhiere a la piel mediante ventosas localizadas en ambos extremos del cuerpo, después extraen sangre gracias a la acción de mandíbulas reforzadas con quitina.

se alimenta. Por esta razón, los médicos que vuelven a colocar un dedo o una oreja gravemente dañados aplican sanguijuelas en la zona intervenida. La presencia de sanguijuelas evita que se formen coágulos indeseados dentro de los vasos sanguíneos.

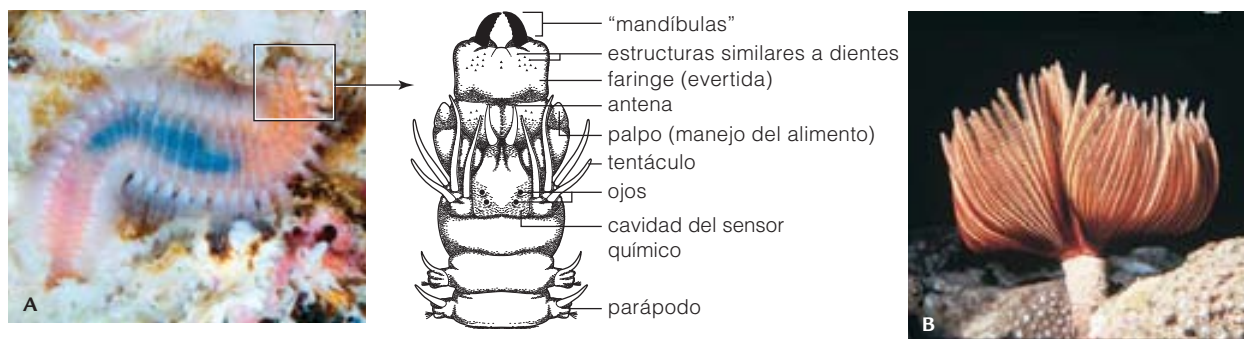
### Lombrices de tierra: oligoquetos que se entierran

Los oligoquetos incluyen especies marinas y de agua dulce, pero las más conocidas, sin duda, son las lombrices de tierra. Consideremos su cuerpo en detalle, como un ejemplo representativo de la estructura de los anélidos (figura 23.17).

El cuerpo de una lombriz de tierra está segmentado en el interior y en el exterior. La capa más externa es una cutícula de proteínas secretadas. Los surcos visibles en su superficie corresponden a divisiones internas. Un celoma lleno de fluido recorre el cuerpo a lo largo. El cuerpo está dividido en cámaras celómicas, de tal manera que cada segmento contiene una cámara.

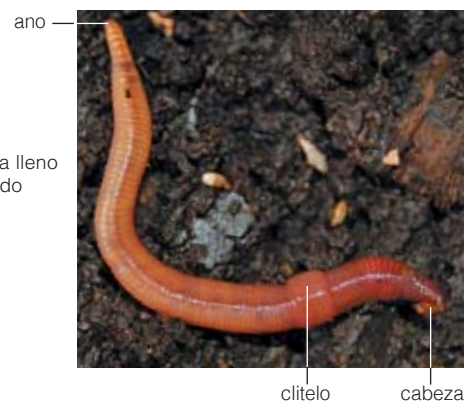
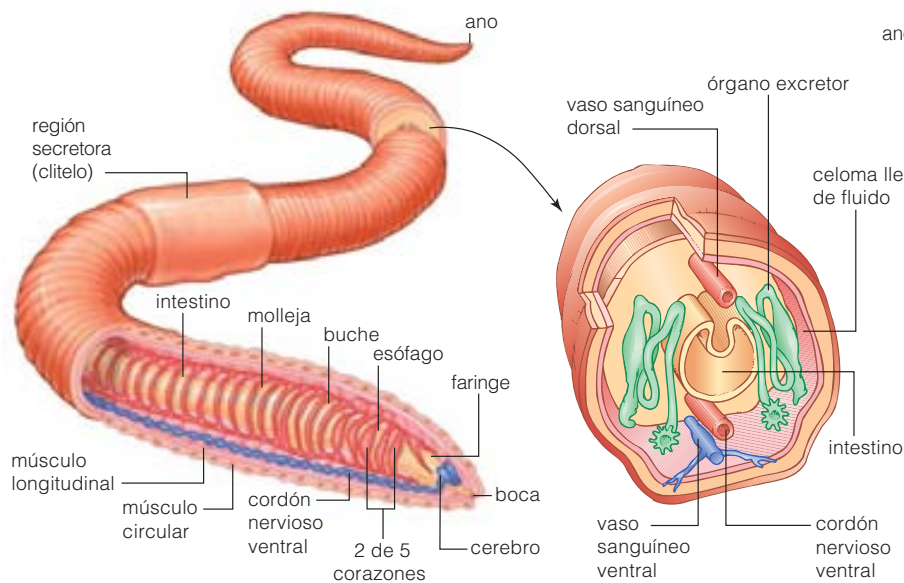
El intercambio de gases se realiza a través del cuerpo, y un **sistema circulatorio cerrado** distribuye el oxígeno. En dicho sistema, la sangre fluye a través de un sistema continuo de vasos sanguíneos. Todo tipo de intercambio entre la sangre y los tejidos se realiza a través de la pared de los vasos. Los corazones, localizados en la región anterior, proporcionan la presión necesaria para bombear la sangre.

La lombriz de tierra tiene un sistema digestivo completo, el cual se extiende a través de todas las cámaras celómicas. Las lombrices son carroñeras que ingieren partículas del suelo, de donde obtienen y digieren residuos orgánicos. Las lombrices mejoran el suelo al aflojar sus partículas y excretar pequeñas partículas de materia orgánica, las cuales



**Figura 23.15** Poliquetos. **A** El gusano de arena utiliza sus varios apéndices para enterrarse en sedimentos marinos. Es un depredador activo con mandíbulas reforzadas. **B** El gusano plumero secreta un tubo rígido dentro del cual habita. Las extensiones de la cabeza, que asemejan plumas, capturan alimento del agua. Posteriormente, los cilios mueven a las presas al interior de la boca.





**>> Adivina:** ¿Por qué algunas veces las personas describen el cuerpo de animales celomados, por ejemplo las lombrices, como “un tubo dentro de un tubo”?

Respuesta: Un tubo, el intestino, se localiza dentro de otro tubo, la pared del cuerpo. El celoma lleno de fluido yace entre ambos tubos.

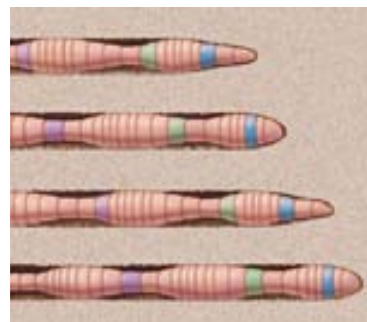
**Figura 23.17 Animada** Plan corporal de la lombriz de tierra. Cada segmento contiene una cámara celómica llena de órganos. El intestino, los cordones nerviosos ventral y dorsal, y los vasos sanguíneos dorsal y ventral recorren todas las cámaras celómicas.

pueden ser fácilmente aprovechadas por organismos descomponedores. Las excreciones de lombrices son comercializadas como fertilizante.

La mayoría de los segmentos tiene un par de órganos excretores que regulan la composición del soluto y el volumen del fluido celómico. Cada órgano colecta fluido celómico, ajusta su composición y expulsa desechos a través de un poro en la pared del cuerpo.

La conducta de las lombrices es coordinada por un cerebro simple. Un par de cordones nerviosos se extienden desde el cerebro y recorren todo el cuerpo. El cerebro recibe información desde los órganos sensoriales, como los órganos sensibles a la luz localizados en la pared del cuerpo. El cerebro también coordina la locomoción.

Las lombrices de tierra tienen dos conjuntos de músculos: músculos longitudinales paralelos al eje mayor del cuerpo y músculos circulares alrededor del eje menor del cuerpo. La contracción de estos músculos, ejerce presión sobre el fluido celómico atrapado en el interior de los segmentos del cuerpo, causando que éstos cambien de forma. Cuando un músculo longitudinal de un segmento se contrae, el segmento se acorta y ensancha. Cuando un músculo circular se contrae el segmento se alarga y adelgaza. El gusano se desplaza conforme olas coordinadas de contracción recorren el cuerpo (figura 23.18).



**Figura 23.18** Cómo se desplazan las lombrices terrestres a través del suelo. El celoma lleno de fluido funciona como un esqueleto hidrostático. Músculos longitudinales y circulares, que funcionan en oposición, ejercen presión sobre el fluido. La actividad coordinada de los músculos altera la forma de los segmentos y provoca ondas de contracción. El extremo frontal del gusano es empujado hacia adelante, después las quetas son extendidas para anclar el frente y jalar los segmentos traseros.

Las lombrices son hermafroditas, pero no pueden autofecundarse. Durante el apareamiento, un órgano secretor, el clitelo, produce una mucosa que mantiene unidos a dos individuos mientras intercambian esperma. Posteriormente, el clitelo secreta una envoltura sedosa que contiene los huevos fertilizados.

**anélido** Gusano segmentado, con un celoma, un sistema digestivo completo y un sistema circulatorio cerrado.

**sistema circulatorio cerrado** Sistema circulatorio en el cual la sangre fluye a través de una red continua de vasos; todos los materiales son intercambiados a través de la pared de los vasos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los anélidos?

- Los anélidos son gusanos celomados con simetría bilateral, segmentados, que tienen un sistema digestivo completo y un sistema circulatorio cerrado.
- El grupo incluye especies acuáticas y a las célebres lombrices terrestres.



- » ¿Existe un molusco típico? La respuesta es no. Este grupo comprende más de 100 000 especies, incluyendo a pequeños caracoles en las copas de los árboles, almejas que se entierran y a depredadores gigantes del océano.
- ◀ Vínculo a Estructuras análogas 16.8

Los **moluscos** (filo Mollusca) son invertebrados con simetría bilateral y un celoma reducido. La mayoría son habitantes marinos, pero algunos otros viven en agua dulce o en tierra. Todos los moluscos tienen un manto, una extensión de la parte superior de la pared corporal parecida a una falda que cubre la cavidad del manto (figura 23.19). En los moluscos que tienen concha, la concha está formada por un material rico en carbonato de calcio, similar al de los huesos, secretado por el manto. Normalmente, los moluscos acuáticos poseen uno o más órganos respiratorios, llamados branquias, dentro de la cavidad del manto rellena de fluido. Todos los moluscos tienen un sistema digestivo completo. En la mayoría de ellos, la boca contiene una rádula, un órgano similar a la lengua, pero fortalecido por quitina.

Con más de 100 000 especies, los moluscos son el segundo grupo más diverso, sólo superado por los artrópodos. Los moluscos se dividen en tres grupos principales: gasterópodos, bivalvos y cefalópodos (figura 23.20).

### Gasterópodos

Los **gasterópodos** son el linaje de moluscos más diverso. Su nombre significa pie de estómago (*gaster*, “estómago” y *podos*, “pie”), la mayoría de las especies se desliza sobre un extenso pie muscular que constituye gran parte de la masa corporal inferior (figura 23.20A). En las especies que tienen concha, ésta suele ser de una sola pieza y en forma espiral.

Los gasterópodos tienen una cabeza bien definida que suele tener ojos y tentáculos sensoriales. En muchas de las especies acuáticas, una parte del manto forma un sifón inhalante, es decir, un tubo que conduce agua hacia la cavidad del manto. Al igual que los bivalvos, los gasterópodos tienen un **sistema circulatorio abierto**, compuesto por vasos sanguíneos que no forman un circuito continuo. En este sistema, la sangre se filtra directamente desde los vasos sanguíneos hacia los tejidos antes de regresar al corazón. Cuando la sangre se encuentra fuera de los vasos, las células de los tejidos intercambian sustancias directamente con ella.

Los gasterópodos incluyen a los únicos moluscos terrestres, representados por los caracoles y las babosas (figura 23.21A,B).

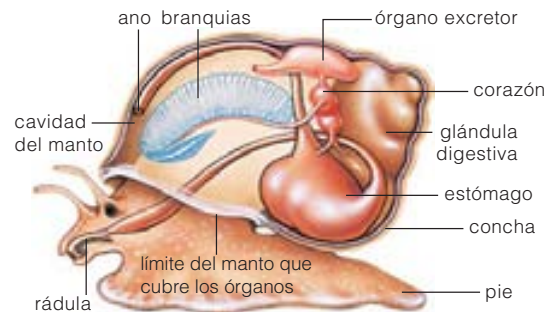


Figura 23.19 Plan corporal de un caracol acuático y micrografía de una rádula.

En estos organismos un pulmón sustituye a las branquias. Cuando el animal se desplaza sobre superficies secas y abrasivas las glándulas localizadas en el pie secretan una mucosidad que lo protege. En la mayoría de los moluscos, los sexos están separados, pero los terrestres suelen ser hermafroditas. A diferencia de otros moluscos, cuya fase temprana corresponde a una larva nadadora, los embriones de estos grupos se desarrollan directamente en adultos.

Como carecen de una concha protectora, las babosas terrestres y marinas deben defenderse por otros mecanismos. Algunas de ellas secretan sustancias desagradables, otras se alimentan de medusas y almacenan los nematocistos para utilizarlos como defensa. Por ejemplo, las extensiones que decoran el cuerpo del nudibranquio *Flabellina iodinea*, conocido como manta española, realizan intercambio de gases, pero también contienen nematocistos para defenderse de sus depredadores (figura 23.21C).

### Bivalvos

Los **bivalvos** incluyen a varios moluscos de los cuales nos alimentamos, entre ellos ostras, almejas, mejillones y escalopos (figura 23.20B). Todos los bivalvos tienen una concha dividida en dos partes unidas por una bisagra, formada por músculos poderosos. La contracción de estos músculos, jala las dos valvas y cierra la concha, protegiendo el cuerpo de la desecación y del ataque de depredadores. Los bivalvos no tienen cabeza. En varias especies, sin embargo, la presencia de ojos sencillos, arreglados alrededor del límite del manto, ayudan a detectar posibles amenazas. La mayoría de los bivalvos se alimenta al pasar agua a través de la cavidad del manto,



A Gasterópodo (pie de estómago)



B Bivalvo (concha en dos partes)



C Cefalópodos (pies en la cabeza)

Figura 23.20 Representantes de los tres linajes más importantes de moluscos.

**Figura 23.21** Variaciones del plan corporal de los gasterópodos. **A** Los caracoles y **B** babosas terrestres están adaptados a la vida en ambientes secos, ejemplo de ello es que las branquias son reemplazadas por un pulmón. El rastro de baba que dejan al desplazarse por una superficie es una mucosidad secretada por el pie.

**C** Algunos nudibrancios, como la manta española se alimentan de cnidarios de los cuales almacenan sus nematocistos al interior de sus coloridos órganos respiratorios.



y atrapando alimento en las branquias. El movimiento de cilios dirige las partículas atrapadas en la mucosidad hacia la boca.

## Cefalópodos

Los **cefalópodos** incluyen a calamares (figura 23.20C), nautilus (figura 23.22A) y pulpos (figura 23.22B). Todos son depredadores y tienen, además de la rádula, apéndices en forma de picos en la boca. Los cefalópodos se mueven por propulsión a chorro. Para ello, conducen agua al interior de la cavidad del manto y después fuerzan la salida en un canal del sifón en forma de embudo. El pie ha sido modificado en brazos o tentáculos que se extienden desde la cabeza. Cefalópodo significa “cabeza con pies” (*cefalos*, “cabeza” y *podos*, “pie”).

Hace 500 millones de años, grandes cefalópodos con enormes conchas en forma de cono eran los depredadores más temidos en los océanos. Actualmente, los nautilus son los únicos que tienen una concha externa, otros cefalópodos perdieron la concha o la tienen muy reducida. Los peces mandibulados evolucionaron hace unos 400 millones de años, por lo cual la competencia con este grupo favoreció cambios morfológicos en los cefalópodos. Los animales con conchas más pequeñas serían los más ágiles y veloces. Un estilo de vida más veloz requirió cambios adicionales, por ejemplo, los cefalópodos son los únicos moluscos que tienen un sistema circulatorio cerrado. La competencia con los peces también favoreció el desarrollo de una mejor vista. Al igual que los vertebrados, los cefalópodos tienen ojos con lentes que enfocan la luz. Puesto que los moluscos y los vertebrados no son parientes cercanos, suponemos que este tipo de estructuras evolucionaron en forma independiente en ambos grupos.

Los cefalópodos incluyen a los invertebrados más veloces (calamares), los de mayor tamaño (calamares gigantes) y los más inteligentes (pulpos). De todos los invertebrados, los pulpos tienen el cerebro más grande en proporción con su masa corporal, además son los organismos que muestran una conducta más compleja.



**Figura 23.22** Cefalópodos. **A** Nautilus y **B** pulpo.

**bivalvo** Molusco con una concha de dos partes unidas por una bisagra.  
**cefalópodo** Molusco depredador con un sistema circulatorio cerrado; se desplaza por propulsión a chorro.  
**gasterópodo** Molusco en el cual la parte inferior del cuerpo es un extenso “pie”.  
**molusco** Invertebrado con un celoma reducido y un manto.  
**sistema circulatorio abierto** Sistema en el cual la sangre abandona los vasos sanguíneos para filtrarse a los tejidos antes de regresar al corazón.

### Para repasar en casa ¿Qué son los moluscos?

- Los moluscos son animales bilaterales, de cuerpo blando, celomados y los únicos con un manto que cubre su cuerpo.
- Incluyen caracoles y babosas que se deslizan sobre un enorme pie, bivalvos con conchas de dos partes y cefalópodos impulsados por propulsión a chorro.

## 23.9 Nemátodos

- Los nemátodos son uno de los grupos de animales más abundantes. Una muestra de un metro cuadrado de sedimentos de aguas poco profundas, puede contener un millón de nemátodos; una muestra de suelo superficial, muestra del tamaño de una taza, también está repleta de ellos.

Los **nemátodos** o gusanos redondos (filo Nematoda) son animales de cuerpo redondo, bilaterales y no segmentados que tienen un pseudoceloma y un cuerpo cubierto por una cutícula (figura 23.23). Esta cutícula, rica en colágeno, es plegable y muda continuamente entre las diferentes etapas de crecimiento. La **muda** es la sustitución de una cubierta corporal (o de pelo o plumas).

La mayoría de los nemátodos son especies de vida libre que miden menos de 5 milímetros de longitud. El nemátodo del suelo *Caenorhabditis elegans* es un modelo de estudio en el campo de la genética. Tiene el mismo tipo de tejidos complejos que los animales, pero es transparente y su cuerpo está formado por 959 células, además de reproducirse muy rápidamente. El tamaño de su genoma es 1/30 del nuestro. Estas características permiten a los científicos seguir el destino de cada célula durante el desarrollo.

Aunque la mayoría de los nemátodos son descomponedores de vida libre en suelos o agua, algunos parasitan plantas y animales. Algunos de los parásitos animales alcanzan longitudes impresionantes. Un nemátodo que habita en el interior de los cachalotes puede llegar a medir 13 metros de longitud.

Algunos nemátodos parásitos causan daños a la salud humana, sobre todo en los países en vías de desarrollo. El consumo de carne de cerdo o de animales silvestres mal cocidos puede causar la infección por *Trichinella spiralis*. Este nemátodo se mueve desde el intestino hacia la sangre y los músculos. El resultado de la infección es la triquinosis, una enfermedad muy dolorosa que puede llegar a ser mortal.

*Wuchereria bancrofti* y algunos otros nemátodos causan filariasis linfática. Infecciones repetidas de estos parásitos provocan lesiones en vasos linfáticos, liberando la linfa que se deposita en piernas y pies (figura 23.24A). El nombre común de esta enfermedad es elefantiasis, en referencia a la deformación de piernas llenas de fluido que asemejan patas de elefante. Los mosquitos transportan la fase larval de los gusanos hacia su hospedero.

*Ascaris lumbricoides* es otro nemátodo de gran tamaño, el cual infecta a más de 1000 millones de personas, la mayoría en Asia y América Latina (figura 23.24B). Las personas se infectan cuando

**muda** Sustitución periódica de una capa externa o de una parte del cuerpo.

**nemátodo** Gusano no segmentado con pseudoceloma y una cutícula que muda conforme el animal crece.



**Figura 23.24** Nemátodos parásitos. **A** La pierna hinchada de una persona es un síntoma de filariasis linfática. Esta enfermedad causa un daño permanente a los vasos linfáticos, por lo que el fluido continuará acumulándose en la pierna, incluso cuando el parásito ha sido eliminado. **B** Nemátodo vivo (*Ascaris lumbricoides*). Este parásito intestinal causa dolor estomacal, vómito y apendicitis.

comen sus huevos, los cuales sobreviven en suelos y se introducen a la boca a causa de malos hábitos de higiene. Cuando varios gusanos adultos ocupan el tracto digestivo, pueden llegar a obstruirlo.

Los anquilostomas también infectan a más 1000 millones de personas. En su fase juvenil habitan en el suelo y cortan la piel para penetrar en el cuerpo, donde migran por los vasos sanguíneos hacia los pulmones. De ahí escalan por la tráquea y entran al tracto digestivo de su hospedero. Una vez dentro del intestino delgado se unen a la pared intestinal y succionan sangre.

Los oxiuros infectan a niños. Los gusanos hembra miden menos de 1 milímetro de longitud, abandonan el recto por las noches y dejan huevos cerca del ano. La migración causa comezón y, tras rascarse, los huevos pueden depositarse debajo de las uñas. Desde ahí pueden ser transportados a la comida o a los juguetes. Si se ingieren, los huevos propagan la infección.

### Para repasar en casa ¿Qué son los nemátodos?

- Los nemátodos, o gusanos redondos, son animales con simetría bilateral y una cutícula que muda conforme el organismo crece. Los órganos que conforman los sistemas llenan casi por completo el pseudoceloma. Algunos nemátodos son plagas de cultivos agrícolas o parásitos humanos.



**Figura 23.23 Animada** Plan corporal de *Caenorhabditis elegans*, un nemátodo de vida libre en el cual los sexos están separados; el de la foto es una hembra.



## 23.10 Claves de la diversidad de artrópodos

- Los artrópodos son el grupo de invertebrados más diverso. Varias características contribuyen a su éxito.
- ◀ Vínculo a Quitina 3.3

### Grupos principales

Los **artrópodos** (filo Arthropoda) son animales bilaterales con un exoesqueleto rígido y articulado, un intestino completo, un sistema circulatorio abierto y un celoma reducido. Los linajes modernos incluyen quelicerados (arañas y parientes cercanos), crustáceos (langostas, camarones y cangrejos), milípedos, centípedos e insectos. Antes de revisar la diversidad del grupo, discutiremos las seis adaptaciones clave que contribuyeron a su éxito evolutivo.

### Adaptaciones clave de los artrópodos

**Exoesqueleto endurecido** Los artrópodos tienen una cutícula (una secreción que recubre el cuerpo) de quitina, proteínas y ceras, conocida como **exoesqueleto**, es decir, un esqueleto externo. El exoesqueleto protege a las especies acuáticas ante el ataque de depredadores. Cuando algunos grupos invadieron los hábitats terrestres, los ayudó a mantener el agua y a sostener sus cuerpos.

Un exoesqueleto duro no restringe el tamaño del cuerpo, porque los artrópodos, al igual que los nemátodos, mudan periódicamente. Las hormonas controlan la muda, induciendo la formación de una cutícula suave debajo de la anterior, la cual será eliminada posteriormente (figura 23.25A).

**Apéndices articulados** Si la cutícula fuera uniforme en grosor y dureza, impediría el movimiento. Las cutículas de los artrópodos se adelgazan en las articulaciones, las regiones donde se encuentran las partes duras del cuerpo. La contracción de los músculos que se extienden por las articulaciones hace que la cutícula se doble, de tal forma que algunas partes se mueven en relación con las otras. *Artrópodo* significa “patas articuladas” (figura 23.25B).

**Segmentos modificados** En los primeros artrópodos, los segmentos de cuerpo eran más o menos similares. Sin embargo, de sus descendientes, los segmentos se fusionaron o modificaron para realizar tareas especializadas. Por ejemplo, entre los insectos, unas extensiones delgadas de la pared de algunos segmentos desarrollaron las alas (figura 23.25C).

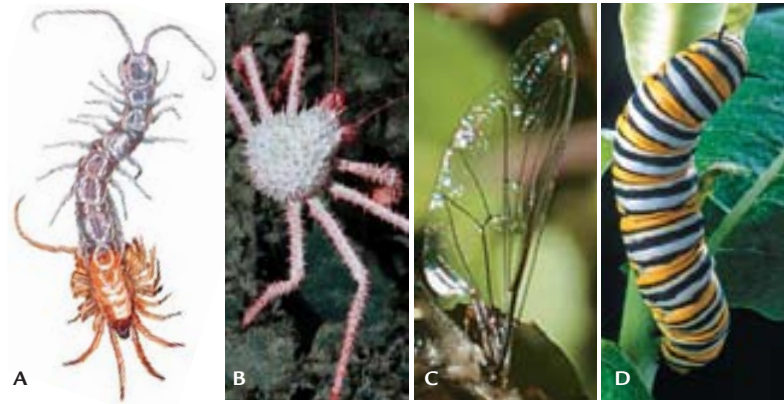
**Estructuras respiratorias** Los artrópodos acuáticos tienen una o más branquias para el intercambio de gases. Aquellos que habitan en ambientes terrestres tienen tubos que conducen el aire,

**antena** Estructuras sensoriales de algunos artrópodos localizadas en la cabeza; detectan contacto y olores.

**artrópodo** Invertebrado con patas articuladas y un exoesqueleto endurecido que muda periódicamente.

**exoesqueleto** Partes externas endurecidas a las que se unen músculos que permiten su movimiento.

**metamorfosis** Transformación espectacular de un cuerpo durante la transición entre larva y adulto.



**Figura 23.25** Algunas características que contribuyeron al éxito de los artrópodos.

- A** Exoesqueleto endurecido. Este centípedo está mudando su exoesqueleto (*gris*).
- B** Apéndices articulados, como las patas de los cangrejos.
- C** Segmentos modificados. Esta ala se encuentra unida a un segmento del tórax de una mosca.
- D** Etapas del desarrollo especializadas. Esta larva de una mariposa monarca se alimenta de hojas de plantas, en cambio, la mariposa adulta, del néctar de las flores.

los cuales comienzan en poros superficiales, se ramifican en tubos más delgados y llevan el oxígeno a todos los tejidos internos.

**Especializaciones sensoriales** La mayoría de los artrópodos tiene uno o más pares de ojos: órganos que exploran el mundo visual. Excepto los quelicerados, también poseen **antenas** pareadas que detectan olores y estímulos mecánicos.

**Etapas especializadas del desarrollo** Las tareas de sobrevivencia y reproducción están divididas entre las diferentes etapas del desarrollo, especialmente entre los insectos. Individuos de varias especies presentan **metamorfosis**: algunos tejidos experimentan una transformación cuando las etapas embrionales realizan la transición a la forma adulta. La típica etapa inmadura se especializa en alimentarse y crecer rápidamente, mientras que la adulta se especializa en la reproducción y dispersión. Como ejemplo de lo anterior, las orugas mastican hojas y se transforman en mariposas capaces de volar, sorber néctar, aparearse y depositar sus huevos (figura 23.25D). Las diferencias entre las fases del desarrollo son adaptaciones a condiciones específicas en el ambiente, incluyendo cambios estacionales de la disponibilidad de alimento, agua y refugio. El tener cuerpos tan distintos también evita que los adultos y los juveniles compitan por los mismos recursos.

### Para repasar en casa ¿Qué características contribuyen al éxito evolutivo de los artrópodos?

- Los artrópodos son un grupo muy diverso y ampliamente distribuido. Tienen un exoesqueleto endurecido, segmentos modificados, apéndices especializados y estructuras respiratorias y sensoriales que contribuyen a su éxito evolutivo.
- En varias especies, el éxito también se debe a una división de trabajo entre diferentes etapas del ciclo de vida, como larvas, juveniles y adultos.



## 23.11 Arañas y sus parientes

- › Los quelicerados incluyen a los cangrejos herradura, pero la mayoría son arácnidos que habitan en tierra.
- ◀ Vínculo a Enfermedades bacterianas causadas por garrapatas 19.7



A



B



C



D



E

**Figura 23.26** Ejemplos de quelicerados. **A** Tarántula, una araña. **B** Cangrejo herradura (*Limulus*). Su larga espina dirige su nado. **C** Escorpión. Su último segmento tiene un agujón y los pedipalpos son pinzas con las cuales capturan a sus presas. **D** Una garrapata recién alimentada de sangre. **E** Ácaro del polvo, mide menos de 0,5 milímetros de longitud.

Los **quelicerados** tienen un cuerpo dividido en cefalotórax (fusión de la cabeza y el tórax) y abdomen (figura 23.26A), y pares de patas se unen al cefalotórax. La cabeza tiene ojos, pero no antenas. Los pares de apéndices de alimentación, llamados quelíceros, localizados cerca de la boca, son los que dan el nombre al grupo. Otro par de apéndices, llamados pedipalpos, yacen entre los quelíceros y las primeras patas. La apariencia y función de los pedipalpos varía entre los grupos de quelicerados.

Los cangrejos herradura son un linaje antiguo de quelicerados y el único que habita en el mar. Se alimentan de almejas y gusanos. Una coraza en forma de herradura protege al cefalotórax (figura 23.26B). El último segmento del cuerpo, el telson, evolucionó en una espina larga que funciona como timón cuando el cangrejo nada. También ayuda al animal a posicionarse correctamente cuando una ola lo golpea. La espina no produce veneno. Cada primavera, los cangrejos herradura depositan sus huevos a lo largo de la costa atlántica y del Golfo de México, huevos que sirven como alimento para algunas aves migratorias.

Los **arácnidos** incluyen arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros. Todos ellos tienen cuatro pares de patas y habitan en tierra. Los escorpiones y las arañas producen veneno que los ayuda a someter a sus presas. Los escorpiones inyectan su veneno por medio de un agujón localizado en su telson (figura 23.26C). Sus pedipalpos evolucionaron en largas pinzas. Las arañas inyectan su veneno por medio de una mordida. Sus quelíceros en forma de colmillos tienen glándulas venenosas. De las 38 000 especies de arañas, alrededor de 30 producen venenos que dañan a los humanos.

La mayoría de las arañas nos benefician indirectamente al alimentarse de insectos que llegan a ser plagas. Algunas son depredadores pasivos. Utilizan un par de estructuras hilanderas, localizadas en su abdomen, para expulsar seda y tejer redes para capturar a sus presas. Otras, como las tarántulas y arañas saltadoras, son cazadores activos que acechan y atrapan a presas incautas. Todas las garrapatas son parásitos que succionan la sangre de vertebrados (figura 23.26D). Algunas de las que muerden a humanos pueden transmitir bacterias que causan enfermedades, como la enfermedad de Lyme.

Los ácaros son un grupo altamente diverso que incluye parásitos, depredadores y carroñeros (figura 23.26E). La mayoría mide menos de un milímetro de longitud.

**arácnidos** Artrópodos que habitan en ambientes terrestres y que tienen cuatro pares de patas; incluye a arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros.  
**quelicerados** Subgrupo de los artrópodos, cuyos miembros tienen estructuras especializadas para alimentarse (quelíceros) y no tienen antenas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los quelicerados?

- › Los quelicerados incluyen cangrejos herradura y arácnidos. Los cangrejos herradura son un linaje antiguo y el único que habita en el mar. Los arácnidos habitan en tierra, tienen ocho patas y carecen de antenas.

➤ La mayor parte de los artrópodos marinos son crustáceos. Deben el sobrenombre de “insectos de los mares” a su sorprendente diversidad y abundancia.

Los **crustáceos** son un grupo de artrópodos predominantemente marinos que tienen dos pares de antenas. Algunos habitan en agua dulce y algunos otros, como las cochinillas, habitan en tierra.

Los pequeños crustáceos abundan en los océanos y son una fuente de alimento importante para animales de mayor tamaño. El kril (eufáusidos) tiene cuerpo similar al de los camarones, pero sólo mide unos pocos centímetros de longitud y nada en las aguas superficiales de los océanos (figura 23.27A). Es tan abundante y nutritivo que la ballena azul, que pesa más de 100 toneladas, puede subsistir alimentándose casi en su totalidad de kril, que filtra de las aguas oceánicas. La mayoría de los copépodos son también marinos, aunque algunos habitan en ambientes de agua dulce (figura 23.27B).

Las larvas de los percebes nadan, pero los adultos están encerrados en una concha calcificada que se ancla a muelles, rocas o incluso a ballenas. Estos crustáceos filtran su alimento del agua con unas patas que parecen plumas (figura 23.27C). Como los adultos no se mueven, debes pensar que el apareamiento es complicado, sin embargo, los percebes tienden a asentarse en grupos, y la mayoría de ellos son hermafroditas. Un individuo extiende su pene, varias veces mayor que su cuerpo, hacia sus vecinos para fecundarlos.

Langostas, cangrejos y camarones pertenecen al mismo subgrupo de crustáceos (decápodos). Todos se alimentan en el fondo del mar y tienen cinco pares de patas caminadoras (figura 23.28). En algunas langostas y cangrejos, el primer par de patas se encuentran modificadas como pinzas.

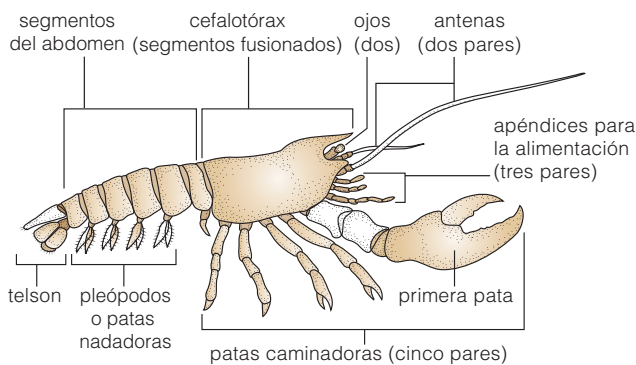


Figura 23.28 Plan corporal de una langosta (*Homarus americanus*).

**Para repasar en casa ¿Qué son los crustáceos?**

➤ Los crustáceos son un grupo de artrópodos predominantemente marinos con antenas. Incluyen a los artrópodos más grandes. Varias especies son el alimento de otros animales, entre ellos los humanos.

Al igual que todos los artrópodos, los cangrejos mudan conforme crecen (figura 23.29). Algunos cangrejos araña se toman muy en serio el crecimiento. Sus patas pueden llegar a medir más de un metro de longitud y son los artrópodos más grandes que se conocen.

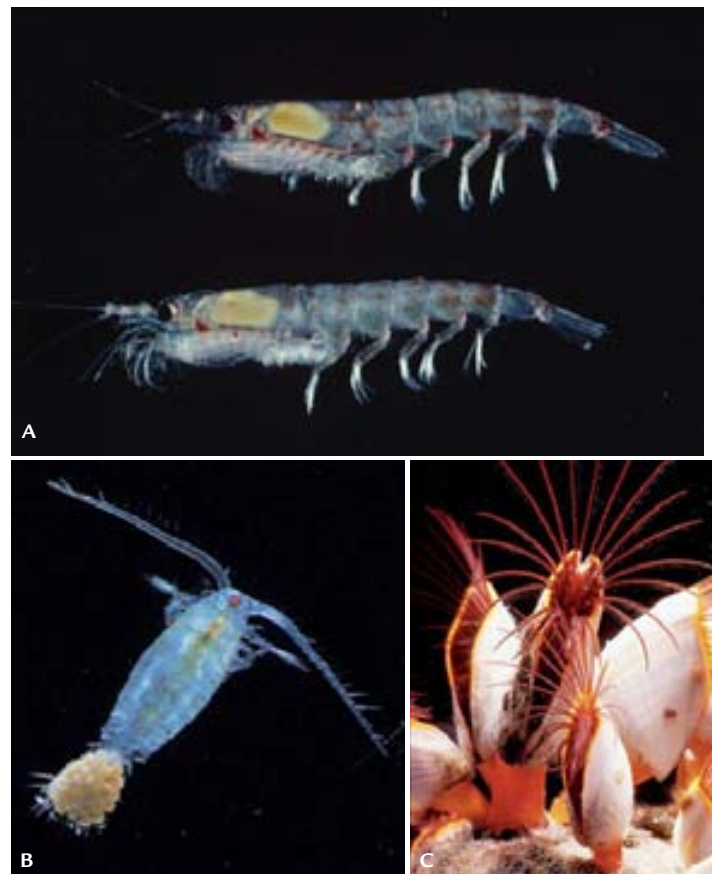


Figura 23.27 Ejemplos de crustáceos. **A** Kril del antártico, mide menos de 6 centímetros de longitud. **B** Copépodo hembra de vida libre que habita en los Grandes Lagos, mide cerca de 1 milímetro de largo. Puedes observar los huevos. **C** Un percebe capturando alimento con sus patas articuladas.

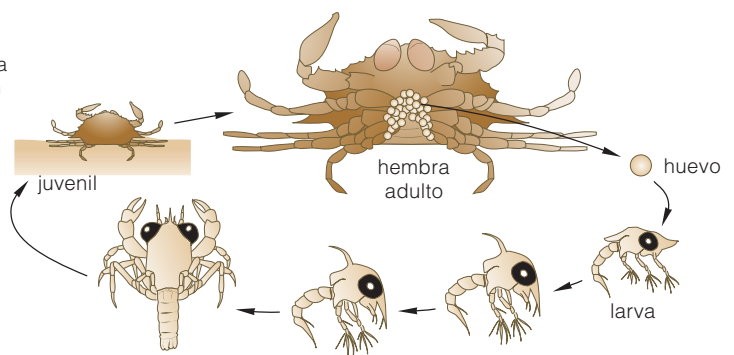


Figura 23.29 **Animada** Ciclo de vida de un cangrejo. Las fases larval y juvenil mudan repetidamente y crecen en forma considerable antes de madurar en adultos.

**crustáceos** Artrópodos predominantemente marinos tienen dos pares de antenas; por ejemplo camarones, cangrejos, langostas y percebes.

› Los artrópodos son el filo animal más diverso y los insectos son los artrópodos más diversos.

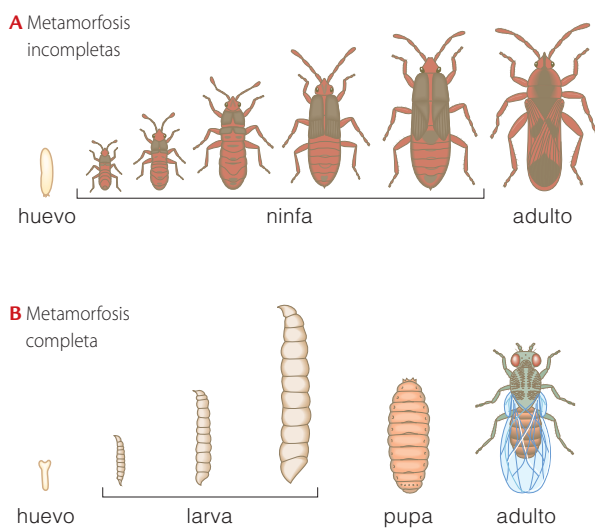
### Características distintivas

Los **insectos** tienen un plan corporal dividido en tres partes: cabeza, tórax y abdomen (figura 23.30). La cabeza tiene un par de antenas y dos ojos compuestos. Ese tipo de ojos consiste en varias unidades individuales, cada una con un lente. Cerca de la boca se encuentran la mandíbula y otros apéndices de alimentación.

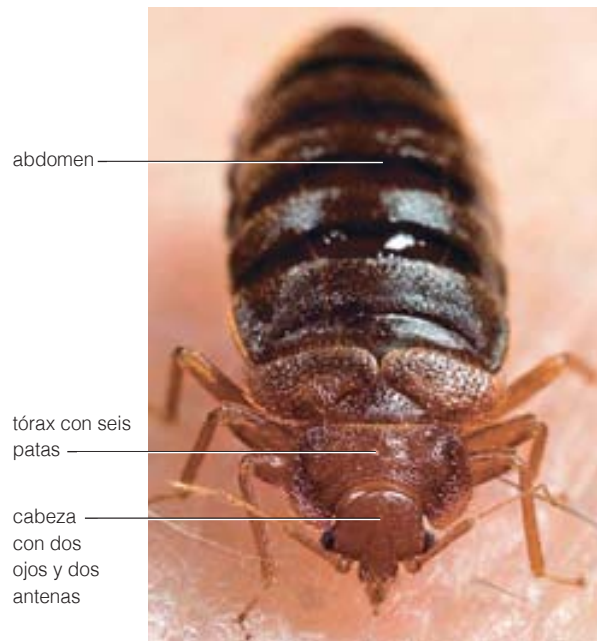
Unidos al tórax del insecto se encuentran tres pares de patas. En algunos grupos, el tórax tiene además uno o dos pares de alas. Los insectos son los únicos invertebrados alados.

Algunos pocos insectos pasan algún tiempo en el agua, pero la mayoría de los miembros del grupo son terrestres. Un sistema respiratorio, conformado por tubos traqueales, transportan aire desde aberturas localizadas en la superficie del cuerpo hacia los tejidos más profundos del cuerpo. El abdomen contiene órganos digestivos y sexuales.

Los patrones de desarrollo de los insectos son variados. Dependiendo del grupo, un huevo fertilizado puede eclosionar en una versión pequeña del adulto o en un juvenil que experimentará metamorfosis. Durante la metamorfosis, los tejidos del individuo juvenil se reorganizan. Una metamorfosis incompleta significa que las alteraciones en la forma del cuerpo se realizan en poco tiempo. Los juveniles, o ninfas, cambian un poco en cada muda (figura 23.31A). La metamorfosis completa es más drástica. La fase juvenil, llamada larva, crece y muda sin cambios en el plan corporal. Después, la larva se convierte en una pupa. Ésta experimenta transformaciones en sus tejidos que producen un adulto (figura 23.31B).



**Figura 23.31** Desarrollo de los insectos. **A** Metamorfosis incompleta de una chinche. Pequeños cambios ocurren en cada muda. **B** Metamorfosis completa de una mosca de la fruta. La larva se desarrolla en pupa, y ésta presenta transformaciones que la convierten en un adulto.



**Figura 23.30** Una chinche de la cama ilustra el plan corporal básico de los insectos: cabeza, tórax y abdomen. La chinche mide 7 milímetros de largo.

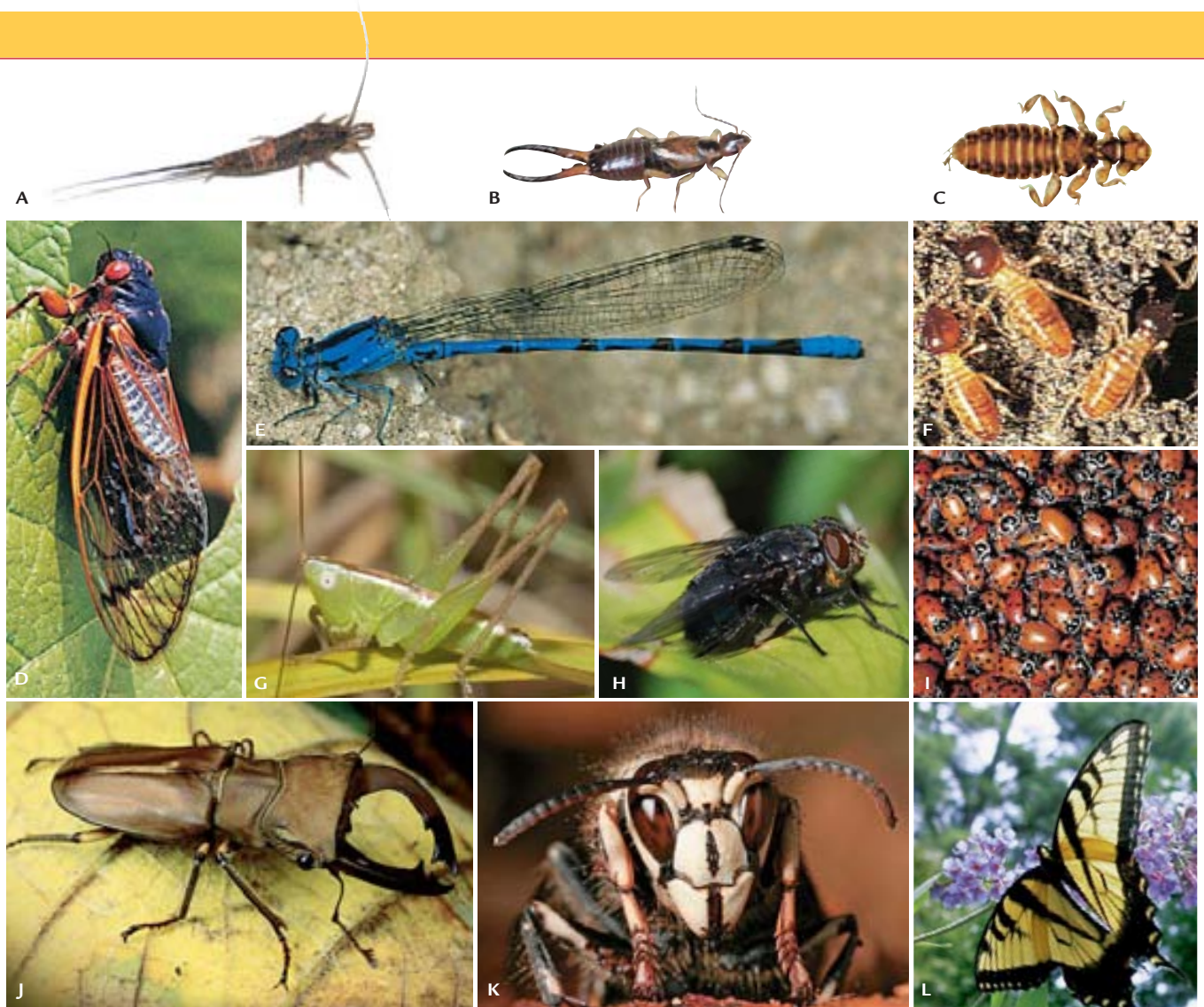
### Diversidad y abundancia

Con más de un millón de especies, los insectos son el grupo de artrópodos más diverso. Además, son increíblemente abundantes. Algunos investigadores estiman que las hormigas constituyen, únicamente, 10 por ciento de la biomasa, el total del peso de todos los animales terrestres de todo el mundo.

La figura 23.32 muestra algunas de las especies de insectos. El pecesito de plata (*Lepisma*) es un representante de uno de los linajes más antiguos de insectos modernos (figura 23.32A). Estos insectos no experimentan metamorfosis. Su fase juvenil es simplemente una versión pequeña del animal adulto. El insecto pecesito de plata es un carroñero que habita en ambientes húmedos.

Entre los insectos que experimentan una metamorfosis incompleta se encuentran chinches, tijerillas, piojos, cigarras, caballitos del diablo, termitas y grillos. Las tijerillas son carroñeros sin alas que tienen un cuerpo aplanado (figura 23.32B). Los machos tienen largas pinzas en su abdomen. Los piojos, también las pulgas, son parásitos sin alas que succionan sangre de animales de sangre caliente (figura 23.32C). Las cigarras (figura 23.32D) y sus parientes los áfidos succionan jugos de algunas plantas. Los caballitos del diablo (figura 23.32E) y sus parientes las libélulas son ágiles depredadores aéreos de otros insectos. Las termitas son insectos sociales que habitan en grandes comunidades. Contienen en su intestino bacterias, arqueas y protistas simbiotes que los ayudan a digerir la madera (figura 23.32F). Son indeseados porque devoran edificios o escritorios, pero pueden ser descomponedores importantes. Los grillos no pueden degradar la madera, pero mastican partes duras de plantas (figura 23.32G).





Los cuatro linajes más exitosos de insectos son alados y experimentan metamorfosis completa. Existen más de 150 000 especies de moscas (figura 23.32H), y al menos la misma cantidad de escarabajos (figura 23.32I,J). La avispa de la figura 23.32K es uno de los cerca de 130 000 himenópteros, que incluyen también a abejas y hormigas. Polillas y mariposas (figura 23.32L) conforman un grupo de unas 120 000 especies. Como punto de comparación, toma en cuenta que sólo hay cerca de 4 500 especies de mamíferos.

**insectos** Grupo de artrópodos más diverso; sus integrantes tienen seis patas, dos antenas, y algunos tienen alas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los insectos?

- Los insectos son artrópodos que se caracterizan por tener seis patas, dos antenas y ojos compuestos. Son muy diversos y abundantes en tierra.
- Los grupos de insectos más diversos y abundantes tienen alas y experimentan metamorfosis completa.

**Figura 23.32** Muestreo de la diversidad de insectos.

**A** Pececito de plata, un linaje antiguo que no experimenta metamorfosis.

Insectos que experimentan metamorfosis incompleta:

**B** Tijerilla europea, una plaga doméstica común.

**C** Piojo de pato; se alimenta de fragmentos de plumas y piel.

**D** Cigarra; los machos son de los insectos más ruidosos.

**E** Caballito del diablo; uno de los pocos insectos cuyas larvas son acuáticas.

**F** Termitas. Estos soldados estériles pueden lanzar, desde su cabeza, una sustancia similar al pegamento, para proteger su colonia.

**G** Grillo.

Integrantes de los cuatro órdenes más diversos de insectos. Todos son alados y experimentan metamorfosis completa:

**H** Una mosca con polen.

**I** Mariquitas con un distintivo patrón de coloración sobre las alas: puntos negros sobre un fondo rojo.

**J** Escarabajo rinoceronte de Nueva Guinea.

**K** Avispón, un tipo de avispa. Ésta es una hembra fértil, o reina. Habita en un nido con textura similar al papel junto con su numerosa descendencia.

**L** Mariposa papiliónida, un hermoso lepidóptero, polinizando flores.

➤➤ **Adivina:** ¿Las alas de los insectos son patas modificadas?

Los insectos alados tienen el mismo número de patas que los no alados.  
 Respuesta: No, las alas de los insectos son extensiones de la pared del cuerpo.



- › Para bien o para mal, sería difícil sobrevalorar la importancia de los insectos.
- ◀ Vínculos a Polinizadores 21.8, Malaria 20.6

### Servicios ecológicos

Como aprendiste en la sección 21.8, las plantas con flor evolucionaron a la par con los insectos polinizadores. La gran mayoría de estas plantas son polinizadas por miembros de uno de los cuatro grupos más diversos de insectos. Los tres grupos restantes contienen muy pocos polinizadores. Una hipótesis es que la estrecha interacción entre linajes de polinizadores, y las plantas con flor contribuyeron al aumento de la tasa de especiación en ambos grupos.

Actualmente, la declinación de las poblaciones de insectos polinizadores preocupa a muchos biólogos. El desarrollo de áreas naturales, el uso de pesticidas y la propagación de nuevas enfermedades están reduciendo las poblaciones de insectos que polinizan plantas nativas y cultivos agrícolas. Discutimos este problema a fondo en el capítulo 27.

Los insectos son el alimento de una gran variedad de organismos silvestres. La mayoría de las aves canoras alimentan a sus polluelos con base en una dieta de insectos. Las aves migratorias viajan largas distancias para anidar y criar a su descendencia, en áreas donde los insectos abundan. Algunos insectos como el caballito del diablo y las efímeras tienen larvas acuáticas que son el alimento de truchas y otros peces de agua dulce. La mayoría de los anfibios y reptiles se alimentan básicamente de insectos. Incluso los humanos comemos insectos. En varias culturas, estos animales son considerados como una fuente apetitosa de proteína.

Los insectos disponen de desechos y residuos. Las moscas y los escarabajos descubren rápidamente cadáveres de animales o montones de heces (figura 23.33). Depositán sus huevos dentro o sobre este tipo de material orgánico, y las larvas que eclosionan se alimentan de él. Estas acciones ayudan a controlar los niveles de desechos y residuos, además de ayudar a distribuir nutrientes a través de los diferentes ecosistemas.



**Figura 23.34** Mosca mediterránea de la fruta: una gran amenaza para los cultivos de fruta.



**Figura 23.35** El animal más mortífero. Tratándose de picaduras no hay ningún animal más peligroso que los mosquitos. Estos insectos transmiten enfermedades que matan a más de un millón de personas por año.



**Figura 23.33** Equipo de limpieza. Un escarabajo coprófago reúne una pelota de estiércol (heces). El insecto deposita sus huevos en el estiércol, que posteriormente alimentará a sus larvas durante su crecimiento.

### Competencia por los cultivos

En lo que a alimento y otros productos vegetales respecta, los insectos son nuestra principal competencia. Estos artrópodos devoran entre un cuarto y un tercio de todos los cultivos de Estados Unidos. En una época de comercio y desplazamientos globales, tenemos que preocuparnos no sólo por las plagas locales. Piensa en la mosca mediterránea de la fruta (figura 23.34). Este insecto deposita sus huevos en cítricos y otras frutas, al igual que sobre varias hortalizas. El daño causado por las larvas puede reducir la producción de los cultivos hasta en 50 por ciento. Las moscas mediterráneas no son nativas de Estados Unidos, por lo cual existe un programa de inspección en curso para productos importados. Hasta ahora, todas las poblaciones introducidas de moscas mediterráneas han sido erradicadas, pero estos esfuerzos han costado cientos de millones de dólares estadounidenses. Aún así, esta cantidad es baja comparada con las pérdidas que pudiera ocasionar si la plaga lograra establecerse. En ese caso las pérdidas económicas por la contaminación de cultivos ascenderían a miles de millones de dólares.

### Vectores de enfermedades

Algunos insectos transmiten patógenos humanos. Como aprendiste anteriormente, los mosquitos transmiten la malaria: una enfermedad que mata a un millón de personas cada año (figura 23.35). Los mosquitos también son vectores de virus y de nemátodos que causan enfermedades. La mordedura de la mosca tse-tse transmite el mal del sueño, mientras que la mordedura de chinches propaga la enfermedad de Chagas. La peste bubónica se transmite por la mordedura de pulgas a ratas y de éstas hacia los humanos. Los piojos transmiten tifoidea. Hasta donde sabemos, las chinches de la cama (figura 23.30) no provocan ninguna enfermedad. Sin embargo, particularmente en niños, una infestación puede provocar debilidad por la pérdida de sangre.

#### Para repasar en casa ¿Qué función desempeñan los insectos en los ecosistemas?

- › Los insectos polinizan plantas, son alimento de varios animales silvestres y disponen de desechos y residuos.
- › Los insectos pueden afectarnos al alimentarse de nuestros cultivos y al propagar enfermedades.

## 23.15 Equinodermos

► En esta sección iniciamos nuestra exploración de los deuterostomados, la cual continuaremos en el siguiente capítulo.

Equinodermo significa “piel espinosa”. Los **equinodermos** (filo Echinodermata) tienen espinas y placas de carbonato de calcio integradas en su piel. Los adultos tienen simetría radial pentámera, con cinco partes (o múltiplos de cinco) alrededor de un eje central. Sin embargo, las comparaciones genéticas y el plan corporal de las larvas indican que los equinodermos evolucionaron a partir de un ancestro bilateral.

Las estrellas de mar son los equinodermos más conocidos, por lo que los utilizamos como ejemplo para ilustrar el plan corporal del grupo (figura 23.36A,B). Las estrellas de mar no tienen cerebro, pero tienen un sistema nervioso descentralizado, manchas oculares, localizadas en las puntas de los brazos detectan luz y movimientos.

Una estrella de mar típica es un depredador activo que se mueve sobre pequeños pies ambulacrales rellenos de fluido. Los pies ambulacrales son parte de un **sistema vascular hidráulico** único de los equinodermos. Los canales llenos de fluido se extienden al interior de cada brazo, y canales laterales transportan fluido celómico en ámpulas musculares que funcionan como el bulbo de un gotero. La contracción de una ámpula fuerza el fluido dentro de un pie tubular y, como consecuencia, éste es extendido.

Las estrellas de mar se alimentan normalmente de moluscos bivalvos. Pueden deslizar su estómago fuera de la boca y hacia el interior de la concha de los bivalvos. El estómago secreta ácido y enzimas que matan al molusco y comienzan a digerirlo. El alimento parcialmente digerido es llevado al interior del estómago, donde la digestión se completa con la ayuda de glándulas digestivas presentes en los brazos.

El intercambio de gases se realiza por difusión a través de los pies ambulacrales y pequeñas proyecciones de la piel en la superficie del cuerpo. No tienen órganos excretorios especializados.

Una estrella de mar es macho o hembra. Las gónadas (órganos reproductivos) localizadas en los brazos producen espermatozoides u óvulos, los cuales son liberados hacia el agua. La fertilización produce un cigoto que se desarrolla en una larva bilateral ciliada. La larva nada y se desarrolla en la forma adulta.

Los erizos de mar y los pepinos de mar son equinodermos menos conocidos. En los erizos, placas de carbonato de calcio conforman una cubierta redonda rígida, de la cual se proyectan espinas (figura 23.36C). La huela de los erizos de mar se utiliza en algunos sushi. Su sobre explotación en los mercados asiáticos representa una amenaza para las especies que producen la huela mejor valorada. Los pepinos de mar, como lo dice su nombre, tienen cuerpo en forma de pepino, con placas microscópicas integradas en su suave cuerpo (figura 23.36D). Algunos obtienen su alimento al filtrar el agua marina. Otros, se alimentan de modo similar a las lombrices terrestres, al enterrarse en los sedimentos e ingerirlos. Si son atacados, los pepinos de mar pueden expulsar órganos por el ano para distraer a su depredador. Si este mecanismo funciona y el pepino de mar escapa, sus partes perdidas pueden volver a desarrollarse.

**equinodermos** Invertebrados con un sistema vascular hidráulico, placas endurecidas y espinas integradas en la piel o el cuerpo.

**sistema vascular hidráulico** Sistema de tubos y pies ambulacrales llenos de fluido, que funciona para la locomoción.

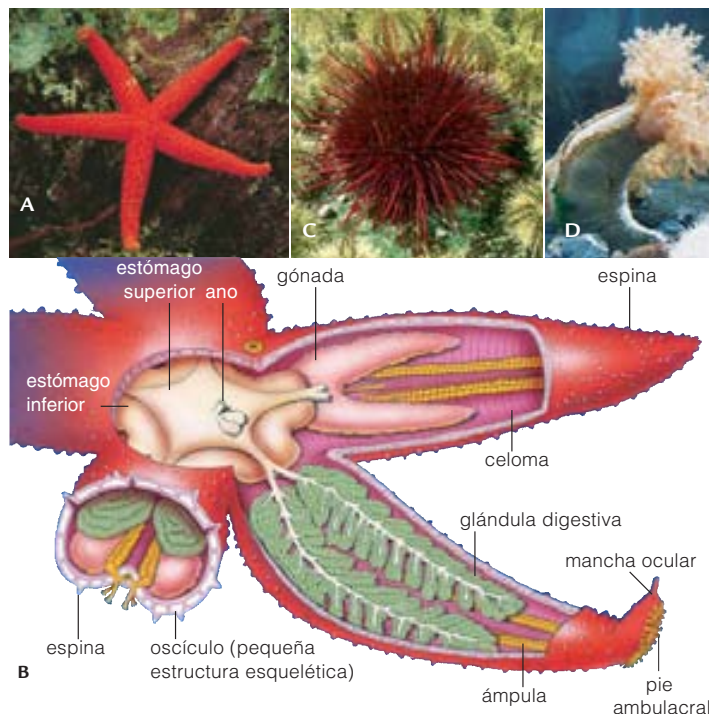
## Genes antiguos, nuevos medicamentos (una vez más)

Los invertebrados marinos son elementos importantes de algunos ecosistemas, una fuente de alimento y un tesoro de moléculas con potenciales aplicaciones industriales o médicas. Diversas especies de caracoles cono, esponjas, corales, cangrejos y pepinos de mar producen compuestos que pueden utilizarse como medicamentos. Sin embargo, aunque apenas comenzamos a explorar este potencial, la biodiversidad marina está en pleno descenso como resultado de la destrucción de su hábitat y su sobreexplotación.



► **¿Cómo votarías?** La pesca de arrastre es una técnica que mantiene bajos los precios de pescados y mariscos, pero puede destruir los hábitats de varios invertebrados. ¿Debería prohibirse esta técnica de pesca? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 23.36 Animada** Equinodermos. **A,B** Estrella de mar **C** Erizo de mar. **D** Pepino de mar. Otros miembros del grupo son los ofiuros y las galletas de mar.

► **Adivina:** ¿Tienen las estrellas de mar un sistema digestivo completo?

Respuesta: Sí; tienen boca y ano.

### Para repasar en casa ¿Qué son los equinodermos?

► Los equinodermos son invertebrados con piel espinosa que en su etapa adulta presentan simetría radial pentámera, pero que probablemente tienen un ancestro bilateral. Cuentan con un sistema nervioso descentralizado y un distintivo sistema vascular hidráulico que participa en la locomoción.

## Resumen



**Sección 23.1** Los **invertebrados** (que significa “sin columna vertebral”) son el grupo de animales más diverso; los **vertebrados** (“con columna vertebral”) evolucionaron a partir de un ancestro invertebrado.

Conforme evolucionaron los linajes, los genes que ya estaban presentes en los ancestros adquirieron nuevas funciones. De esta manera, el gen humano equivalente al que participa en la síntesis del veneno del caracol del género *Conus* puede desempeñar un papel relevante en la coagulación de la sangre.



**Sección 23.2** Los **animales** son organismos pluricelulares heterótrofos que digieren el alimento en el interior de su cuerpo. La mayoría tienen embriones con tres capas: **ectodermo**, **endodermo** y **mesodermo**. Los primeros animales no tenían simetría. Los cnidarios tienen **simetría radial**, pero la mayoría de los animales presentan **simetría bilateral** y **cefalización**. Normalmente, los animales bilaterales tienen una cavidad corporal, ya sea un **seudoceloma** o un **celoma** (más frecuente). Los cuerpos de algunos animales presentan **segmentación**, es decir, están conformados por unidades repetitivas. Los animales bilaterales se dividen en dos linajes: **protostomados** y **deuterostomados**. La **tabla 23.1** resume las características de los principales linajes animales.



**Sección 23.3** Los primeros animales evolucionaron a partir de un protista colonial. Los **coanoflagelados** son los protistas más cercanos, en términos evolutivos, a los animales. Entre los organismos vivos, los **placozoarios** son el linaje más antiguo y estructuralmente más simple. Una radiación adaptativa durante el Cámbrico dio lugar a los linajes de animales modernos.



**Sección 23.4** Las **esponjas** tienen un cuerpo poroso sin tejidos ni órganos. Filtran su alimento del agua y son **hermafroditas**, es decir, el mismo individuo produce óvulos y espermatozoides. Las **larvas** ciliadas son la única fase móvil en su ciclo de vida.



**Sección 23.5** Los **cnidarios**, como las medusas, corales y anémonas marinas, son carnívoros. Tienen dos capas de tejido separadas por una matriz gelatinosa. Los cnidarios son el único grupo de animales que forma **nematocistos**, los cuales utilizan para capturar a sus presas. Una cavidad gastrovascular realiza las funciones respiratorias y digestivas. Los cnidarios tienen un **esqueleto hidrostático**. Una **red nerviosa** envía señales a las células contráctiles para redistribuir el fluido y cambiar la forma del cuerpo.



**Sección 23.6** Los **platelmintos** son los animales más simples que tienen sistemas de órganos, incluyen especies marinas y **planarias** de agua dulce, así como céstodos y tremátodos parásitos. Algunos céstodos y tremátodos infectan a humanos.



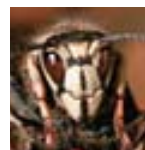
**Sección 23.7** Los **anélidos** son gusanos segmentados. Sus **sistemas circulatorio cerrado**, digestivo, regulador de solutos y nervioso se extienden a través de las cámaras celómicas. Los anélidos se mueven cuando la acción de los músculos ejerce fuerza sobre el fluido celómico, alterando la forma de todos los segmentos de manera coordinada. Los oligoquetos incluyen especies acuáticas y a las célebres lombrices de tierra. Los poliquetos son gusanos marinos depredadores. Las sanguijuelas son carroñeros, depredadores o parásitos que succionan sangre.



**Sección 23.8** Los **moluscos** tienen un celoma reducido y un manto que cubre su cuerpo. El grupo incluye a los **gasterópodos** (caracoles), **bivalvos** (almejas) y **cefalópodos** (pulpos y calamares). Excepto en los cefalópodos, que están adaptados a un tipo de vida veloz, en los demás moluscos la sangre fluye a través de un **sistema circulatorio abierto**.



**Sección 23.9** Los **nemátodos** o gusanos planos tienen un cuerpo no segmentado cubierto por una cutícula que **muda** conforme el animal crece. La mayoría son descomponedores en suelos, pero algunos otros son parásitos.



**Secciones 23.10–23.14** Existen más de un millón de especies de **artrópodos**. Su diversidad es atribuible a características como un **exoesqueleto** endurecido, apéndices articulados, segmentos especializados, estructuras sensoriales (como las **antenas**) y **metamorfosis**. Los **quelicerados** incluyen el cangrejo herradura y **arácnidos** (arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros). Son depredadores, parásitos o carroñeros. Los **crustáceos**, en su mayoría marinos, incluyen cangrejos, langostas, percebes, kril y copépodos. Los **insectos** incluyen a los únicos invertebrados alados. Algunos cumplen con la función de descomponedores; otros son polinizadores, y otros dañan los cultivos y transmiten enfermedades.



**Sección 23.15** Los **equinodermos**, como las estrellas de mar, pertenecen al linaje de los deuterostomados. Las espinas y otras partes integradas en la piel dan sostén al cuerpo. No tienen sistema nervioso central. Un **sistema vascular hidráulico** participa en la locomoción. Los adultos tienen simetría radial pentámera, pero las larvas son bilaterales, lo que sugiere un ancestro bilateral.

**Tabla 23.1** Resumen comparativo de planes corporales animales

Grupo	Simetría del cuerpo	Capas germinales	Sistema digestivo	Cavidad principal	Segmentación
Placozoarios	Ninguna	Ninguna	Ninguno	Ninguna	No
Esponjas	Ninguna	Ninguna	Ninguno	Ninguna	No
Cnidarios	Radial	2	Cavidad intestinal	Ninguna	No
<b>Protostomados</b>					
Platelmintos	Bilateral	3	Incompleto	Ninguna*	No
Anélidos	Bilateral	3	Completo	Celoma	Sí
Moluscos	Bilateral	3	Completo	Celoma	No
Nemátodos	Bilateral	3	Completo	Seudoceloma	No
Artrópodos	Bilateral	3	Completo	Celoma	Sí
<b>Deuterostomados</b>					
Equinodermos	Radial** pentámera	3	Completo	Celoma	No
Cordados	Bilateral	3	Completo	Celoma	Sí

\* Un ancestro pudo haber sido celomado.  
\*\* Radial con algunas características bilaterales; probablemente tuvieron un ancestro bilateral.



## Actividades de análisis de datos

**Uso sostenible de los cangrejos herradura** Los huevos de los cangrejos herradura son el alimento de muchas aves migratorias. Algunas personas utilizan a los adultos como carnada. Además, su sangre se utiliza para probar medicamentos inyectables, para neutralizar toxinas bacterianas potencialmente mortales. Para mantener a las poblaciones de cangrejos herradura estables, la sangre es extraída de animales capturados y éstos son devueltos a su hábitat natural. Un grupo de investigadores preocupados por la sobrevivencia de los animales, posterior a la extracción de sangre, llevó a cabo un experimento. Compararon la sobrevivencia de animales capturados y almacenados en un tanque, con la sobrevivencia de un grupo de animales cautivos a los cuales se les extrajo sangre antes de ser almacenados en un tanque del mismo tipo. La **figura 23.37** muestra los resultados.

1. ¿En cuál de los ocho grupos de control murió un mayor número de animales?
2. Después de analizar los resultados, ¿cómo difiere la mortalidad del grupo control y el grupo de animales de los cuales se extrajo sangre?

Muestra/ ensayo	Animales de control		Animales de los que se extrajo sangre	
	Número de animales	Número de muertes	Número de animales	Número de muertes
1	10	0	10	0
2	10	0	10	3
3	30	0	30	0
4	30	0	30	0
5	30	1	30	6
6	30	0	30	0
7	30	0	30	2
8	30	0	30	5
Total	200	1	200	16



**Figura 23.37** Mortalidad de individuos jóvenes machos de cangrejos herradura mantenidos en tanques durante dos semanas posteriores a su captura. Muestras de sangre fueron obtenidas de la mitad del grupo el mismo día de su captura. Los animales de control fueron manipulados, pero no se extrajo sangre de ellos. Este procedimiento se repitió en ocho ocasiones con diferentes conjuntos de cangrejos herradura.

3. Con base en estos resultados, ¿concluirías que tomar muestras de sangre daña a los cangrejos herradura más que la sola captura?

### Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Falso o verdadero. Las células animales no tienen paredes.
2. El celoma es un(a) \_\_\_\_\_.
  - a. tipo de queta
  - b. fase latente
  - c. órgano sensorial
  - d. cavidad del cuerpo cubierta
3. Los cnidarios son los únicos que tienen \_\_\_\_\_.
  - a. nematocistos
  - b. un manto
  - c. esqueleto hidrostático
  - d. una rádula
4. Los tremátodos son el pariente más cercano de los \_\_\_\_\_.
  - a. céstodos
  - b. nemátodos
  - c. artrópodos
  - d. equinodermos
5. ¿Cuál de los integrantes de estos grupos tienen seis patas y dos antenas?
  - a. crustáceos
  - b. insectos
  - c. arañas
  - d. cangrejos herradura
6. Los \_\_\_\_\_ son moluscos con una concha unida por una bisagra.
  - a. bivalvos
  - b. cirrípedos/percebes
  - c. gasterópodos
  - d. cefalópodos
7. Los quelíceros de una araña \_\_\_\_\_.
  - a. detectan luz
  - b. inyectan veneno
  - c. producen seda
  - d. eliminan el exceso de agua
8. ¿Cuál de los siguientes grupos incluye más especies? \_\_\_\_\_.
  - a. protostomados
  - b. nemátodos
  - c. artrópodos
  - d. moluscos
9. Los \_\_\_\_\_ incluyen a los únicos invertebrados con alas.
  - a. cnidarios
  - b. equinodermos
  - c. artrópodos
  - d. placozoarios
10. Los \_\_\_\_\_ tienen celoma y simetría radial pentámera en su fase adulta.
  - a. cnidarios
  - b. equinodermos
  - c. anélidos
  - d. placozoarios

b. equinodermos

d. placozoarios

11. Anélidos y cefalópodos tienen un sistema circulatorio \_\_\_\_\_.
12. Relaciona las columnas.
 

___ coanoflagelados	a. intestino completo, pseudoceloma
___ placozoarios	b. protistas más cercanos a los animales
___ esponjas	c. sistemas más sencillos de órganos
___ cnidarios	d. cuerpo con múltiples poros
___ platelmintos	e. exoesqueleto articulado
___ nemátodos	f. manto sobre la masa corporal
___ anélidos	g. gusanos segmentados
___ artrópodos	h. pies ambulacrales, piel espinosa
___ moluscos	i. productores de nematocistos
___ equinodermos	j. animales más simples conocidos

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

1. La mayoría de los animales hermafroditas no pueden fecundar sus propios óvulos, pero los céstodos sí pueden. Explica las ventajas y desventajas de la autofecundación.
2. Aves y calamares tienen ojos con lentes. ¿Estas estructuras son homólogas o análogas?
3. ¿Por qué los pesticidas diseñados para matar insectos suelen ser dañinos para las langostas y cangrejos, pero no para los peces?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Tipos de cavidades animales; Plan corporal de las esponjas; Plan corporal de los cnidarios; Nematocisto en acción; Órganos de una planaria; Ciclo de vida de un céstodo; Plan corporal animal; Plan corporal de los nemátodos; Ciclo de vida de un cangrejo; Plan corporal de una estrella de mar; Pies ambulacrales de una estrella de mar.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

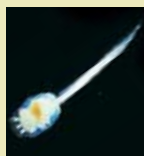




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Sería conveniente que revisaras la discusión sobre los vertebrados y el árbol evolutivo animal (secciones 23.1, 23.2), conforme avanzamos en el estudio de los animales. La escala del tiempo geológico (16.6) te ayudará a poner en perspectiva los eventos que se discuten en este capítulo. Verás más ejemplos de fósiles (16.5) y de estructuras homólogas (16.8). Recapitarás el conocimiento que has adquirido sobre especiación, radiación adaptativa y extinciones (17.10-17.13) y sobre cladística (17.14).



### Características de los cordados

Los embriones de los cordados se caracterizan por cuatro rasgos: un cordón dorsal (notocordio), un tubo nervioso dorsal, una faringe con hendiduras branquiales y una cola que se extiende más allá del ano. Este grupo está conformado por algunos invertebrados y por todos los vertebrados.



### Peces

Los primeros vertebrados fueron los peces sin mandíbula llamados agnatos. La mayoría de los peces modernos tiene mandíbula. Los tiburones y sus parientes son peces con mandíbula y con un esqueleto cartilaginoso. Los peces con aletas radiadas o actinoptergios y los peces con aletas lobuladas o sarcoptergios son peces con mandíbulas y con esqueletos óseos. Los peces con aletas radiadas son el grupo de vertebrados más diverso.



# 24 Animales II: Cordados

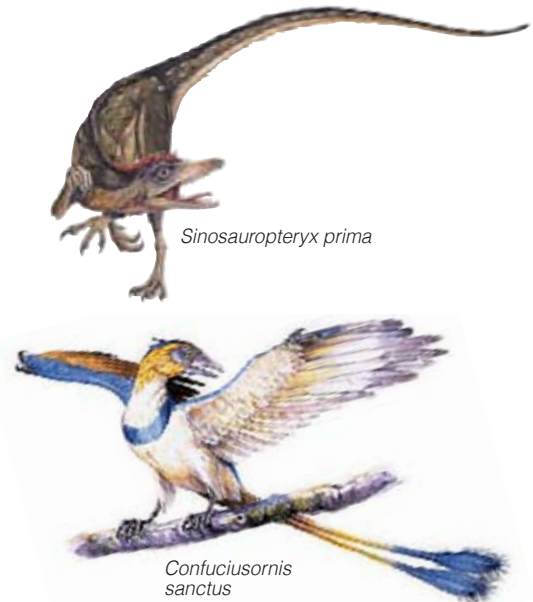
## 24.1 Ventanas hacia el pasado

En los tiempos de Darwin, la presunta ausencia de fósiles transicionales era un obstáculo para la aceptación de la nueva teoría de la evolución. Los escépticos se cuestionaban: si las especies modernas evolucionaron a partir de especies anteriores, ¿entonces en dónde están los fósiles que documentan estas transiciones? ¿En dónde están los fósiles que unen los grupos mayores? De hecho, uno de esos “eslabones perdidos” fue desenterrado de una cantera de piedra caliza en Alemania, justo un año después de que se publicara *El origen de las especies*, de Darwin.

Aquel fósil, del tamaño de un cuervo grande, asemejaba un pequeño dinosaurio carnívoro. Tenía una cola ósea larga, tres dedos con garras en cada pata y una fuerte mandíbula con dientes pequeños pero muy afilados. También tenía indicios de plumas. La nueva especie fósil fue llamada *Archaeopteryx* (de alas antiguas). Al final, ocho fósiles de *Archaeopteryx* fueron desenterrados. Te mostramos uno de ellos en la *página anterior*. La datación radiométrica indica que el *Archaeopteryx* vivió hace 150 millones de años.

El *Archaeopteryx* es el fósil más conocido del linaje de las aves, pero existen otros. En 1994, un granjero chino descubrió un fósil de un dinosaurio con pequeñas extremidades y una cola larga. A diferencia de la mayoría de los dinosaurios, éste (representado en la reconstrucción del lado *superior derecho*) tenía plumas suaves como las que tienen los pollos actuales. Los investigadores nombraron el descubrimiento del granjero *Sinosauropteryx prima*, que significa el primer dragón chino. De acuerdo con su forma y la carencia de plumas largas, es casi seguro que *S. prima* fuera incapaz de volar. Las plumas tal vez ayudaban a mantener la temperatura corporal del animal.

Tanto *S. prima* como *Archaeopteryx* tenían una cola larga y una boca llena de dientes afilados. En contraste, las aves modernas tienen un cóccix corto y su mandíbula sin dientes está cubierta con capas de proteína que forman un pico. Otro fósil proveniente de China, *Confuciusornis sanctus* (“ave sagrada de Confucio”), es la primera ave con pico que se conoce. Como se muestra en la imagen *inferior derecha*, tenía la típica cola corta de las aves cubierta con plumas largas. Aun así, su relación ancestral con los dinosaurios es sólo aparente. A diferencia de las aves modernas, las alas de *C. sanctus* tenían dedos con garras en sus puntas.



Ninguna persona ha sido testigo de las transiciones mayores que condujeron a la diversidad animal moderna. Sin embargo, los fósiles son una evidencia física de los cambios, mientras que la datación radiométrica asigna el espacio de los fósiles en el tiempo. La estructura, la bioquímica y la composición genética de los organismos vivos proporcionan información sobre las ramificaciones. La biología evolutiva no es una “teoría” en el sentido estricto de la palabra, es decir, no es una simple idea que surgió de forma espontánea en la cabeza de alguna persona. Es una teoría *científica*. Su capacidad de predicción ha sido probada muchas veces en el mundo natural y la teoría ha resistido a todas ellas (sección 1.9).

Los evolucionistas suelen discutir entre ellos mismos. Discuten sobre cómo interpretar sus datos y sobre cuáles de los mecanismos conocidos pueden explicar de mejor forma la historia de la vida. Al mismo tiempo, buscan con mucho entusiasmo nuevas evidencias que apoyen o que desacrediten sus hipótesis. Como verás, los fósiles y otras evidencias constituyen las bases de este capítulo que discute la evolución de los vertebrados, incluyendo nuestros propios orígenes.



### Transición del agua hacia la tierra

Los tetrápodos, los animales que caminan sobre cuatro patas, evolucionaron a partir de los peces con aletas lobuladas. Los anfibios fueron el primer linaje de tetrápodos. Los integrantes de este grupo pueden vivir en tierra, pero sus huevos deben desarrollarse en el agua y su piel no es impermeable.



### Amniotas

Los amniotas tienen una piel a prueba de agua y sus huevos contienen membranas que envuelven el embrión y el fluido que lo rodea. Éstas y otras características permitieron que los amniotas se expandieran hacia los ambientes secos. Los reptiles (incluidas las aves) y los mamíferos son dos linajes de amniotas modernos.



### De los primeros primates hasta los humanos

Los primates tienen manos que sujetan, con uñas en lugar de garras. Existe una tendencia dentro del grupo hacia un aumento en el tamaño del cerebro y en la destreza manual, hacia una cara más plana y una postura erguida. Los fósiles nos proporcionan información sobre los linajes relacionados con nuestra especie, la cual, quizás evolucionó en África.

## 24.2 Herencia de los cordados

- › Los cordados se distinguen por sus características embrionarias.
- › El grupo incluye dos linajes de invertebrados marinos y a los vertebrados.
- ◀ Vínculo a Clasificación animal 23.1

### Características de los cordados

El capítulo anterior concluyó con los equinodermos, un linaje de los deuterostomados. El otro linaje mayor de los deuterostomados, los **cordados**, se definen por cuatro caracteres embrionarios diagnósticos:

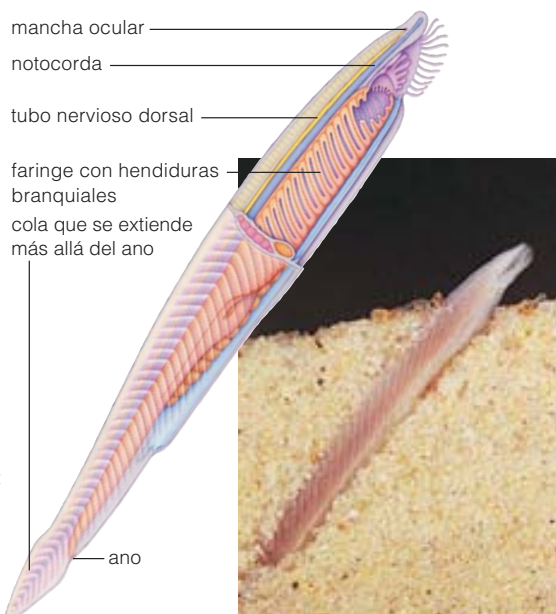
1. Una **notocorda**, cordón de tejido conectivo duro pero flexible, extiende la longitud del cuerpo y le da soporte.
2. Un tubo nervioso dorsal hueco, paralelo al notocordio.
3. Hendiduras faríngeas (aberturas estrechas) que se extienden a través de la pared de la faringe (la región de la garganta).
4. Una cola muscular que se extiende más allá del ano.

Dependiendo del grupo, algunas, ninguna o todas estas características persisten en los individuos adultos.

La mayoría de las especies de cordados son vertebrados. Sin embargo, el grupo incluye algunos invertebrados marinos.

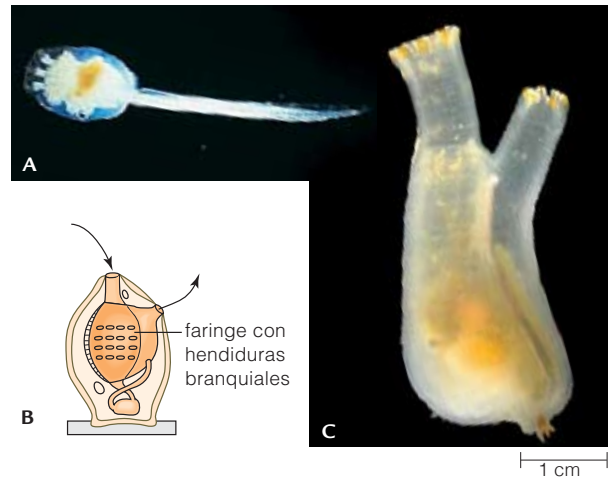
### Cordados invertebrados

En los **peces lanceta** o **anfioxo** adultos están presentes todas las características distintivas de los cordados (figura 24.1). Un pez lanceta mide entre 3 y 7 centímetros de longitud. Su tubo nervioso dorsal se extiende hasta la cabeza, en donde un grupo de células nerviosas funciona como un cerebro simple. Una mancha ocular al final del tubo nervioso detecta la luz, pero no existen órganos sensoriales pareados como los de los peces. Los peces lanceta se entierran hacia atrás en los sedimentos marinos hasta que su cuerpo queda cubierto hasta la boca. El movimiento de los cilios que recubren su faringe desplaza el agua hacia el interior de la faringe y hacia el exterior a través de las hendiduras branquiales



**Figura 24.1 Animada**

Fotografía y plan corporal de un pez lanceta. Los adultos retienen los cuatro caracteres diagnósticos de cordados.



**Figura 24.2 Animada** Los tunicados. **A** Larva de un tunicado. Es de nado libre y tiene todas las características de los cordados. **B** Diagrama y **C** fotografía de un tunicado adulto. Atrapa el alimento en las hendiduras branquiales faríngeas.

que filtran las partículas de alimento del agua y funcionan también en el intercambio de gases.

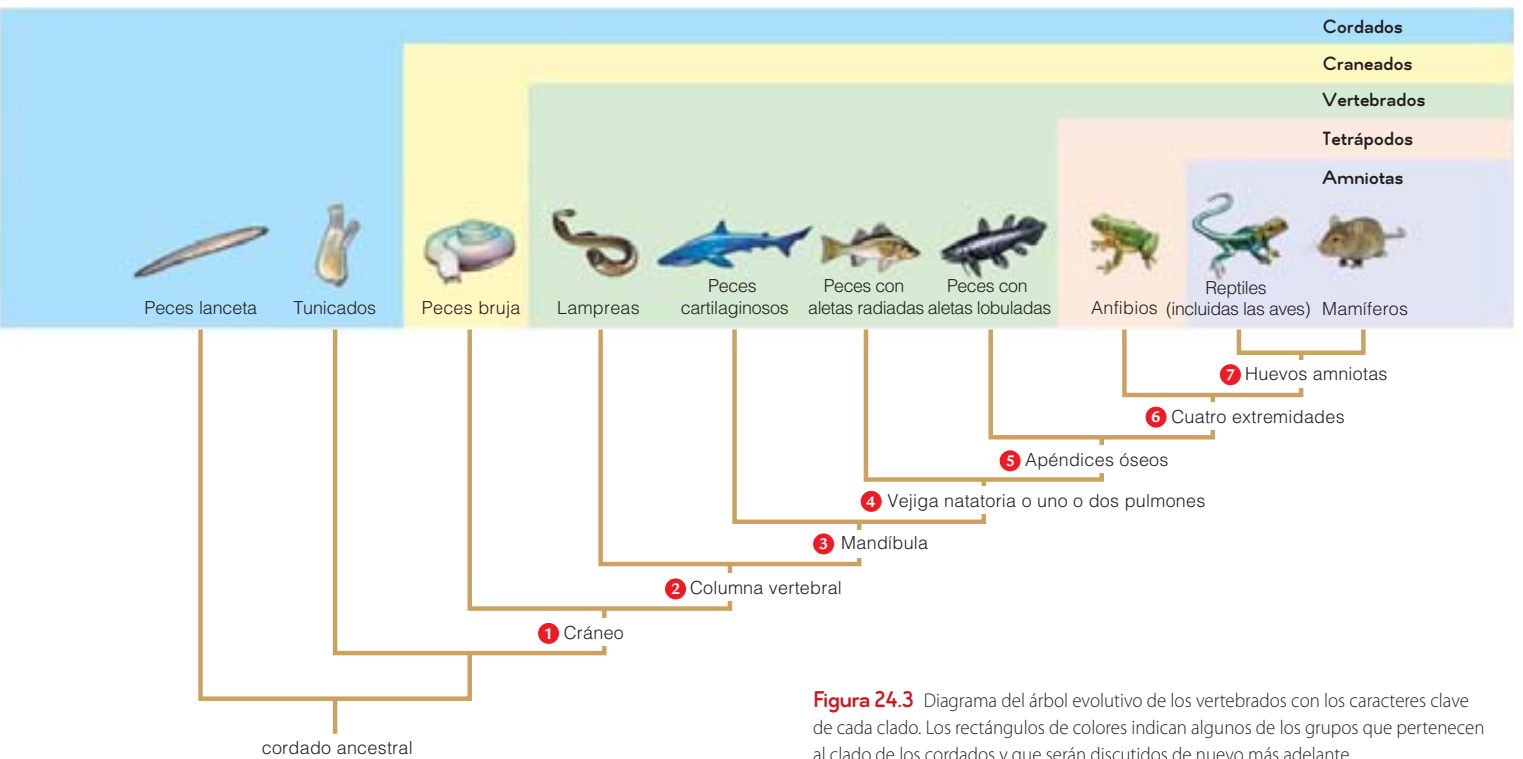
En los **tunicados**, las larvas tienen las características típicas de los cordados, pero los adultos sólo conservan las hendiduras faríngeas (figura 24.2). Las larvas nadan durante un corto tiempo antes de experimentar una metamorfosis. La cola desaparece y otras partes se reorganizan en el cuerpo de la forma adulta. Una cubierta rica en carbohidrato, o "túnica", rodea el cuerpo del adulto y le otorga el nombre común al grupo. El adulto se alimenta al pasar agua a través de una abertura oral, por las hendiduras faríngeas y después expulsarla a través de una segunda abertura. Los cilios de las hendiduras faríngeas capturan las partículas de alimento y las transportan hacia el intestino.

### Visión general de la evolución de los cordados

Hasta hace poco, los peces lanceta eran considerados los parientes más cercanos de los vertebrados. Un pez lanceta adulto es más parecido a un pez que a un tunicado adulto, pero las similitudes superficiales pueden ser engañosas. Los estudios sobre los procesos del desarrollo y las secuencias génicas han revelado que los tunicados son más cercanos a los vertebrados, como se ilustra en la figura 24.3.

Una caja craneal, o cráneo, evolucionó en el ancestro común de todos los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. A los miembros de este clado los conocemos como **craneados** 1. El cráneo puede estar formado por completo por cartílago o, al igual que tu cráneo, puede ser una combinación de cartílago y hueso.

Con la excepción de un grupo de peces (peces bruja) todos los craneados son **vertebrados**. Como explicamos en la sección 23.1, la característica distintiva de este grupo es la columna vertebral 2. La columna está conformada por vértebras apiladas. Las vértebras y otros elementos esqueléticos son componentes del **endoesqueleto** de los vertebrados. Este esqueleto interno está compuesto de cartílago y, en la mayoría de los grupos, de hueso.



**Figura 24.3** Diagrama del árbol evolutivo de los vertebrados con los caracteres clave de cada clado. Los rectángulos de colores indican algunos de los grupos que pertenecen al clado de los cordados y que serán discutidos de nuevo más adelante.

Los primeros peces se alimentaban al succionar o raspar la comida. Después, la evolución de elementos articulados llamados mandíbulas, abrió la puerta para nuevas estrategias de alimentación **3**. Las mandíbulas evolucionaron por la expansión de las partes óseas que daban soporte estructural a las hendiduras faríngeas de los primeros peces sin mandíbula. Al igual que todos los demás vertebrados, la gran mayoría de los peces modernos tiene mandíbula.

Las modificaciones evolutivas permitieron que los animales se movieran del agua hacia la tierra. En uno de los grupos de peces, dos pequeñas evaginaciones formadas en un lado de la pared del

intestino evolucionaron en los pulmones: sacos internos húmedos que aumentan el intercambio de gases con el aire **4**. En un subgrupo de estos peces también evolucionaron aletas con soportes óseos en su interior **5**. Estas aletas evolucionarían más tarde en las extremidades de los primeros organismos que caminaron en cuatro patas, o **tetrápodos** **6**.

Los primeros tetrápodos permanecieron en el agua. Más tarde, la evolución de huevos, en los cuales los embriones se desarrollaban entre una serie de membranas a prueba de agua, permitió que los animales conocidos como **amniotas** se dispersaran ampliamente sobre la tierra **7**.

**amniota** Grupo de vertebrados en que el embrión se desarrolla rodeado por fluido y cubierto por membranas que forman el interior del huevo.

**cordado** Animal cuyo embrión tiene notocorda, tubo nervioso dorsal, hendiduras faríngeas y una cola que se extiende más allá del ano. Por ejemplo, un pez lanceta o un vertebrado.

**craneado** Cordado con una caja craneal.

**endoesqueleto** Esqueleto interno formado por componentes endurecidos como los huesos.

**notocorda** Cordón de tejido conectivo que corre a lo largo del cuerpo en las larvas o embriones de los cordados.

**pez lanceta** Invertebrado cordado que tiene una forma similar a la de los peces y que conserva las características distintivas de los cordados durante la etapa adulta.

**tetrápodo** Vertebrado con cuatro patas, o un descendiente de ellos.

**tunicado** Invertebrado cordado que pierde las características distintivas de los cordados durante la transición hacia la etapa adulta.

**vertebrado** Animal con columna vertebral.

### Para repasar en casa ¿Qué son los cordados y cuáles son sus características distintivas?

- Todos los embriones de los cordados tienen una notocorda, un tubo nervioso dorsal, hendiduras faríngeas y una cola que se extiende más allá del ano. Estos caracteres son un legado de un ancestro compartido, un invertebrado cordado primitivo.
- El cráneo se desarrolló en tiempos tempranos de la evolución de los cordados y define el grupo de los craneados. La mayoría de los craneados también tiene una columna vertebral y son vertebrados. En algunos de los vertebrados evolucionaron cuatro extremidades. Estos tetrápodos colonizaron la tierra. Los amniotas, un subgrupo de tetrápodos que se desarrollan en huevos especializados, son los principales animales terrestres en la actualidad.



- › El número y diversidad de peces supera todos los demás grupos de vertebrados combinados.
- ◀ Vínculo a Radiación adaptativa 17.13

Comenzamos nuestra exploración de la diversidad de los vertebrados con los peces. Éstos fueron los primeros linajes de vertebrados que evolucionaron y la mayoría de ellos sigue siendo predominantemente acuática.

### Peces sin mandíbula

Los primeros peces fueron los peces sin mandíbula, o agnatos, de los que en la actualidad sólo sobreviven dos linajes. Ambos se caracterizan por tener un cuerpo cilíndrico sin aletas ni escamas (figura 24.4). Al igual que los peces lanceta, se desplazan al mover su cuerpo de un lado hacia el otro.

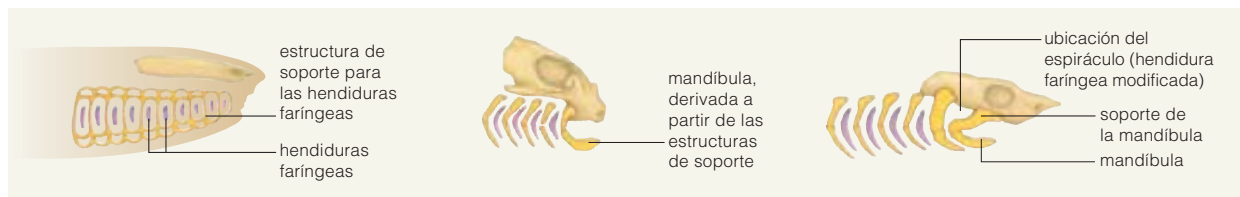
Los **peces bruja** tienen cráneo, pero no columna vertebral. Por lo tanto, son craneados pero no vertebrados. Una notocorda flexible proporciona sostén al cuerpo. Los tentáculos sensoriales que se encuentran cerca de la boca ayudan a estos peces a encontrar alimento, sobre todo invertebrados suaves y muertos, o peces moribundos. Los peces bruja secretan una mucosa cuando son amenazados, una defensa útil para animales de cuerpo suave como ellos. La mucosa mantiene alejados a la mayoría de sus depredadores, pero no ha evitado que los humanos los exterminen. La mayoría de los productos vendidos como “piel de anguila” son en realidad piel de peces bruja.

Las **lampreas** tienen una columna vertebral formada por cartílago y también son vertebrados. Algunas lampreas tienen un estilo de alimentación tipo parásito. Se unen a otros peces mediante su boca circular que contiene dientes conformados por la proteína queratina. Una vez unidos a su hospedero, las lampreas utilizan una lengua cubierta con dientes para raspar pedazos de la carne del hospedero.

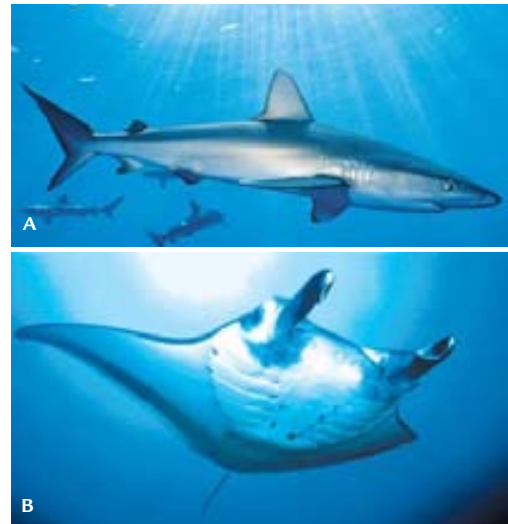


**A** Pez bruja. Se alimenta de gusanos y barre el piso marino. **B** Lamprea parásita. Se une a otro pez con su boca circular y raspa la carne.

**Figura 24.4** Dos peces sin mandíbula actuales.



**Figura 24.5 Animada** Pasos propuestos en la evolución de las mandíbulas.



**Figura 24.6** Dos peces cartilaginosos. **A** Los tiburones de las Galápagos son unos depredadores que nadan muy rápido. **B** Las mantarrayas se deslizan de forma lenta. Dos proyecciones carnosas en la cabeza canalizan pequeños organismos que se encuentran en el agua hacia el interior de la boca. Observa las hendiduras faríngeas sobre la superficie del cuerpo de ambos peces.

### Peces con mandíbula

Quizá los peces con mandíbula evolucionaron cuando el soporte de las branquias fue modificado en un ancestro sin mandíbula. Los soportes de las branquias son elementos esqueléticos que se localizan a un lado de las hendiduras faríngeas y las mantienen abiertas (figura 24.5). Los peces con mandíbula en general tienen aletas pareadas que les ayudan a maniobrar y desplazarse de forma rápida a través del agua. La mayoría de ellos también está cubierta por escamas.

**Peces cartilaginosos** Los **peces cartilaginosos** (*Chondrichthyes*), en su mayoría marinos, como los tiburones y las rayas, son peces mandibulados con un esqueleto cartilaginoso. Sus branquias pueden observarse en la superficie del cuerpo. Las escamas no crecen junto con el pez, sino que se desarrollan en los peces de edad avanzada. Las escamas están compuestas por dentina y esmalte, los mismos materiales duros que componen los dientes. Los dientes de los tiburones crecen en hileras y son continuamente removidos y reemplazados. Entre los tiburones se encuentran algunos depredadores hidrodinámicos que persiguen a sus presas (figura 24.6A), otros apacibles que se alimentan de plancton que filtran del agua y otros que se alimentan de materiales que filtran del fondo marino. Las

rayas son peces cartilagosos con un cuerpo aplanado dorsoventralmente. Las mantarrayas se alimentan al filtrar el plancton del agua y algunas de ellas llegan a medir hasta 6 metros de ancho (figura 24.6B). Las rayas de espina o látigo se alimentan en el fondo del mar y su cola contiene una glándula de veneno.

**Peces óseos** Los **peces óseos** (*Osteichthyes*) tienen un esqueleto adulto que consiste, en su mayoría, en huesos. En los peces óseos las branquias están protegidas por una estructura ósea llamada opérculo. Sus escamas son planas y aumentan su tamaño durante el crecimiento. La característica distintiva de los peces óseos es un órgano lleno de gas derivado de una evaginación del intestino. En algunos de estos peces este órgano funciona como pulmón y realiza el intercambio de gases. En otros, funciona como una vejiga natatoria, es decir, como un dispositivo de flotación ajustable. Al regular el volumen de gas en el interior de su vejiga natatoria, un pez óseo puede permanecer suspendido en el agua a diferentes profundidades.

La figura 24.7A muestra la anatomía interna de un pez óseo. Al igual que todos los vertebrados, tiene un sistema circulatorio cerrado con un corazón y un sistema urinario con un par de riñones que filtran la sangre, ajustan su volumen y composición de solutos y eliminan los desechos. Tienen un sistema digestivo completo. En la mayoría de los peces óseos, los desechos urinarios y digestivos, así como los gametos, salen del cuerpo mediante tres aberturas separadas. En contraste, los peces cartilagosos, los anfibios y los reptiles tienen una sola abertura multipropósitos llamada cloaca.

Existen dos linajes de peces óseos. Los **peces con aletas radiadas** tienen soportes flexibles en las aletas derivados de la piel. Con más de 21000 especies de agua dulce y salada que existen estos peces son el grupo de vertebrados más diverso. Este grupo incluye la mayoría de los peces que terminan en nuestros platos de comida, como el salmón, la sardina, el pez espada, la trucha, la carpa, el bacalao, el robalo y la mojarra. Algunos tienen planes corporales altamente modificados (figura 24.7B–D).

Los **peces con aletas lobuladas** incluyen los celacantos y los peces pulmonados (figura 24.8). Sus aletas pélvica y pectoral son extensiones carnosas del cuerpo que en su interior tienen huesos que les dan soporte. Como su nombre lo sugiere, los peces pulmonados tienen branquias y uno o dos pulmones llenos de aire. Un pulmón consiste en un saco o sacos llenos de aire con una red de pequeños vasos sanguíneos asociados. Un pez pulmonado llena sus pulmones al salir a la superficie e inhalar aire, después el oxígeno se difunde desde los pulmones hacia la sangre.

Como se explica en la siguiente sección, las aletas con soportes óseos y los pulmones simples representaron una ventaja adaptativa cuando los descendientes de algunos peces con aletas lobuladas se aventuraron hacia la tierra.

**lamprea** Pez sin mandíbula con un esqueleto cartilaginoso.

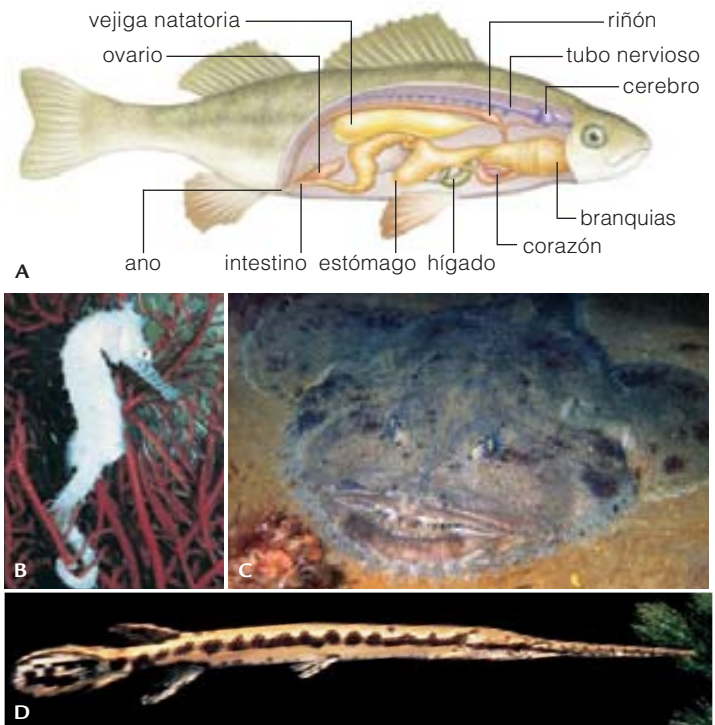
**pez bruja** Pez sin mandíbula con un cráneo protector pero sin columna vertebral.

**pez cartilaginoso** Pez con un esqueleto de cartílago.

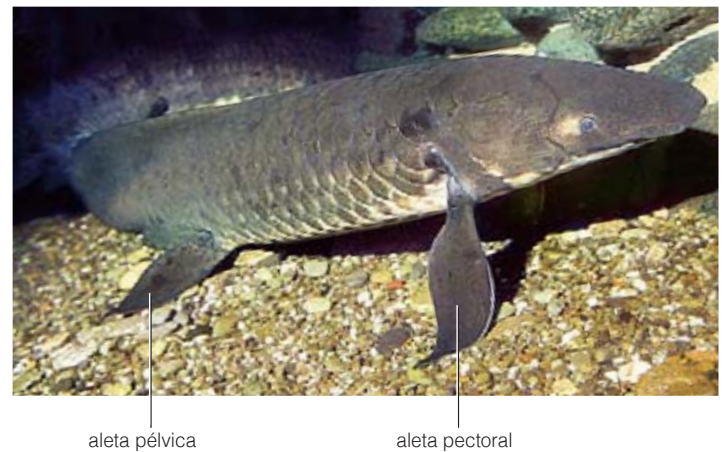
**pez con aletas lobuladas** Pez con aletas carnosas que contienen huesos.

**pez con aletas radiadas** Pez con aletas fortalecidas con radios o espinas delgadas derivados de la piel; miembro del linaje más diverso de peces.

**pez óseo** Pez con pulmón o vejiga natatoria y un esqueleto que consiste, en su mayoría, en huesos.



**Figura 24.7 Animada** Peces con aletas radiadas. **A** Plan corporal de una perca. **B** Caballito de mar. **C** Pejesapo, un depredador cauteloso. **D** Pejelagarto o pez caimán, un veloz depredador.



**Figura 24.8** Pez pulmonado, un tipo de pez lobulado. Sus aletas pélvica y pectoral están fortalecidas por huesos internos.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los diferentes grupos de peces?

- Los peces bruja y las lampreas son peces sin mandíbulas ni escamas. Los peces bruja no tienen columna vertebral y, por lo tanto, no son considerados vertebrados.
- Los peces cartilagosos, como los tiburones y las rayas, tienen una columna vertebral y otros elementos esqueléticos formados por cartílago.
- Existen dos linajes de peces óseos. Los peces con aletas radiadas son el grupo más diverso. Los peces con aletas lobuladas son los parientes más cercanos de los tetrápodos.

## 24.4 Anfibios: los primeros tetrápodos

- Los anfibios pasan gran parte de su vida fuera del agua, pero regresan a sus raíces acuáticas para reproducirse.
- Vínculos a Estructuras homólogas 16.8, Hongos quitridios 22.3, Tremátodos 23.6

### Conquista de la tierra

Los **anfibios** son depredadores terrestres que requieren agua para reproducirse. El descubrimiento reciente de huellas fósiles indica que un plan corporal de cuatro patas habría evolucionado durante el Devónico, hace unos 395 millones de años. Los huesos fosilizados revelan la forma en que los peces, adaptados al nado, evolucionaron hacia organismos que caminaban en cuatro patas, o tetrápodos (figura 24.9). Los huesos de las aletas pélvica y pectoral de un pez lobulado son homólogas con los huesos de las extremidades anteriores y posteriores de los anfibios.

La transición hacia la tierra no fue sólo un asunto de cambios en el esqueleto. La división del corazón en tres cámaras permitió que la sangre fluyera por dos circuitos, uno hacia el cuerpo y otro hacia los pulmones, cada vez más importantes. Algunos cambios en el oído interno mejoraron la detección de los sonidos que viajan por el aire. Los ojos se protegieron de la desecación mediante el desarrollo de los párpados.

¿Cuál fue la ventaja selectiva de habitar en ambientes terrestres? La capacidad de pasar parte del tiempo fuera del agua debió haber sido favorable en los ambientes con estaciones secas. En la tierra, los individuos escapaban de sus depredadores y tenían una nueva fuente de alimento: los insectos, los cuales también evolucionaron durante el Devónico.

### Anfibios modernos

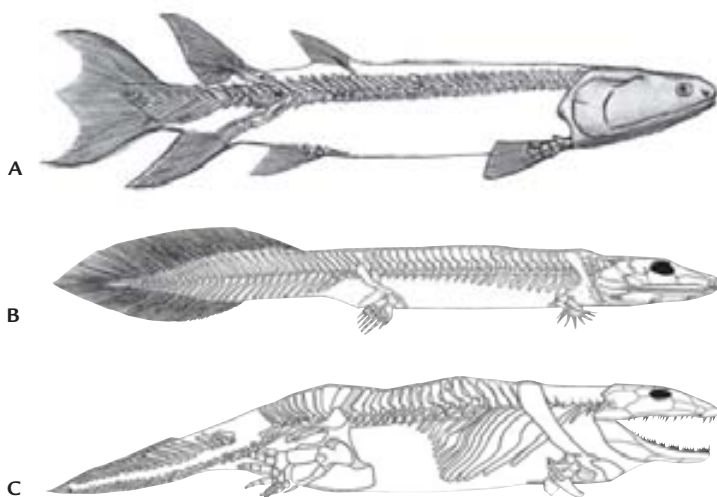
La forma del cuerpo de las salamandras y los tritones se asemeja a la de los tetrápodos primitivos. Tienen una larga cola y sus extremidades anteriores y posteriores son del mismo tamaño (figura



**Figura 24.10 Animada** El modo de andar de las salamandras. **A** Las patas anteriores y posteriores de una salamandra son de tamaño similar y se proyectan desde el cuerpo en ángulos rectos. **B** La salamandra camina al curvar su cuerpo hacia un lado y hacia el otro, moviendo sus extremidades de manera coordinada. Estos movimientos se asemejan a los que realiza un pez durante el nado **C**.

24.10A). Cuando una salamandra camina, los movimientos de sus extremidades y la curvatura de su cuerpo asemejan los movimientos que realiza un pez durante el nado (figura 24.10 B,C). Tal vez los tetrápodos primitivos utilizaron este tipo de movimientos para caminar en el agua antes de que uno de los linajes se aventurara hacia la tierra.

En la etapa larval, las salamandras son pequeñas versiones de los adultos, excepto por la presencia de branquias. En algunas especies, llamadas ajolotes, las branquias se conservan aun en la etapa adulta. En la mayoría de las especies las branquias desaparecen conforme el animal madura y se desarrollan los pulmones.



**Figura 24.9** La transición hacia los tetrápodos. El esqueleto de un pez lobulado del Devónico **A**, y de dos anfibios, *Acanthostega* **B**, e *Ichthyostega* **C**. La pintura **D** muestra cómo pudieron haber sido *Acanthostega* (en primer plano) e *Ichthyostega* (en segundo plano).







**Figura 24.11** Las ranas. **A** Unas largas y musculosas extremidades posteriores permiten el salto en las ranas adultas. **B** La etapa de larva de las ranas es un organismo nadador con una larga cola y sin patas.

Las ranas y los sapos pertenecen al linaje más diverso de los anfibios, que contiene más de 5000 especies. Sus largas y musculosas extremidades posteriores permiten que los adultos sin cola naden, brinquen y que realicen saltos espectaculares (figura 24.11A). Las extremidades anteriores son mucho más cortas y ayudan a absorber el impacto de los aterrizajes. Los sapos tienden a tener extremidades posteriores más cortas que las ranas y a estar mejor adaptados para las condiciones secas (figura 24.12).

En su etapa de larva, comúnmente conocidos como renacuajos, las ranas y los sapos tienen branquias y cola pero no extremidades (figura 24.11B). En su etapa adulta, todas las ranas y todos los sapos tienen pulmones.

### Declinación de la diversidad de anfibios

A lo largo del mundo, las poblaciones de anfibios están declinando o desapareciendo. Los investigadores correlacionan varios de los descensos con la reducción o deterioro de los hábitats. Es común que las personas rellenen algunos agujeros o irregularidades del suelo, en las que se acumulaba el agua de las lluvias formando charcas. Casi todos los anfibios necesitan del agua para depositar sus huevos y esperma y para que se desarrollen sus larvas.

Otros factores que contribuyen al descenso de las poblaciones de anfibios incluyen la introducción de nuevas especies en los

**anfibio** Tetrápodo con un corazón de tres cámaras y una piel sin escamas; por lo general se desarrolla en el agua y después habita en tierra como un carnívoro con pulmones.



**Figura 24.12** El sapo americano. El disco aplanado que se observa detrás del ojo es el tímpano.



**Figura 24.13** Deformidades en las ranas. La infección causada por un tremátodo provoca el desarrollo anormal de las extremidades.

hábitats donde viven los anfibios, cambios de largo plazo en el clima, aumento en la cantidad de radiación UV y la propagación de patógenos y parásitos. La sección 22.3 discute el efecto de las infecciones causadas por los hongos quitridios sobre los anfibios. La figura 24.13 proporciona un ejemplo de los efectos deformantes de un tremátodo parásito (un subgrupo de los platelmintos). La contaminación química de los hábitats acuáticos también daña a los anfibios. Su piel delgada, libre de escamas, permite que los desechos de dióxido de carbono se difundan por todo su cuerpo. Desafortunadamente, también permite que los contaminantes químicos entren en su cuerpo.

### Para repasar en casa ¿Cómo evolucionaron los anfibios y cuáles son sus caracteres diagnósticos?

- » El linaje de los tetrápodos se ramificó a partir del linaje de los peces lobulados. Los anfibios conforman el linaje más antiguo de tetrápodos.
- » Los pulmones y un corazón con tres cámaras adaptaron a los anfibios para la vida en ambientes terrestres, aunque casi todos necesitan del agua para completar su ciclo de vida.
- » Las salamandras, las ranas y los sapos son los anfibios modernos más conocidos.

## 24.5 Evolución de los amniotas

- › Los amniotas son vertebrados que se han adaptado a la vida totalmente terrestre.
- ◀ Vínculos a Impactos de asteroides 16.1, Cladística 17.14

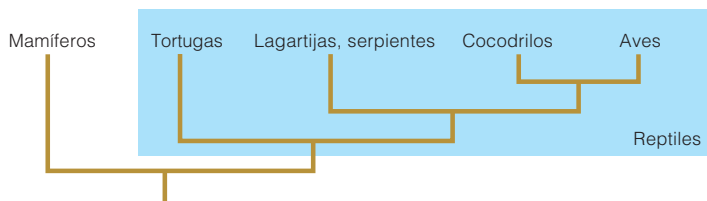
Hace cerca de 300 millones de años, durante el Carbonífero, los amniotas se ramificaron a partir de un ancestro anfibio. Una variedad de caracteres que evolucionaron en este linaje adaptaron a sus integrantes para la vida en ambientes secos. El **huevo amniota** tiene membranas en su interior que mantienen la humedad del embrión aun cuando se encuentre alejado del agua (figura 24.14). Además, la piel de los amniotas es rica en queratina, una proteína que la hace a prueba de agua. Un par de riñones les ayudan a conservar el agua, y la fertilización por lo común se realiza en el interior del cuerpo de la hembra.

Poco tiempo después del surgimiento de los amniotas, el linaje se dividió en dos ramas. Una rama dio origen a los mamíferos y la otra al clado que los biólogos conocen como los **reptiles** (figura 24.15). Este clado incluye tortugas, lagartijas, serpientes, cocodrilos y aves.

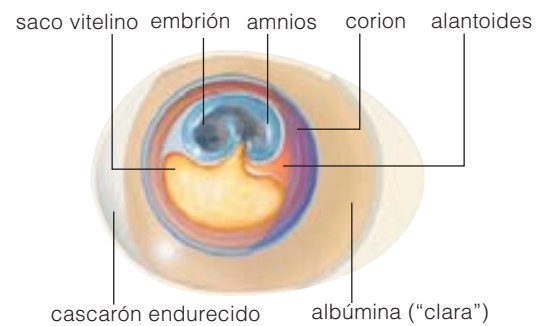
**dinosaurio** Linaje de reptiles muy diverso y abundante entre el Jurásico y el Cretácico; con excepción de las aves ahora todos sus integrantes están extintos.

**huevo amniota** Huevo con membranas internas que permiten el desarrollo del embrión aun cuando esté lejos del agua.

**reptiles** Subgrupo amniota que incluye lagartijas, serpientes, tortugas, cocodrilos y aves.



**Figura 24.15** Un árbol evolutivo de los grupos de amniotas vivos en la actualidad. El rectángulo azul indica los miembros del clado reptil. Observa que las aves forman parte de este grupo.



**Figura 24.14 Animada** El huevo amniota. El huevo de un ave tiene un cascarón endurecido que rodea el embrión y las membranas características de los amniotas (saco vitelino, amnios, corion y alantoides).

Los **dinosaurios** son miembros extintos del clado reptil. Los biólogos los identifican por características esqueléticas como la forma de su pelvis y caderas. Como se explica en la sección 24.1, la evidencia sugiere que las primeras aves evolucionaron a partir de un grupo de dinosaurios emplumados. La figura 24.16 muestra una escena del Jurásico, en la que están presentes el ave primitiva *Archaeopteryx* y uno de los primeros mamíferos. Con la excepción de las aves, todos los miembros del linaje de los dinosaurios desaparecieron al final del Cretácico. Se considera que el impacto de un asteroide es la causa de su desaparición permanente (sección 16.1).

### Para repasar en casa ¿Qué son los amniotas?

- › Los amniotas son animales que producen huevos, en los cuales, los embriones pueden desarrollarse aun lejos del agua. Su piel impermeable, sus riñones eficientes y la fertilización interna son características que los adaptan para la vida terrestre.
- › Una divergencia temprana separó a los ancestros de los mamíferos de los ancestros de los reptiles, un grupo en el cual los biólogos incluyen tortugas, lagartijas, serpientes, cocodrilos y aves.



**Figura 24.16** Pintura de una escena del Jurásico. En medio y en primer plano, el vuelo de las aves primitivas *Archaeopteryx*. Detrás de las aves, un dinosaurio carnívoro casi del mismo tamaño que el enorme dinosaurio vegetariano que está a su lado. Del lado derecho, uno de los primeros mamíferos observa la escena desde un árbol.

›› **Adivina:** ¿Cuáles de los animales mencionados en la parte superior son considerados amniotas por los biólogos? ¿Cuáles son considerados como reptiles?

Respuesta: Todos son amniotas. Los dinosaurios y las aves son reptiles.

## 24.6 Reptiles distintos de las aves



**Figura 24.17** Ejemplos de reptiles. **A** Serpientes hocico de cerdo eclosionando de huevos amniotas correosos. **B** Tortuga de las Galápagos. **C** Caimán con anteojos, una especie de cocodrilo. Todos los cocodrilos pasan gran parte de su vida en el agua.

› Todos los reptiles distintos de las aves (tortugas, lagartijas, serpientes, cocodrilos y caimanes) tienen un cuerpo cubierto de escamas y adquieren el calor del ambiente.

◀ [Vínculo a Calor metabólico 7.5](#)

Los reptiles modernos incluyen las tortugas, las lagartijas, las serpientes y las aves. Con la excepción de las aves, las cuales serán discutidas en la siguiente sección, todos los integrantes de estos grupos son animales **ectotermos**, es decir, “calentados desde el exterior”. Las personas suelen describir a estos animales como de “sangre fría”, pero los ectotermos ajustan su temperatura interna a través de su comportamiento. Se posan sobre una roca caliente para aumentar su temperatura o se entierran bajo el suelo para enfriarse. Los peces y los anfibios también son animales ectotermos. En contraste, los **endotermos**, como las aves y los mamíferos, producen su propio calor mediante procesos metabólicos.

### Principales grupos

**Lagartijas y serpientes** Las lagartijas y las serpientes constituyen el grupo más diverso de reptiles modernos. Su cuerpo está cubierto por escamas superpuestas. Las lagartijas más pequeñas son del tamaño de un centavo (*izquierda*). Las más grandes, como el dragón de Komodo, pueden crecer hasta alcanzar los 3 metros de longitud. La mayoría de las lagartijas son depredadores, pero las iguanas son herbívoras.

Las primeras serpientes evolucionaron durante el Cretácico, a partir de lagartos de patas cortas y cuerpos largos. Algunas serpientes modernas tienen huesos remanentes de extremidades posteriores, pero la mayoría de ellas no tienen huesos en las extremidades. Todas son carnívoras. Muchas de ellas tienen mandíbulas flexibles que ayudan a tragar su presa entera. Todas las serpientes tienen dientes, pero no todas tienen colmillos. Las serpientes de cascabel y otros tipos de especies que tienen colmillos, muerden y dominan sus presas con el veneno producido en sus glándulas salivales modificadas. En promedio, sólo dos de los casi 7000 casos de mordidas de serpientes reportadas en Estados Unidos son fatales.

La mayoría de las lagartijas y las serpientes ponen huevos (*figura 24.17A*), pero las hembras de algunas especies los crían dentro de su cuerpo y dan a luz jóvenes bien desarrollados. A diferencia de los mamíferos, las especies que portan los huevos en su interior no proporcionan ningún alimento a su descendencia.

**Tortugas** Las tortugas tienen una concha ósea unida a su esqueleto (*figura 24.17B*). Cuando son amenazadas, varias de ellas se refugian en su concha para protegerse. Un fósil recién descubierto en China reveló una etapa intermedia en la evolución de las tortugas. La especie fósil vivió en el mar hace unos 200 millones de años y tiene una concha que cubre sólo el lado de su vientre (panza). Las tortugas no tienen dientes, pero tienen un “pico” córneo compuesto de queratina que cubre sus mandíbulas. Algunas se alimentan de plantas y otras son depredadores.

**Cocodrilos** Los cocodrilos y los caimanes son los parientes más cercanos de las aves. Al igual que las aves, tienen un corazón de cuatro cámaras. (Las lagartijas, las serpientes y las tortugas tienen un corazón con tres cámaras, similar al de los anfibios.) Al igual que la mayoría de las aves, el cuidado paterno de los cocodrilos es muy complejo. Por ejemplo, construyen y resguardan un nido en el que después alimentarán y cuidarán de sus crías. Todos los cocodrilos pasan gran parte de su vida en el agua. Tienen mandíbulas muy poderosas, un hocico largo y dientes afilados (*figura 24.17C*). Sujetan sus presas con la mandíbula, las hunden bajo el agua, las destrozán al hacer movimientos bruscos sin soltarlas y después ingieren los pedazos. El temido cocodrilo del Nilo llega a pesar más de 1000 kilogramos.

**ectotermo** Animal que regula su temperatura interna al alterar su comportamiento; por ejemplo un lagarto.

**endotermo** Animal que regula su temperatura al ajustar su metabolismo; por ejemplo las aves y los mamíferos.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características de los reptiles, excluyendo las aves?

- › Todos los reptiles, excluyendo las aves, son ectotermos, es decir, regulan su temperatura al modificar su comportamiento.
- › Las tortugas tienen una concha ósea y un pico córneo. Las lagartijas y las serpientes tienen escamas superpuestas sobre todo su cuerpo. Los cocodrilos y los caimanes son los parientes más cercanos de las aves y, al igual que ellas, tienen un corazón de cuatro cámaras.



## 24.7 Aves: reptiles emplumados

› Las aves descienden de los dinosaurios con plumas. Tienen un cuerpo altamente modificado, en su interior y exterior, para el vuelo.

◀ Vínculos a Respiración aerobia 7.2, Mieleros 17.11

Las **aves** son el único grupo de animales con plumas. Estas estructuras ligeras derivadas de las escamas, participan en el aislamiento térmico, el vuelo y el cortejo. También repelen el agua y ayudan a mantener la piel seca.

El cuerpo de las aves tiene muchas adaptaciones relacionadas con el vuelo (figura 24.18). Al igual que los humanos, las aves tienen una postura erguida que descansa sobre sus dos patas posteriores. Las patas anteriores evolucionaron en alas. Cada ala está cubierta por plumas largas que se extienden hacia el exterior y aumentan su superficie. Las plumas proveen a las alas la forma adecuada para levantar al ave mientras viaja por el aire. Dentro de los huesos existen cavidades llenas de aire que reducen el peso del cuerpo y facilitan el levantamiento y mantenimiento del vuelo. Los músculos del vuelo se conectan con la quilla, una ampliación del esternón y los huesos de las extremidades anteriores. Cuando los músculos se contraen, producen un poderoso movimiento del ala hacia abajo.

El vuelo requiere de mucha energía, la cual es proporcionada por la respiración aerobia (sección 7.2). Un sistema único de sacos de aire mantiene el flujo de aire continuo a través de los pulmones, asegurando el adecuado suministro de oxígeno. Un corazón de cuatro cámaras bombea sangre muy rápido desde los pulmones hacia los músculos de las alas y la espalda. Un ave también tiene un latido del corazón veloz y éste es relativamente grande en proporción con el tamaño de su cuerpo.

El *Archaeopteryx* tenía dientes y una larga cola, pero las aves modernas no tienen ninguno de estos rasgos. Capas de la proteína queratina cubren los huesos de sus mandíbulas, formando un pico. Las diferencias en la forma y tamaño del pico adaptan a las aves para diferentes dietas. Por ejemplo, algunas especies de mieleros tienen picos adaptados para alimentarse de néctar, mientras que otras tienen picos adecuados para alimentarse de insectos o semillas (sección 17.11).

ave Animal con plumas.



**Figura 24.18** Adaptaciones que permiten el vuelo. **A** Entre los vertebrados modernos, sólo las aves y los murciélagos vuelan al batir sus dos alas. **B** Las aves tienen una quilla que es una proyección del esternón y huesos porosos que aligeran su peso.



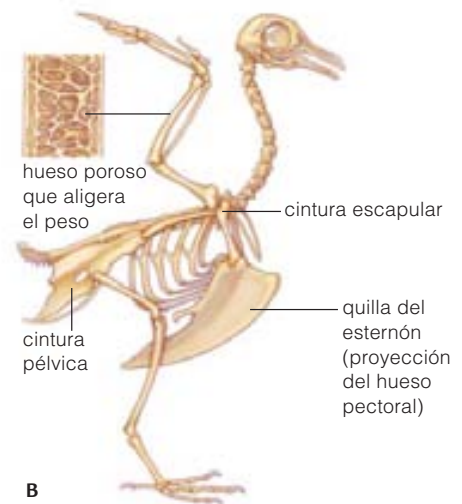
**Figura 24.19** Gorriones apareándose. Al carecer de pene, el macho debe curvar su cuerpo para que su cloaca cubra la de su pareja.

La mayoría de los reptiles que no son aves tienen pene, un órgano masculino que deposita el espermatozoide en su pareja. Las aves macho no tienen pene y, por lo tanto, deben curvar su cuerpo balanceado sobre la espalda de la hembra y presionar su cloaca contra la de su pareja, en una maniobra conocida como beso cloacal (figura 24.19).

Las diferentes especies de aves varían en tamaño, proporciones, coloración y capacidad de vuelo. Un colibrí zunzuncito pesa 1.6 gramos. El avestruz, un ave corredora incapaz de volar, pesa 150 kilogramos. Más de la mitad de todas las especies de aves pertenece al subgrupo de las aves paseriformes o aves de percha. La mayoría de las aves que visitan los alimentadores colocados en los jardines pertenece a este grupo. Los gorriones, las golondrinas, los estorninos, los cuervos, los pinzones, los orioles, los cardenales, las currucas y los petirrojos son ejemplos de aves paseriformes.

### Para repasar en casa ¿Qué son las aves?

› Las aves son amniotas con plumas, huesos porosos que aligeran su peso y unos eficientes sistemas respiratorio y circulatorio, que las adaptan al vuelo.



Los mamíferos surgieron cuando dominaban los dinosaurios y se diversificaron después de que éstos se extinguieron.

### Caracteres de los mamíferos

Los **mamíferos** son animales con pelo, cuyas hembras alimentan su descendencia con leche secretada por sus glándulas mamarias. El nombre del grupo se deriva del latín *mamma*, que significa pecho. Al igual que las aves, los mamíferos son endotermos. Su abrigo de pelo o sus cabezas cubiertas con cabello les ayudan a mantener el calor que produce su metabolismo.

Sólo los mamíferos tienen cuatro tipos de dientes con formas distintas (figura 24.20). En los individuos de otros grupos de vertebrados, todos los dientes tienen la misma forma (aunque puede variar el tamaño). La presencia de dientes con distintas formas o heterodoncia, permite que los mamíferos procesen mayor variedad de alimentos que otros vertebrados.

### Tres linajes de mamíferos

Los **monotremas**, el linaje más antiguo de mamíferos, ponen huevos que tienen un cascarón correoso similar al de los reptiles. Hoy sólo sobreviven tres especies de este grupo: el ornitorrinco (figura 24.21A) y dos especies de equidnas. La descendencia de los monotremas eclosiona en un estado relativamente inmaduro, en el que los individuos son muy pequeños, ciegos y sin pelo. Se adhieren a su madre o son mantenidos dentro de un pliegue de la piel de la panza. La leche fluye por aberturas en la piel de la madre, pues no tienen pezones.

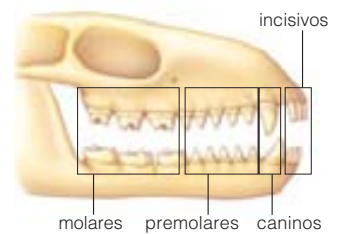
Los **marsupiales** son mamíferos que se caracterizan por la presencia de una bolsa o marsupio. Los marsupiales se desarrollan durante periodos breves en el cuerpo de su madre, y son alimen-

tados por el saco vitelino y por los nutrientes que se difunden desde los tejidos maternos. Nacen en una etapa temprana del desarrollo y se arrastran por el cuerpo de la madre hacia una bolsa, o marsupio, localizada en la superficie de su vientre. Un pezón, en el interior de la bolsa, suministra la leche que los alimenta durante su desarrollo.

La mayoría de las 240 especies modernas de marsupiales vive en Australia y en las islas cercanas a dicho país. Los canguros y los koalas son los marsupiales más populares. Las zarigüeyas (figura 24.21B) son los únicos marsupiales nativos de Norteamérica.

En los **mamíferos placentarios**, los tejidos maternos y embrionarios se combinan para formar la placenta. Este órgano permite una transferencia más eficiente de los nutrientes y gases entre la madre y el embrión. Los embriones placentarios crecen más rápido que los de otros mamíferos y su descendencia nace desarrollada por completo. Después del nacimiento, las crías succionan la leche secretada por los pezones localizados en la superficie de la madre (figura 24.21C).

Los mamíferos placentarios tienden a estar mejor adaptados que los miembros de otros linajes de mamíferos y por ello hoy dominan sobre todos los continentes, excepto en Australia. Son el único grupo de mamíferos que habita en los mares. Casi la mitad de las 4000 especies de mamíferos son roedores, como ratas y ratones.



**Figura 24.20** Cráneo generalizado de los mamíferos mostrando los cuatro tipos distintos de dientes. Compara con los dientes del caimán de la figura 24.17.

**mamífero** Animal con pelo; las hembras secretan leche desde sus glándulas mamarias.

**mamífero placentario** Mamífero en el que la madre y su embrión intercambian materiales mediante un órgano llamado placenta.

**marsupial** Grupo de mamíferos en que los juveniles nacen en una etapa temprana del desarrollo y completan éste en una bolsa (marsupio) localizada sobre la superficie de la madre.

**monotrema** Mamífero que pone huevos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los mamíferos?

- Los mamíferos son endotermos amniotas que tienen pelo. Las hembras alimentan sus crías con la leche que secretan sus glándulas mamarias.
- Los monotremas son mamíferos que ponen huevos, los marsupiales y los mamíferos placentarios son subgrupos. Los mamíferos placentarios son el linaje dominante en la actualidad en casi todas las regiones.



**A** Los ornitorrincos son monotremas.



**B** Las zarigüeyas son marsupiales.



**C** Los humanos son mamíferos placentarios.

**Figura 24.21** Madres mamíferos y sus crías. Todas las hembras de los mamíferos producen leche para alimentar a sus crías.

## 24.9 Características y tendencias evolutivas de los primates

- Los humanos y sus parientes mamíferos más cercanos son integrantes del grupo de los primates. Una característica del grupo es el empleo de sus manos con pulgar oponible para realizar diferentes actividades.
- Vínculo a Escala geológica del tiempo 16.6

Los **primates**, el subgrupo de mamíferos al que pertenecen los humanos, tienen manos y pies con cinco dedos, capaces de sujetar objetos (figura 24.22). Las puntas de sus dedos tienen uñas aplanadas en lugar de las garras afiladas de los demás mamíferos.

Los primates aparecieron por primera vez en el registro fósil hace unos 55 millones de años en Europa, Norteamérica y Asia. Los prosimios (“antes de los monos”) son el más antiguo de los linajes que aún sobrevive. Los lémures y los társideos son prosimios. Observa la tabla 24.1 y la figura 24.23. Una ramificación temprana separó el linaje antropeide al que pertenecen los monos, los simios y los humanos, a partir de los prosimios. Ramificaciones posteriores dieron origen a los hominoideos: los simios y los humanos. Nuestros parientes más cercanos son los chimpancés y los bonobos (antes llamados chimpancés pigmeos). Los humanos y una variedad de especies extintas similares a ellos son conocidos como **homínidos**.



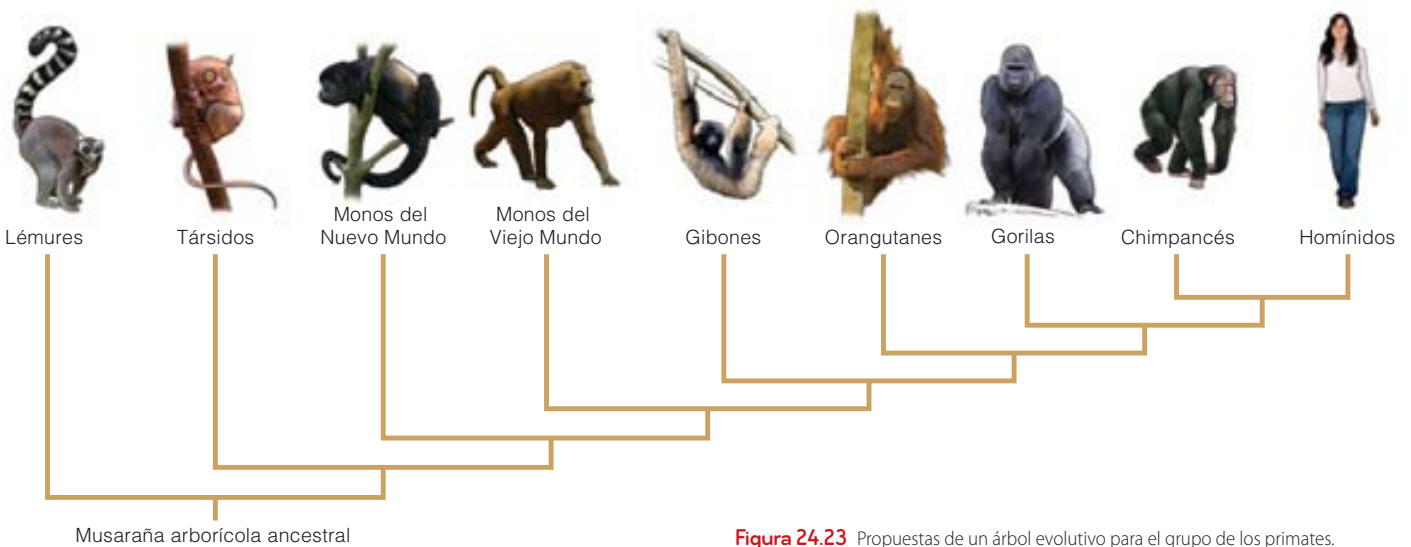
**Figura 24.22** Un chimpancé muestra sus manos y pies tenaces de cinco dedos. Los primates tienen uñas en sus dedos en lugar de garras.

### Tendencias clave en la evolución de los primates

Cinco tendencias definen el linaje que derivó en los primates, los homínidos y por último en los humanos. Primero, la estructura de la cara se modificó (figura 24.24). Los primates son parientes cercanos de las musarañas arborícolas y al igual que este grupo, los primeros primates tenían una mandíbula larga y afilada y sus ojos se localizaban en las partes laterales de la cabeza. Más tarde, en estos grupos evolucionó una cabeza plana con ambos ojos que miraban hacia el frente. Esta nueva posición de los ojos proporciona una mejor y más profunda percepción, la visión estereoscópica, y quizá facilitaba los saltos de rama en rama de estos animales. Conforme la cara se aplanó, el área del cerebro dedicada a la detección de los olores disminuyó.

**Tabla 24.1** Clasificación de los primates

<b>Prosimios</b>	Lémures, társideos
<b>Antropoides</b>	Monos del Nuevo Mundo (monos araña, monos aulladores) Monos del Viejo Mundo (babuinos, macacos rhesus) Hominoideos: Hilobátidos (gibones, siamangs) Póngidos (orangutanes, gorilas, chimpancés, bonobos) Homínidos (humanos y especies extintas similares a ellos)

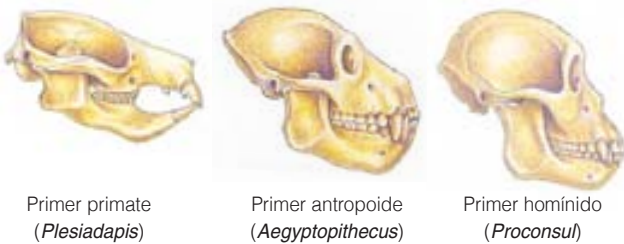


**Figura 24.23** Propuestas de un árbol evolutivo para el grupo de los primates.





Las musarañas, parientes cercanos de los primates, tienen una cara puntiaguda y unos ojos que se localizan en las partes laterales de la cabeza.



Primer primate  
(*Plesiadapis*)

Primer antroipoide  
(*Aegyptopithecus*)

Primer homínido  
(*Proconsul*)

**Figura 24.24** Evolución del cráneo primate. Una de las tendencias es el desarrollo de una cara más plana, con ojos que miran hacia el frente, en lugar de ojos localizados en las partes laterales del cráneo. En los homínidos, los dientes se vuelven más pequeños y uniformes.

La segunda tendencia es hacia unos dientes menos especializados. Las modificaciones en la mandíbula y los dientes fueron acompañadas por un cambio en la alimentación, la cual pasó de estar basada en la ingestión de insectos, a una dieta basada en frutas y hojas, y después a una dieta mixta. Las mandíbulas rectangulares y los caninos largos evolucionaron tanto en los monos como en los simios. Una mandíbula con forma de arco y dientes más pequeños y uniformes evolucionaron en los primeros homínidos.

En tercer lugar, hubo una tendencia hacia cambios en el esqueleto que permitieron adoptar una postura y una manera de caminar erguida, conocida como **bipedalismo**. La columna vertebral desarrolló una forma curvada, en forma de S, que mantuvo el cuerpo alineado sobre los pies (**figura 24.25**). El cráneo se modificó de tal manera que se posicionó sobre el extremo de la columna vertebral, en lugar de conectarse con ella por su parte posterior.

La cuarta tendencia consistió en adaptar las manos, liberadas de su función locomotora, para nuevas tareas. Los cambios en el arreglo de huesos y músculos de las manos proporcionaron la habilidad para sujetar objetos, o de tomarlos entre las puntas de los dedos y el pulgar. Estas habilidades permitieron que algunos primates fueran capaces de manipular objetos de formas únicas y de usarlos como herramientas:



**A** Los gorilas caminan sobre sus cuatro patas, con sus manos en una posición cerrada de forma parcial, apoyadas sobre los nudillos. Su columna vertebral es recta y sus brazos son proporcionalmente más largos que los de los humanos.

**B** Los humanos son bípedos. Caminan erguidos. Su columna vertebral tiene forma de S y su cráneo tiene un orificio en la base, por el cual se une con la médula espinal. En los gorilas, este orificio se encuentra sobre la parte posterior del cráneo.

**Figura 24.25** Algunas diferencias entre el esqueleto de humanos y gorilas asociadas con variaciones en la postura y la locomoción.

La quinta adaptación consistió en el aumento en tamaño y complejidad de la caja craneal y el cerebro. Junto con estas modificaciones, también aumentó la duración del embarazo y el tiempo de cuidado materno. En comparación con los primeros primates, los más recientes tienen tiempos de embarazo más largos y menos descendencia, a quienes dedican más tiempo.

Los primeros primates eran solitarios, pero más tarde algunos empezaron a vivir en grupos pequeños. Algunos caracteres relacionados con la interacción social y cultural comenzaron a influir sobre el éxito reproductivo. La **cultura** es la suma de todos los patrones de comportamiento aprendidos que son transmitidos entre las generaciones de un grupo.

**bipedalismo** Postura y modo de andar sobre dos patas.

**cultura** Patrones de comportamiento aprendidos y transmitidos entre las generaciones de un grupo.

**homínidos** Humanos o especies extintas similares a ellos.

**primate** Mamífero que tiene manos tenaces con uñas; incluyen los prosimios, monos, simios y homínidos como los humanos.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características y las tendencias evolutivas del linaje de los primates?

- ▶ Los primates tienen manos con uñas en sus cinco dedos.
- ▶ Los primates tempranos eran solitarios y similares a las musarañas arborícolas. En algunos linajes posteriores evolucionó una cara más plana con dientes de tamaño más uniforme, una posición erguida, manos con mayor destreza, un cerebro más grande y una tendencia hacia la vida en grupos.

## 24.10 Surgimiento de los primeros humanos

- Algunos fósiles hallados en las regiones central, este y sur de África sugieren que el periodo entre el Mioceno y Plioceno fue un tiempo “tupido” en la evolución de los homínidos. En otras palabras, varias formas evolucionaron de manera muy rápida. Pero aún no sabemos cómo están relacionadas entre sí.

◀ Vínculo a Radiación adaptativa 17.13

### Primeros homínidos

Las comparaciones genéticas indican que los homínidos divergieron de sus ancestros, similares a los simios, entre 6 y 8 millones de años atrás. Los fósiles más antiguos que pueden pertenecer a homínidos tienen alrededor de 6 millones de años. El *Sahelanthropus tchadensis* tenía un cara plana como la de los homínidos, un hueso frontal prominente en la zona de las cejas y caninos pequeños, pero su cerebro era relativamente pequeño, más cercano al tamaño del cerebro de un chimpancé (figura 24.26A). El *Ardipithecus ramidus* era un homínido que vivió hace 4.4 millones de años. El análisis del fósil de una hembra recién descubierto, llamado *Ardi*, sugiere que esta especie pudo haber caminado erguida sobre el suelo, pero era más frecuente que utilizara sus cuatro extremidades para escalar árboles.

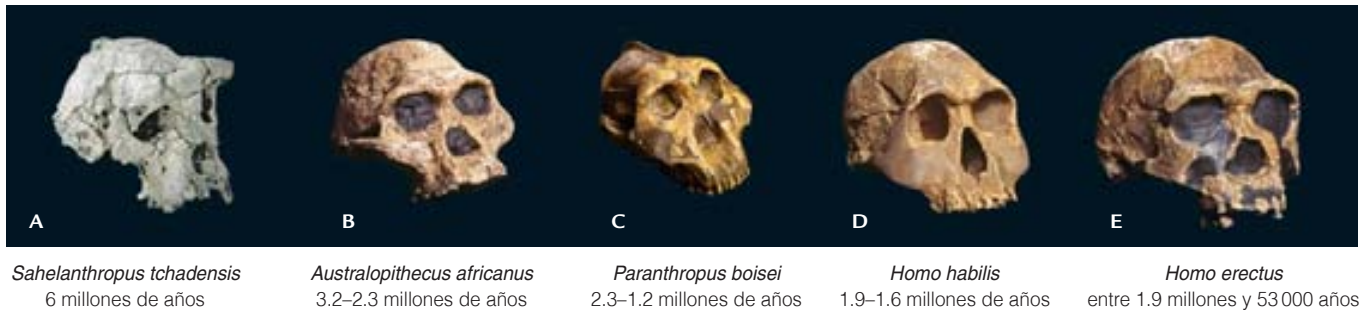
Un homínido bípedo indiscutible, el *Australopithecus afarensis*, caminaba hace unos 3.9 millones de años sobre tierras africanas.

Algunos esqueletos muy bien conservados revelaron que los miembros de esta especie caminaban por lo general erguidos (figura 24.27A). Hace 3.7 millones de años, dos *A. afarensis* caminaban sobre ceniza volcánica recién depositada. Una lluvia ligera se precipitó y transformó la ceniza en cemento que se secó muy rápido, el cual preservó sus pisadas (figura 24.27B,C).

El *A. afarensis* fue uno de los primeros **australopitecos** (“simios del sur”). Este grupo informal incluye las especies *Australopithecus* y *Paranthropus*. Las especies de *Australopithecus* eran pequeñas; tenían dientes y cara pequeña (figura 24.26B). Se cree que una o más especies de este género son ancestros de los humanos modernos. En contraste, las especies de *Paranthropus* tenían una estructura más tosca, una cara más ancha y unos molares más grandes. Los músculos de las mandíbulas se articulaban en el extremo de una cresta ósea de su cráneo (figura 24.26C). Los molares grandes y la mandíbula fuerte indican que un porcentaje importante de su dieta consistía en partes fibrosas de plantas difíciles de masticar. El *Paranthropus* desapareció hace aproximadamente 1.2 millones de años.

### Primeros humanos

¿Qué nos dicen los fósiles de homínidos tempranos sobre el origen humano? El registro es aún muy vago para establecer las relaciones evolutivas entre las diversas formas, y mucho menos para afirmar



**Figura 24.26** Muestra de algunos cráneos fósiles de homínidos descubiertos en África y su edad estimada. Las imágenes están en la misma escala.



**Figura 24.27 A** Huesos fosilizados de Lucy, una australopiteca femenina (*Australopithecus afarensis*). Este homínido bípedo habitó en África hace 3.2 millones de años.

**B,C** En Laetoli, Tanzania, Mary Leakey descubrió pisadas sobre ceniza volcánica húmeda que datan de hace 3.7 millones de años. El arco, el pulgar grande y las marcas del talón de estas pisadas indican que pertenecieron a algún tipo de homínido bípedo.

con certeza quiénes fueron nuestros ancestros. Además, ¿cuáles son los caracteres que debemos utilizar para definir a los **humanos**, es decir, a los integrantes del género *Homo*?

¿Podemos utilizar su cerebro como punto de comparación? Nuestro cerebro es la base de las habilidades analíticas, verbales, del complejo comportamiento social y de las innovaciones tecnológicas. Los primeros homínidos utilizaron herramientas muy simples, como lo hacen los chimpancés y los bonobos. Entonces, ¿cómo fue que los primeros homínidos dieron el salto evolutivo para convertirse en humanos?

La comparación con los cerebros de los primates modernos nos puede dar algunas pistas. Los genes que codifican algunas de las proteínas del cerebro experimentaron duplicaciones repetidas durante la evolución del linaje de los primates. Estudios posteriores pueden proporcionar información adicional sobre cómo surgieron los caracteres distintivos humanos.

Hasta entonces, sólo podemos especular basados en la evidencia de los rasgos físicos observados entre los distintos fósiles. Éstos incluyen un esqueleto que permitía el bipedalismo, una cara más pequeña, un cráneo más grande y unos dientes más pequeños con más esmalte. Estos caracteres emergieron durante el Mioceno tardío y pueden observarse en el *Homo habilis*. El nombre de este ejemplar de los humanos antiguos significa “humano diestro” (figura 24.28).

La mayoría de los ejemplares de *Homo* que se conocen ha sido encontrada en el Valle del Rift localizado en el este de África. Los dientes fósiles indican que estos primeros humanos se alimentaban de nueces de cáscara dura, semillas secas, frutas y hojas suaves, así como de insectos. *H. habilis* pudo haber enriquecido su dieta recogiendo los cadáveres que dejaban animales carnívoros, como los tigres dientes de sable, pero no tenían dientes adaptados para una dieta rica en carne.

Nuestros parientes más cercanos, los chimpancés y los bonobos, utilizan palos y otros objetos naturales como herramientas (sección 39.7). Los primeros homínidos hacían más o menos lo mismo. Aplastaban nueces con rocas y utilizaban palos para escarbar en los nidos de las termitas y capturar los insectos. Por 2.5 millones de años, algunos homínidos modificaron rocas de tal manera que las convertían en herramientas útiles. Se hallaron piezas de roca volcánica cortadas o fragmentadas y con bordes afilados en huesos de animales que parecían raspados por dichas herramientas.

Los estratos del sitio arqueológico de Olduvai Gorge en Tanzania documentan el refinamiento de las habilidades para fabricar herramientas (figura 24.29). Los estratos que datan de hace 1.8 millones de años contienen guijarros tallados de forma tosca. Los estratos más recientes contienen herramientas más complejas como algunos cuchillos punzantes.

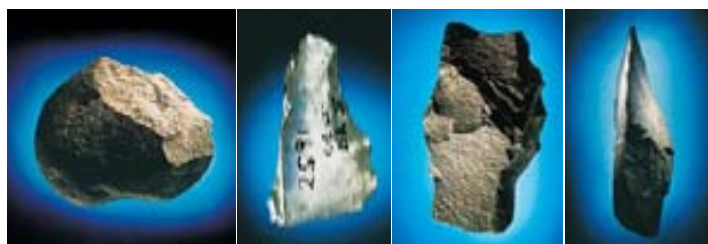
El sitio de Olduvai Gorge también almacena fósiles de homínidos. Cuando fueron descubiertos, estos fósiles se clasificaron como

**australopitecos** Colección de linajes de homínidos extintos, algunos de los cuales pueden ser ancestros de los humanos.

**humanos** Miembros del género *Homo*.



**Figura 24.28** Pintura de una banda de *Homo habilis* en un bosque del este de África. A la distancia, del lado izquierdo, se observan dos australopitecos.



**Figura 24.29** Muestra de las herramientas de piedra encontradas en el sitio arqueológico de Olduvai Gorge en África. De izquierda a derecha, una cuchilla tosca, una cuchilla más refinada, un hacha de mano y una cuchilla sofisticada.

*Homo erectus*. El nombre significa “hombre erguido”. En la actualidad, algunos investigadores reservan ese nombre para los fósiles encontrados en Asia, mientras que a los fósiles africanos les asignan el nombre de *H. ergaster*. En nuestras discusiones adoptaremos el acercamiento tradicional utilizando “*H. erectus*” cuando hagamos referencia a las poblaciones africanas y a las poblaciones descendientes que, con el paso de las generaciones, migraron hacia Europa y Asia.

Los *H. erectus* adultos medían en promedio 1.5 metros de altura y tenían un cerebro más grande que los *H. habilis*. El perfeccionamiento de las habilidades para cazar pudo haber ayudado al *H. erectus* a obtener el alimento necesario para mantener un cuerpo y un cerebro de grandes dimensiones. El *H. erectus* hacía fogatas. La cocción de los alimentos pudo ser un elemento que amplió su dieta al suavizar los alimentos que antes eran imposibles de masticar.

### Para repasar en casa ¿Qué sabemos acerca de los australopitecos y de las primeras especies del género *Homo*?

- ▶ Los australopitecos y ciertos homínidos que los precedieron caminaban erguidos. Algunas especies de *Australopithecus* eran cercanas o parte del linaje que condujo a los humanos.
- ▶ Al igual que algunos homínidos que los precedieron, los *Homo habilis*, la especie humana más antigua, caminaban erguidos. El *Homo erectus* tenía un cerebro más grande y se dispersó fuera de África.



- Según el registro fósil, los miembros más antiguos del linaje humano surgieron hace 2.5 millones de años, en el Valle del Rift al este de África.
- ◀ Vínculo a Proporción superficie-volumen 4.2

### Ramificaciones del linaje humano

Hace 1.7 millones de años las poblaciones de *Homo erectus* se habían establecido en lugares tan alejados de África como las islas de Java y el este de Europa. Al mismo tiempo, las poblaciones africanas continuaron prosperando. Tras miles de generaciones, las divergencias genéticas condujeron hacia adaptaciones específicas para las condiciones locales. Algunas poblaciones se volvieron distintas de los grupos parentales de *H. erectus*, a los que llamamos nuevas especies: *H. neanderthalensis* (conocidos como neandertales), *H. floresiensis* y *H. sapiens* o humanos modernos (figura 24.30).

Un fósil encontrado en Etiopía muestra que los *Homo sapiens* ya habían evolucionado hace 195 000 años. Comparado con el *H. erectus*, los *H. sapiens* tenían dientes, huesos faciales y huesos de la mandíbula más pequeños. Muchos fósiles revelan otra característica nueva: un mentón prominente. Comparados con los primeros homínidos, los *H. sapiens* tenían un cráneo más alto y más redondo, un cerebro más grande y la capacidad de la lengua hablada.

De 200 000 a 30 000 años atrás, los neandertales vivieron en África, el Medio Oriente, Europa y Asia. Tenían un cuerpo más ancho de menor altura, que pudo haber sido una adaptación hacia climas más fríos. Este tipo de cuerpo tiene menor proporción superficie-volumen que los cuerpos delgados y, por lo tanto, tarda más tiempo en perder su calor.

Los neandertales tenían un cerebro más grande. Pero ¿creían en la vida después de la muerte? ¿Tenían una lengua hablada? En realidad no lo sabemos. Desaparecieron

cuando los *H. sapiens* entraron en las regiones que ellos habitaban. ¿El arribo de los *H. sapiens* condujo a los neandertales hacia la extinción de manera directa mediante guerras o de forma indirecta al competir por los mismos recursos? Tampoco lo sabemos.

Aun cuando sólo hubieran ocurrido unos cuantos apareamientos, los datos de secuencias indican que los genes de los neandertales no contribuyen al acervo genético de los humanos modernos. Aun así, debido a que son nuestros ancestros comunes, compartimos alrededor de 99.5 por ciento de nuestros genes con los neandertales.

En el 2003, los científicos descubrieron fósiles humanos de unos 18 000 años de antigüedad en la isla Flores de Indonesia. Al igual que el *H. erectus*, la porción de las cejas del hueso frontal era prominente y su cerebro era relativamente pequeño para el tamaño de su cuerpo. Los adultos debieron medir tan sólo 1 metro de altura. Los científicos que encontraron los fósiles los clasificaron como una nueva especie, *H. floresiensis*. Pero no todos están convencidos de que lo sean. Algunos investigadores piensan que los fósiles pertenecen a individuos de *H. sapiens* que tenían algún tipo de enfermedad o trastorno.

### ¿En dónde se originaron los humanos?

Los neandertales evolucionaron a partir de las poblaciones de *H. erectus* de Europa y del oeste de Asia. El *H. floresiensis* pudo haber evolucionado a partir de los *H. erectus* que vivían en Indonesia. ¿En dónde surgieron los *H. sapiens*? Dos de los modelos más aceptados coinciden en que los *H. sapiens* evolucionaron a partir del *H. erectus*, pero difieren en los detalles sobre en dónde y qué tan rápido ocurrieron estos eventos. Ambos modelos intentan explicar tanto la distribución de los fósiles de *H. erectus* y de *H. sapiens*, como las diferencias genéticas entre los humanos modernos que viven en diferentes regiones.

**Modelo multirregional** De acuerdo con el **modelo multirregional**, las poblaciones de *H. erectus* que vivían en África y en otras regiones evolucionaron de manera gradual durante más de un millón de años, hasta convertirse en poblaciones de *H. sapiens*. El flujo génico entre las poblaciones conservó las especies durante la transición hacia los humanos modernos (figura 24.31A).

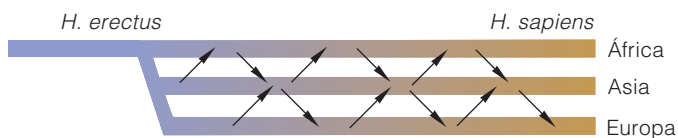
Si este modelo es correcto, gran parte de la variación genética presente entre los africanos modernos, asiáticos y europeos comenzó a generarse justo después de que sus ancestros se ramificaran a partir de una población ancestral de *H. erectus*. El modelo multirregional se basa en la interpretación de los fósiles. Por ejemplo, se dice que las caras de los fósiles de *H. erectus* encontradas en China se parecen más a los asiáticos modernos que a los *H. erectus* que habitaron en África. La idea general es que gran parte de la variación observada entre los *H. sapiens* modernos evolucionó mucho tiempo atrás en *H. erectus*.

**Modelo de reemplazo** De acuerdo con el **modelo de reemplazo**, el *H. sapiens* surgió a partir de una sola población de *H. erectus* en el África subsahariana hace alrededor de 200 000 años. Más tarde, bandas de *H. sapiens* entraron en las regiones ocupadas por las poblaciones de *H. erectus* y los condujeron hacia la extinción (figura 24.31B). Si este modelo es correcto, entonces las variaciones regionales observadas entre las poblaciones modernas de *H. sapiens* surgieron recientemente. Este modelo enfatiza el enorme grado de similitud genética entre todos los humanos actuales.

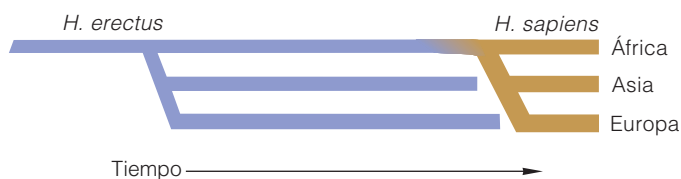


**Figura 24.30**

Especies recientes del género *Homo*. Aún se debate si *H. floresiensis* pertenece a este género.



**A** Modelo multirregional. Los *H. sapiens* evolucionaron de forma lenta a partir del *H. erectus* en varias regiones.



**B** Modelo de reemplazo. Los *H. sapiens* evolucionaron de manera rápida a partir de una población de *H. erectus* en África, luego se dispersaron y reemplazaron las poblaciones de *H. erectus* en todas las regiones.

**Figura 24.31** Dos modelos alternativos que intentan explicar el origen de los *H. sapiens*. Las flechas representan el flujo genético entre las poblaciones.

## Ventanas hacia el pasado (una vez más)

La interpretación de los fósiles de los vertebrados puede ser un gran reto. Los científicos están en desacuerdo cuando se afirma que un fósil representa una nueva especie, una variante de una especie conocida o una colección de huesos a partir de más de una especie. Este tipo de disputas son resueltas por lo general con el transcurso del tiempo, ya que más científicos examinan los fósiles y publican sus hallazgos para alcanzar un consenso general.

Por ejemplo, considera lo que ocurrió cuando un grupo de investigadores desenterraron los huesos de un homínido en una cueva de Indonesia y declararon haber encontrado una nueva especie, *Homo floresiensis*. Algunos otros científicos sugirieron que la baja estatura de los fósiles podría indicar que los fósiles eran evidencia de ejemplares de *H. erectus* u *H. sapiens* con un trastorno genético o nutricional y no de una nueva especie. Un científico que examinó la muñeca del fósil no estuvo de acuerdo y concluyó que los huesos eran muy distintos de los del *H. erectus* u *H. sapiens* y que, por lo tanto, sí pertenecían a una especie distinta. Otro grupo de científicos observó que el cráneo del fósil se asemejaba al de algunos australopitecos y sugirieron que los fósiles podrían ser de una nueva especie que descendió de los australopitecos que migraron de África. Estudios posteriores de fósiles existentes, el hallazgo de nuevos fósiles y futuras comparaciones de secuencias de ADN nos ayudarán a probar las diferentes hipótesis y sacar una conclusión.

**¿Cómo votarías?** La venta de fósiles es un gran negocio, pero alienta la búsqueda furtiva en terrenos públicos y disminuye el acceso que pueden tener los científicos a ellos. ¿Debería el gobierno regular la venta de fósiles? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Los fósiles también apoyan el modelo de reemplazo. Los fósiles más antiguos de *H. sapiens* encontrados en África del Este datan de hace 195 000 años y alrededor de 100 000 años los hallados en el Medio Oriente. El fósil más antiguo descubierto en Australia tiene 60 000 años y el más antiguo hallado en Europa tiene 40 000 años. Las comparaciones globales de marcadores en el ADN mitocondrial y en los cromosomas X y Y colocan a los africanos modernos cerca de la raíz del árbol de la familia. También revela que el ancestro común más reciente de todos los humanos modernos vivió en África hace 60 000 años.

### Nuevos horizontes

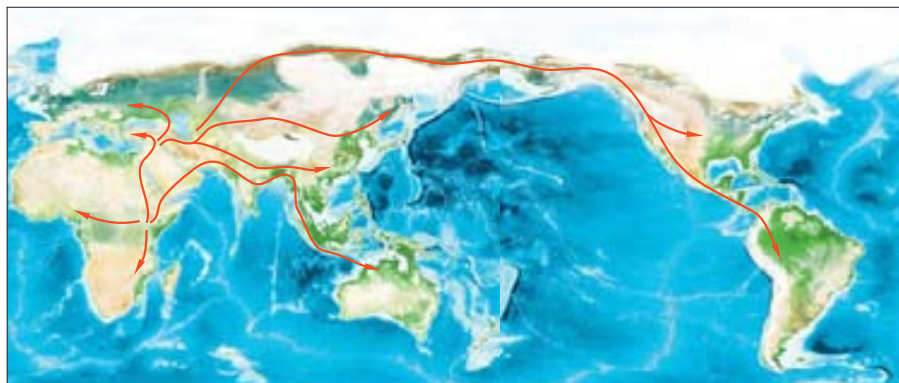
Los fósiles y la evidencia genética permiten que los científicos rastreen las rutas de dispersión humana (figura 24.32). Hace alrededor de 120 000 años, el interior de África se volvió más frío y seco. Con los cambios en los patrones y cantidades de precipitación de la lluvia, también cambió la distribución de los rebaños de animales y de los humanos que los cazaban. Algunos cazadores pudieron haber viajado hacia el norte partiendo desde el este de África y hacia Israel, en donde se encontraron fósiles de 100 000 años de antigüedad en una cueva, aunque los integrantes de esta especie no tienen descendientes actuales. La erupción del monte Toba en Indonesia pudo haberlos matado a ellos junto con otros viajeros primitivos.

Oleadas posteriores de viajeros pudieron tener mejor suerte, ya que algunos individuos dejaron grupos establecidos y se aventuraron hacia nuevos territorios. Las generaciones sucesivas continuaron desplazándose a lo largo de las costas de África y luego hacia Australia y Eurasia. En el Hemisferio Norte, gran parte del agua de la Tierra se convirtió en hielo, lo que disminuyó el nivel del mar en cientos de metros. Los cuerpos de agua que cubrían tierra sumergida fueron drenados y algunas regiones antes aisladas se comunicaron. Hace unos 15 000 años, una pequeña banda de humanos cruzó un puente terrestre entre Siberia y Norteamérica.

En cada paso de su viaje, los humanos encararon y superaron retos extraordinarios. Durante este tiempo, idearon medios culturales para sobrevivir en ambientes inhóspitos. Les fueron muy útiles las capacidades inigualables para modificar el ambiente y para el lenguaje. La evolución cultural sigue en marcha.

**modelo de reemplazo** Modelo que explica el origen de *H. sapiens*; los humanos evolucionaron en África y migraron hacia diferentes regiones en donde reemplazaron a otros homínidos.

**modelo multirregional** Modelo que postula que las poblaciones de *H. sapiens* de diferentes regiones evolucionaron a partir del *H. erectus* que habitaba en dichas regiones.



**Figura 24.32** Algunas de las rutas de dispersión de las pequeñas bandas de *Homo sapiens* que emigraron desde África. Este mapa muestra las placas de hielo y desiertos que prevalecían hace 60 000 años. Los fósiles proporcionan evidencia de que los humanos modernos aparecieron en estas regiones:

África	alrededor de 195 000 años
Israel	100 000
Australia	60 000
China	50 000
Europa	40 000
Norteamérica	14 000

La evidencia fósil más antigua de humanos en Norteamérica son los coprolitos, o heces fósiles encontrados en una cueva en Oregón.

Los cazadores y recolectores persisten en algunas partes del mundo, pero otros evolucionaron de la Edad de Piedra tecnológica hacia la edad de la "alta tecnología". La coexistencia continua de estos grupos tan diversos es un tributo a la profunda plasticidad del comportamiento de la especie humana.

### Para repasar en casa ¿Qué son los humanos modernos?

- ▶ Los fósiles y la evidencia genética indican que los humanos modernos, *H. sapiens*, evolucionaron en África a partir de una población de *H. erectus*.
- ▶ Factores geográficos y climáticos afectaron el viaje de los humanos que se dispersaron desde África.

## Resumen



**Sección 24.1** Los fósiles son una fuente importante de información acerca de las transiciones evolutivas entre los grupos mayores. Por ejemplo, los fósiles revelaron que las aves evolucionaron a partir de dinosaurios con plumas y que algunas aves primitivas tenían una cola ósea y dientes.

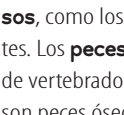


**Sección 24.2** Cuatro características definen los embriones de los **cordados**: una **notocorda**, un tubo nervioso espinal hueco, una faringe con hendiduras faríngeas y una cola que se extiende más allá del ano.

Estas características pueden o no conservarse en los adultos. Los invertebrados cordados incluyen los **tunicados** y los **peces lancetas**. Los **craneados** son cordados con una caja craneal formada de cartílago o de hueso. La mayoría de los craneados son **vertebrados**. Su columna vertebral es parte de su **endoesqueleto**. Los **tetrápodos** son vertebrados con cuatro extremidades. Los **amniotas** son un subgrupo de los tetrápodos, cuyos huevos permiten que los embriones se desarrollen lejos del agua.



**Sección 24.3** Los **peces bruja** son peces sin mandíbula, con cráneo, pero sin columna vertebral. Las **lampreas** son vertebrados sin mandíbula. Algunas son parásitos de otros peces. Los **peces cartilaginosos**, como los tiburones, tienen mandíbulas con varias hileras de dientes. Los **peces con aletas radiadas** son **peces óseos** y son el grupo de vertebrados más diverso. Los **peces con aletas lobuladas** también son peces óseos, pero tienen aletas reforzadas por huesos. Los aspectos del plan corporal de los peces los adaptaron a la vida acuática. Por ejemplo, una vejiga natatoria permite a los peces con aletas radiadas ajustar su flotabilidad.



Los **peces con aletas radiadas** son **peces óseos** y son el grupo de vertebrados más diverso. Los **peces con aletas lobuladas** también son peces óseos, pero tienen aletas reforzadas por huesos. Los aspectos del plan corporal de los peces los adaptaron a la vida acuática. Por ejemplo, una vejiga natatoria permite a los peces con aletas radiadas ajustar su flotabilidad.



**Sección 24.4** Los **anfibios**, el primer linaje de tetrápodos se ramificó a partir de los peces lobulados. Los anfibios modernos, como las ranas, los sapos y las salamandras, son carnívoros. La mayoría pasa el tiempo en tierra, pero regresa al agua para reproducirse.



**Sección 24.5** Los amniotas, los primeros vertebrados capaces de completar su ciclo de vida sobre un ambiente terrestre, tienen piel y riñones que les ayudan a conservar el agua y **huevos amniotas**. La fertilización ocurre en general en el interior del cuerpo femenino. Los amniotas se dividen

en dos linajes: los **reptiles** (que incluyen las aves y los extintos **dinosaurios**) y los mamíferos.



**Sección 24.6** El linaje más diverso de los reptiles incluye lagartijas y serpientes. Todos son carnívoros cuyos cuerpos están cubiertos por escamas aplanadas.

Las tortugas tienen una concha ósea y un pico córneo en lugar de dientes. Los cocodrilos son carnívoros y son los parientes más cercanos de las aves. Las serpientes, las lagartijas, las tortugas y los cocodrilos son **ectotermos**: ajustan su temperatura mediante cambios en su comportamiento. En contraste, las aves y los mamíferos son **endotermos**, es decir, regulan su temperatura corporal a través de su actividad metabólica.



**Sección 24.7** Las **aves** son reptiles con plumas. El plan corporal de la mayoría de las especies ha sido altamente modificado para el vuelo, con huesos que aligeran el peso y un eficiente sistema respiratorio.

Las aves macho no tienen pene.



**Sección 24.8** Los **mamíferos** tienen pelo o pelaje y las hembras alimentan a las crías con leche que secretan sus glándulas mamarias. Incluyen los **monotremas**, los **marsupiales** y los **mamíferos placentarios**, los cuales son el grupo más diverso y distribuido.



**Sección 24.9** Los **primates** tienen manos y pies capaces de sujetar objetos. Los prosimios son los linajes más antiguos. Los **homínidos** son los más recientes. Los primeros primates eran similares a las zarigüeyas arborícolas. La combinación de una visión estereoscópica, el **bipedalismo**, el aumento en la destreza, el desarrollo de cerebros más grandes, el comportamiento social, el cuidado parental de mayor duración y la **cultura** aceleraron la evolución en algunos linajes homínidos.

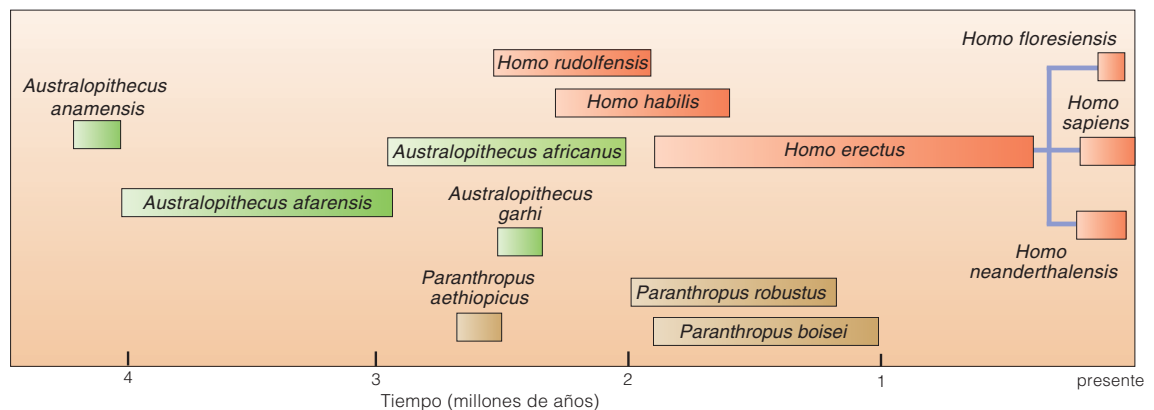


**Secciones 24.10, 24.11** Los **australopitecos** son los homínidos más antiguos que se conocen en África.

El linaje **humano** (*Homo*) surgió hace casi 2 millones de años (figura 24.33), siendo el *H. habilis* la primera especie que fabricó herramientas. Los neandertales y los humanos modernos son parientes, pero tienen distintos acervos génicos. De acuerdo con el **modelo multirregional**, las poblaciones de *H. erectus* de diferentes regiones evolucionaron en *H. sapiens*. El **modelo de reemplazo** propone que los humanos evolucionaron a partir del *H. erectus* en África y después se dispersaron hacia regiones ocupadas por los *H. erectus* y los condujeron a la extinción.

**Figura 24.33**

Resumen de las fechas estimadas para el origen y extinción de los tres géneros de homínidos. Las líneas de color violeta explican cómo están relacionadas las especies humanas. El número de especies, la clasificación de los fósiles en los diferentes grupos y el tipo de relaciones entre las diferentes especies continúan siendo estudiados.



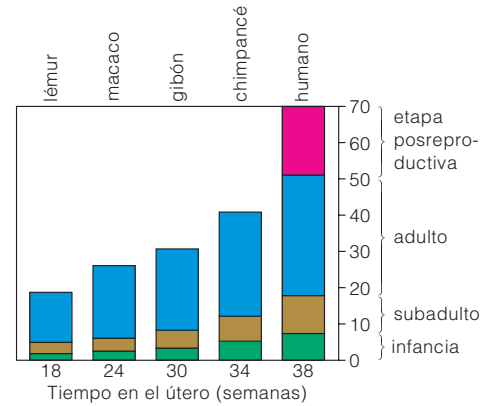


# Actividades de análisis de datos

## Tendencias en el ciclo de vida de los primates

Una tendencia en la evolución de los primates involucró cambios en los caracteres del ciclo de vida, como la duración de la infancia y el tiempo que toma alcanzar la etapa adulta. La **figura 24.34** compara cinco linajes de primates, desde los más antiguos hasta los más recientes. En la figura se grafica la esperanza de vida comenzando por los años transcurridos como "infantes", es decir, cuando es necesario el cuidado materno. También muestra el tiempo de vida que pasan en la etapa previa a la madurez (subadulto), cuando los individuos no dependen de sus madres para el cuidado pero aún no han comenzado a reproducirse. Además, muestra la duración del periodo de los años reproductivos y la duración del periodo posterior a la edad reproductiva.

1. ¿Cuál es promedio de la esperanza de vida para un lémur? ¿Y para un gibón?
2. ¿Cuál de los grupos alcanza más rápido la etapa adulta?
3. ¿Cuál de los grupos tiene el periodo más largo de reproducción?
4. ¿Cuáles son los grupos que sobreviven tras concluir su periodo reproductivo?



**Figura 24.34** Tendencia hacia una mayor esperanza de vida y hacia una mayor dependencia de la descendencia respecto de los adultos para cinco linajes de primates.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Todos los cordados tienen \_\_\_\_\_.
    - a. columna vertebral
    - b. mandíbulas
    - c. notocorda
    - d. b y c
  2. La faringe de un pez lanceta funciona \_\_\_\_\_.
    - a. en la respiración
    - b. para filtrar el alimento
    - c. en la reproducción
    - d. a y b
  3. Las mandíbulas de los vertebrados evolucionaron a partir de \_\_\_\_\_.
    - a. soportes de las branquias
    - b. costillas
    - c. escamas
    - d. dientes
  4. Las lampreas y los tiburones tienen \_\_\_\_\_.
    - a. mandíbulas
    - b. un esqueleto óseo
    - c. un cráneo
    - d. una vejiga natatoria
    - e. un corazón de cuatro cámaras
    - f. pulmones
  5. Una divergencia a partir de \_\_\_\_\_ dio origen a los tetrápodos.
    - a. peces con aletas radiadas
    - b. lagartijas
    - c. peces cartilaginosos
    - d. peces con aletas lobuladas
  6. Los reptiles, incluidas las aves, pertenecen a uno de los mayores linajes amniotas, mientras que \_\_\_\_\_ pertenecen a otro.
    - a. los tiburones
    - b. las ranas y los sapos
    - c. los mamíferos
    - d. las salamandras
  7. Los reptiles están adaptados a la vida en tierra gracias, en gran parte, por \_\_\_\_\_.
    - a. una piel más resistente
    - b. la fertilización interna
    - c. riñones eficientes
    - d. huevos amniotas
    - e. a y c
    - f. todas las anteriores
  8. Los parientes más cercanos de las aves son \_\_\_\_\_.
    - a. cocodrilos
    - b. prosimios
    - c. tortugas
    - d. lagartijas
  9. Sólo las aves tienen \_\_\_\_\_.
    - a. una cloaca
    - b. un corazón de cuatro cámaras
    - c. plumas
    - d. huevos amniotas
  10. Un australopiteco es un \_\_\_\_\_.
    - a. craneado
    - b. vertebrado
    - c. hominoideo
    - d. amniota
    - e. mamífero placentario
    - f. todas las anteriores
  11. El *Homo erectus* \_\_\_\_\_.
    - a. fue el primer miembro del género *Homo*
    - b. fue un australopiteco
    - c. evolucionó en África y se dispersó hacia diferentes regiones
    - d. desapareció como resultado del impacto de un asteroide
  12. ¿Falso o verdadero? Los primates son endotermos.
  13. Relaciona los organismos con su descripción adecuada.

___ pez lanceta	a. mamíferos con bolsa
___ peces	b. invertebrados cordados
___ anfibios	c. amniotas con plumas
___ primates	d. mamíferos que ponen huevos
___ aves	e. los humanos y sus parientes cercanos
___ monotremas	f. tienen manos con uñas capaces de sujetar objetos
___ marsupiales	g. primeros tetrápodos
___ mamíferos	h. linaje de mamíferos más diverso
___ homínidos	i. vertebrados más diversos
- Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Los monotremas y los marsupiales evolucionaron antes de que se fragmentara el supercontinente Pangea. ¿Cómo explica esta observación que en Australia no haya ningún mamífero placentario nativo?
2. ¿En Alaska existen más aves o reptiles?
3. Describe algunos mecanismos que pudieran haber prevenido el nacimiento de híbridos entre los humanos y los neandertales, aun cuando éstos se hayan encontrado y reproducido.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Plan corporal de los peces lanceta; Modo de andar de las salamandras; Estructura de un huevo amniota.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





## UNIDAD 5 CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS

◀ Vínculos a conceptos anteriores

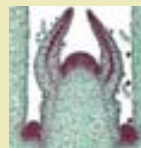
### Conceptos clave

Este capítulo se basa en lo que aprendiste en las secciones 21.2 y 21.7, las cuales sirvieron de introducción a la estructura y el crecimiento de las plantas, y relacionaron estos aspectos con sus funciones actuales y pasadas. Repasarás los carbohidratos (3.3), la lignina (4.11), los estomas y otras especializaciones de la superficie de las células vegetales (6.8), así como la diferenciación en los tejidos eucariontes (10.2).



#### Generalidades sobre los tejidos vegetales

Las plantas vasculares que producen semilla tienen sistemas de brotes aéreos con tallos, hojas y partes reproductivas. La mayoría también tiene un sistema de raíces. Estos sistemas están conformados por tejido fundamental, vascular y dérmico. Las plantas crecen o engrosan a partir de los meristemas.



#### Brotos primarios

Los dos grupos principales de plantas con flores (monocotiledóneas y dicotiledóneas) difieren en la organización de sus tejidos en los tallos y en las hojas. Poseen especializaciones en las hojas para interceptar la luz solar, conservar el agua e intercambiar gases para realizar la fotosíntesis.



# 25 Tejidos vegetales

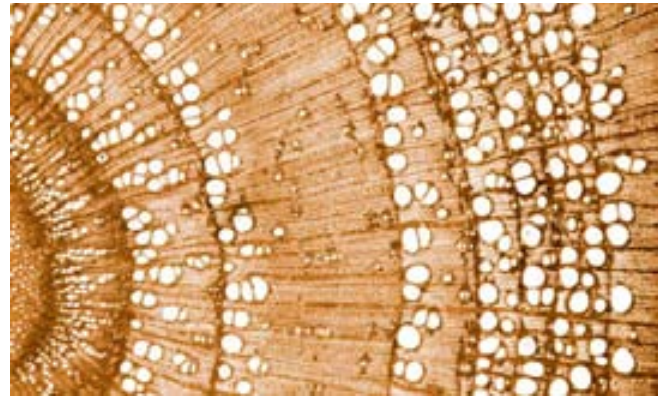
## 25.1 Los bosques como sumideros de carbono

El gas dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) es la principal forma en que el carbono está presente en la atmósfera. Como hemos visto en el capítulo 6, cuando los seres humanos quemamos combustibles fósiles y otros materiales derivados de las plantas, liberamos demasiado dióxido de carbono a la atmósfera. Como resultado de estas actividades, la cantidad de  $\text{CO}_2$  en la atmósfera se está incrementando de manera exponencial, con efectos impredecibles y catastróficos en el clima de la Tierra.

Hoy en día se están haciendo esfuerzos para reducir las emisiones globales de dióxido de carbono y disminuir su cantidad presente en la atmósfera. Parte de estos esfuerzos para mitigar el cambio climático incluyen compensaciones para aminorar la producción de carbono, los cuales son instrumentos diseñados para reducir las emisiones globales de dióxido de carbono y de otros gases de efecto invernadero que contienen carbono. Algunas compañías e individuos adquieren estas compensaciones para aminorar las producciones y se ven compensados por ayudar a reducir las actividades que liberan dichos gases. Los fondos se utilizan para financiar proyectos cuyo fin es reducir las emisiones diarias de los gases o para realizar actividades que los remuevan de la atmósfera.

Cualquier proceso que remueva el dióxido de carbono de la atmósfera es llamado secuestro o captura del carbono. El carbono puede secuestrarse capturando el dióxido de carbono mientras se llevan a cabo las actividades que lo liberan, es decir, aun antes de que entre a la atmósfera. El dióxido de carbono que ya se encuentra presente en la atmósfera también puede ser removido. Las plantas lo hacen de manera natural, ya que están especializadas para absorber el dióxido de carbono del aire y lo fijan en sus tejidos a través de la fotosíntesis. Como recordarás, en la sección 6.1 observamos que la fotosíntesis atrapa la energía solar para formar azúcares a partir del dióxido de carbono y el agua. En una planta en crecimiento, los azúcares producidos por medio de la fotosíntesis se remodelan para generar otros compuestos que contienen carbono y que terminan formando parte de los troncos, las ramas, el follaje y las raíces.

En la madera, por ejemplo, el carbono es una parte principal de la celulosa (sección 3.3) y de la lignina (sección 4.11). Estos materiales refuerzan las células especializadas y las estructuras que hacen que



**Figura 25.1** Madera. La estructura porosa de la madera (arriba) le permite transportar agua y nutrientes a lo largo de toda la planta. A pesar de su porosidad, la madera es tan fuerte que las plantas pueden alcanzar muchos metros de altura (página anterior). El carbono que se incorpora en los tejidos resistentes de las plantas, como la madera, puede almacenarse durante siglos.

una planta crezca y pueda ganar en la competencia por la luz solar (figura 25.1).

Algunas compensaciones para la reducción de carbono fortalecen las actividades de manejo de los bosques, como aumentar la densidad de las plantas y rehabilitar las áreas deforestadas. Estas actividades son menos costosas que otros métodos de remoción de carbono de la atmósfera, ya que tienen la ventaja de aprovechar la capacidad natural de las plantas como sumideros de dióxido de carbono. Cada año los bosques del mundo absorben cerca de 3 mil millones de toneladas de  $\text{CO}_2$  de la atmósfera y cerca de un tercio de la cantidad liberada por las actividades humanas. Hoy los bosques de la Tierra contienen el doble de la cantidad de carbono presente en la atmósfera.

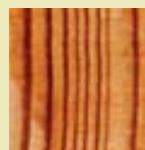
Esta unidad examina la función vegetal, el crecimiento, el desarrollo y la reproducción, con especial énfasis en las angiospermas (plantas con flores). En este capítulo conocerás cómo están constituidas las plantas, incluyendo las adaptaciones que les permiten capturar el carbono.



### Raíces primarias

Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas también difieren en la organización de los tejidos en sus raíces.

Las raíces anclan a una planta y proporcionan una gran área de superficie para absorber agua y minerales del suelo.



### Crecimiento secundario

En muchas plantas el crecimiento secundario hace que las ramas y las raíces aumenten de grosor durante estaciones de crecimiento

sucesivas. El extensivo crecimiento secundario de las dicotiledóneas y las coníferas produce madera. Los anillos de los árboles pueden usarse para estudiar las condiciones ambientales del pasado.



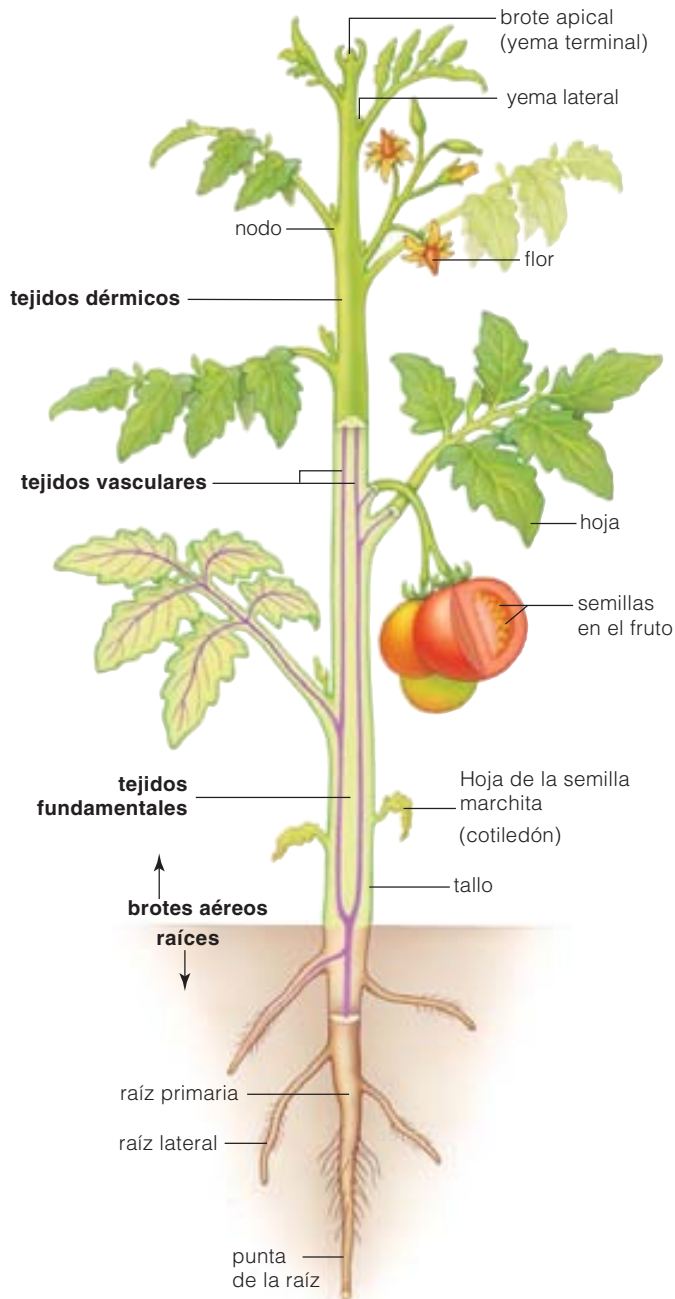
### Tallos modificados

Ciertos tipos de especializaciones de los tallos son adaptaciones para almacenar agua o nutrientes y para la reproducción.



## 25.2 Organización del cuerpo vegetal

- › La mayoría de las plantas tienen raíces, tallos y hojas.
- › Todas las partes de una planta están compuestas de tejido fundamental con tejidos vasculares que corren a través de ella. Los tejidos dérmicos cubren las superficies expuestas de la planta.
- › Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas difieren en la organización de sus tejidos.
- ◀ Vínculos a Diferenciación 10.2, Evolución vegetal 21.2, Angiospermas 21.7



**Figura 25.2 Animada** La estructura de una planta de tomate. Los tejidos vasculares (púrpura) conducen agua y solutos. Éstos corren a través de los tejidos fundamentales que constituyen la mayor parte del cuerpo vegetal. La epidermis es un tipo de tejido dérmico; cubre las superficies de la raíz y del resto de la planta.

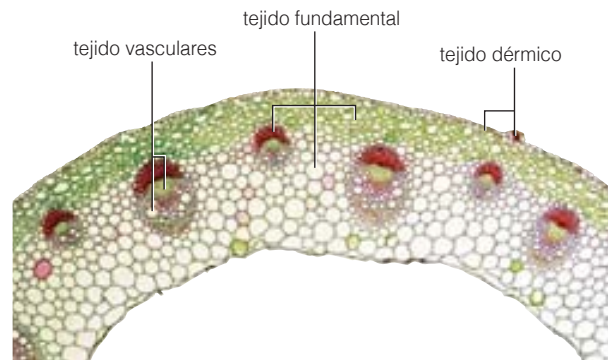
### El plan básico del cuerpo

Con más de 260 000 especies (y las que faltan), en el reino vegetal predominan las plantas con flor. Sus principales grupos son las magnoliofitas, las dicotiledóneas y las monocotiledóneas (sección 21.7). En este capítulo nos enfocaremos en las dicotiledóneas y en las monocotiledóneas, muchas de las cuales tienen una estructura similar a la que se muestra en la **figura 25.2**.

Las partes aéreas de la planta son los tallos y las hojas. Los tallos proporcionan un marco estructural para el crecimiento de la planta. Los vasos en el interior de los tallos conducen agua, nutrientes y azúcares producidos durante la fotosíntesis hacia los tallos y las raíces. Las raíces son estructuras que absorben agua y minerales disueltos a medida que crecen a través del suelo. Sirven para mantener fija a la planta. Todas las células vegetales almacenan carbohidratos para su propio uso, pero algunas plantas poseen células de raíz especializadas en el almacenamiento de carbohidratos útiles para toda la planta.

### Generalidades sobre los sistemas de tejidos vegetales

Todas las partes de una planta están conformadas por los mismos tres tipos de tejidos (**figura 25.3**). El **sistema de tejido fundamental**, que es el que constituye la mayor parte de la planta, tiene muchas funciones, entre ellas almacenar alimento y realizar la fotosíntesis. Los conductos del **sistema de tejido vascular** corren a través del tejido fundamental distribuyendo el agua y los nutrientes a todas las partes de la estructura vegetal.



**Figura 25.3** Localización de tres tipos de tejido vegetal en la sección transversal de un tallo de la planta botón de oro.

**cotiledón** Hoja de la semilla; parte del embrión de las plantas con flores.

**crecimiento primario** Crecimiento de la planta a partir de los meristemas apicales de las puntas de los tallos y de las raíces.

**crecimiento secundario** Engrosamiento de los tallos y raíces más viejos.

**meristemo** Zona de células vegetales no diferenciadas; las células del tejido meristemático se dividen muy rápido.

**sistema de tejido dérmico** Sistema de tejido que cubre y protege el cuerpo vegetal; incluye a la mayoría de las células fotosintéticas.

**sistema de tejido fundamental** Sistema de tejido que forma casi todo el cuerpo de la planta. Incluye la mayoría de células fotosintéticas.

**sistema de tejido vascular** Sistema de tejido que distribuye el agua y los nutrientes por toda la planta.

El **sistema de tejido dérmico** cubre y protege las superficies expuestas de la planta. Estos tres sistemas de tejido están hechos de células organizadas en tejidos simples y complejos. En general, los tejidos simples se componen de un solo tipo celular; algunos ejemplos son el parénquima, el colénquima y el esclerénquima. Los tejidos complejos tienen dos o más tipos celulares. El xilema, el floema y la epidermis son ejemplos de tejidos complejos. Aprenderás más acerca de todos estos tejidos en la siguiente sección.

## Dicotiledóneas y monocotiledóneas

Todas las plantas con flores están formadas por los mismos tejidos, aunque organizados en diferentes patrones. Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas toman su nombre de los **cotiledones**, que son estructuras que contienen alimento para el embrión vegetal. Esas "hojas de la semilla" se marchitan después de que la semilla germina y la planta inicia su desarrollo elaborando su propio alimento a partir de la fotosíntesis. Los cotiledones están constituidos por los mismos tejidos en todas las plantas que los tienen, pero las semillas de las dicotiledóneas poseen dos cotiledones y las monocotiledóneas sólo uno.

La **figura 25.4** muestra algunas de las diferencias que existen entre monocotiledóneas y dicotiledóneas. La mayoría de los arbustos y los árboles, como los rosales y los árboles de maple, son dicotiledóneas. Las liliáceas, las orquídeas y los pastos son ejemplos típicos de monocotiledóneas.

## Introducción a los meristemos

Los tejidos vegetales surgen de los **meristemos**, que son regiones de células indiferenciadas que se pueden dividir con rapidez. Las células que se encuentran justo detrás de un meristemo se diferencian y dan lugar a todos los tejidos vegetales. El desarrollo de las plantas es similar al desarrollo de los animales, ya que sus células también se diferencian de acuerdo al lugar donde se localizan en el cuerpo. En las plantas, las células se diferencian en tejidos que se convierten en brotes, tallos y raíces.

Las nuevas partes de las plantas se alargan debido a la actividad de los meristemos localizados en las puntas de los brotes y las raíces. La elongación de los tallos y raíces jóvenes se conoce como

**crecimiento primario**. Algunas plantas también presentan **crecimiento secundario**, el cual consiste en el engrosamiento paulatino de tallos y raíces. En las dicotiledóneas leñosas y en las gimnospermas como los pinos, el crecimiento secundario se presenta cuando se dividen las células de una delgada capa cilíndrica de meristemo.



### Para repasar en casa ¿Cuál es la estructura básica de las plantas con flores?

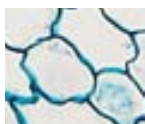
- La mayoría de las plantas tienen tallos y brotes aéreos, además de raíces subterráneas, conformados por sistemas de tejido fundamental, vascular y dérmico.
- Los tejidos fundamentales constituyen la mayor parte del cuerpo de la planta. Los tejidos vasculares que corren a través del tejido fundamental distribuyen el agua y los solutos. Los tejidos dérmicos cubren y protegen las superficies de la planta.
- Las dicotiledóneas y las monocotiledóneas poseen los mismos tipos de tejidos, pero difieren en los patrones de organización de sus tejidos.

**Figura 25.4 Animada** Comparación de algunas características de **A** dicotiledóneas y **B** monocotiledóneas.

## 25.3 Componentes de los tejidos vegetales

- Los distintos tipos de tejidos complejos de la planta se forman a partir de diferentes arreglos de los tejidos simples.
- Vínculos a Polisacáridos 3.3, Especializaciones de la superficie de la célula vegetal 4.11, Estomas 6.8, Lignina en la evolución vegetal 21.2

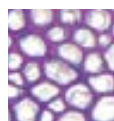
### Tejidos simples



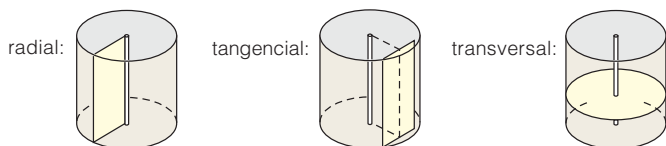
El **parénquima** es un tejido simple conformado por células parenquimatosas (*izquierda*). Estas células tienen diferente forma de acuerdo a su función, pero en general todas tienen paredes delgadas, son flexibles y pueden continuar dividiéndose porque permanecen vivas en el tejido maduro. El parénquima constituye la mayor parte de las partes blandas del interior de las raíces, tallos, hojas y flores. Este tejido participa en el almacenamiento, la secreción, la reparación de heridas, la fotosíntesis, y otras funciones especializadas.



El **colénquima** es un tejido simple constituido por células de colénquima, las cuales son alargadas y siguen vivas al madurar la planta. Un polisacárido llamado pectina confiere flexibilidad a las paredes primarias de estas células, las cuales se engosan de manera desigual donde tres o más de estas células se encuentran (*arriba*). El colénquima es elástico y apoya el crecimiento rápido de los tallos jóvenes y los peciolo de las hojas.



Las células de **esclerénquima** tienen una gran variedad de formas y mueren al madurar la planta, pero sus paredes celulares con lignina permanecen, ayudando a este tejido a resistir la compresión. Las típicas células del esclerénquima son las fibras (*izquierda*) y las esclereidas. Las fibras son células alargadas con extremos afilados que brindan soporte estructural a los tejidos vasculares de algunos tallos y hojas. Las fibras de algunas plantas son utilizadas en la fabricación de ropa, cuerdas, papel y otros productos. Las esclereidas gruesas y a menudo ramificadas refuerzan las cubiertas duras de las semillas, como los huesos de las semillas de durazno, y hacen a las peras carnosas y crocantes.



**Figura 25.5** Términos para identificar cómo se seccionan las muestras de tejido de una planta. Las secciones longitudinales a lo largo del tallo o del radio de la raíz producen secciones radiales. Las secciones en ángulos rectos al radio dan secciones tangenciales. Secciones perpendiculares al eje largo de un tallo o raíz dan secciones transversales.

**>> Adivina:** La sección que se obtuvo del tallo de girasol de la **figura 25.6** ¿fue cortada en un plano radial, tangencial o transversal?

Respuesta: Transversal

### Tejidos complejos

Los tejidos complejos de una planta (tejidos dérmico, fundamental y vascular) presentan distintos arreglos y proporciones de tejido simple (**tabla 25.1**). Las secciones de una planta suelen cortarse en planos estándar para obtener micrografías (**figura 25.5**).



**Tejidos dérmicos** El primer tejido dérmico que se forma en una planta es la **epidermis** (**figura 25.6A**), que suele ser una capa única de células en la superficie externa de la planta (*izquierda*). Las células epidérmicas secretan sustancias como la cutina, un polímero de ácidos grasos, hacia la cara exterior de las paredes celulares. Los depósitos cerosos en una cutícula se forman para conservar el agua y repeler a los patógenos. La epidermis de las hojas y de los tallos jóvenes produce células especializadas y con frecuencia posee pelos y otras estructuras que sobresalen de las células epidérmicas. Pares de células

**célula acompañante** En el floema, son células parenquimatosas que descargan azúcares en los tubos cribosos.

**colénquima** Tejido vegetal simple compuesto de células vivas con paredes celulares engrosadas de manera dispareja; proporciona soporte flexible.

**epidermis** Capa de tejido más externa de una planta.

**esclerénquima** Tejido vegetal simple que está muerto en las plantas maduras; sus paredes celulares reforzadas con lignina dan soporte estructural a las distintas partes de las plantas.

**floema** Tejido vascular complejo de las plantas; distribuye azúcares a través de sus tubos cribosos.

**mesófilo** Parénquima fotosintético.

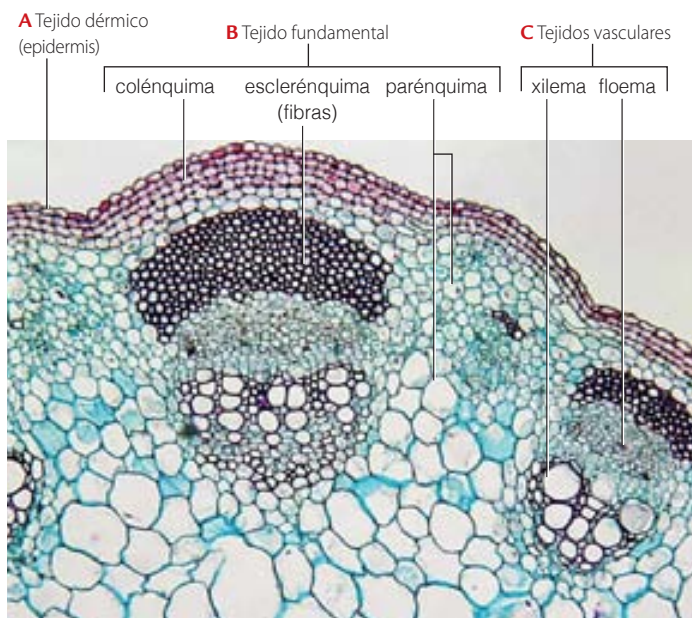
**miembro del vaso** Célula que forma tubos conductores de agua en el xilema.

**parénquima** Tejido vegetal simple constituido de células vivas; componente principal del tejido fundamental.

**tubo de la criba** Tubo conductor de floema.

**traqueida** Célula con extremos afilados que forma tubos conductores de agua en el xilema.

**xilema** Tejido vascular complejo de las plantas; sus traqueidas y miembros de los vasos distribuyen el agua e iones minerales.

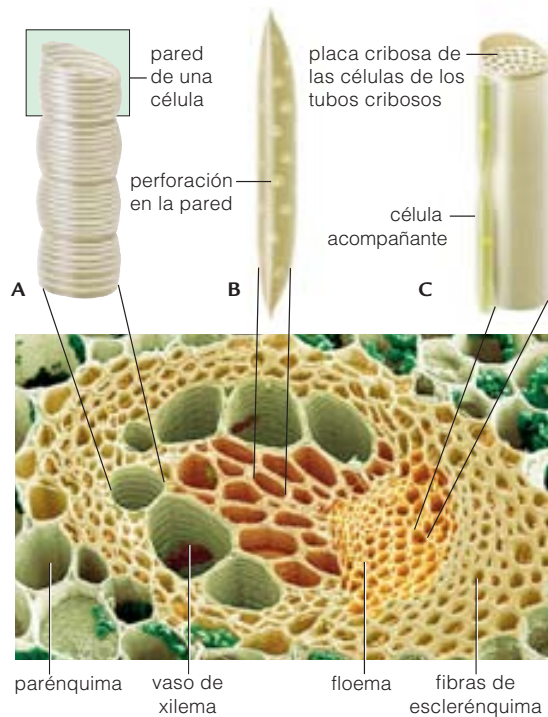


**Figura 25.6** Localización de los tejidos complejos en el tallo del girasol (*Helianthus*).



**Tabla 25.1** Generalidades sobre los tejidos de las plantas con flores

Tipo de tejido	Componentes principales	Funciones principales
<b>Tejidos simples</b>		
Parénquima	Células de parénquima	Fotosíntesis, almacén, secreción, reparación del tejido, otras tareas
Colénquima	Células de colénquima	Soporte estructural flexible
Esclerénquima	Fibras o esclereidas	Soporte estructural
<b>Tejidos complejos</b>		
<b>Vascular</b>		
Xilema	Traqueidas y miembros de los vasos; células de parénquima; células de esclerénquima	Tubos conductores de agua; soporte estructural
Floema	Elementos de los tubos cribosos, células de parénquima; células de esclerénquima	Vasos conductores de azúcar y sus células de apoyo
<b>Dérmico</b>		
Epidermis	Células epidérmicas, sus secreciones y extensiones	Secreción de la cutícula; protección; control sobre el intercambio de gases y la pérdida de agua
Peridermo	Cambium del corcho; células de corcho; parénquima	Cubierta protectora sobre los tallos y raíces viejas



**Figura 25.7** Tejidos vasculares. En el xilema, **A** parte de una columna de miembros de los vasos, y **B** una traqueida. **C** Las células acompañantes se asocian de manera muy estrecha con los tubos cribosos del floema. Las fibras del esclerénquima y las células del parénquima también pueden apreciarse en la micrografía.

**>> Adivina:** ¿Qué son las estructuras verdes dentro de las células?  
 Respuesta: Cloroplastos

epidérmicas especializadas forman los estomas (pequeñas aberturas que atraviesan la epidermis) cuando las células se hinchan con el agua (sección 6.8). Las plantas controlan la difusión del vapor de agua y de los gases oxígeno y dióxido de carbono que atraviesan su epidermis abriendo y cerrando los estomas. Un tejido epidérmico llamado peridermo sustituye a la epidermis en los tallos leñosos y en las raíces.



**Tejidos fundamentales** El tejido fundamental, definido como todo aquello que no es tejido dérmico ni vascular, constituye la mayor parte de la planta. Está hecho de parénquima, pero también puede

incluir otros tejidos simples dependiendo de su ubicación en la planta (figura 25.6B). El **mesófilo** es el único tejido fundamental fotosintético y está conformado por células de parénquima con cloroplastos.



**Tejidos vasculares** El xilema y el floema forman los tejidos vasculares (figura 25.6C). Ambos se componen de tubos conductores alargados que con frecuencia se rodean de fibras de esclerénquima y parénquima (izquierda). El **xilema**, que conduce agua e iones minerales, está formado por dos tipos de células, las **traqueidas** y los **miembros de los vasos**, que están muertas en el tejido maduro (figura 25.7A,B). Las paredes de estas células se endurecen e impermeabilizan con lignina. Estas paredes se interconectan

en los extremos para formar tubos, y le dan soporte estructural a la planta. El agua puede moverse de un lado a otro entre los tubos, y de abajo hacia arriba a través de ellos.

El **floema** conduce azúcares y otros solutos orgánicos. Sus células principales, los elementos de los **tubos cribosos**, están vivas en el tejido maduro. Sus extremos se conectan en las placas cribosas, formando tubos cribosos que transportan azúcares desde las células fotosintéticas a todas las partes de la planta (figura 25.7C). Las **células acompañantes** del floema son células parenquimatosas que descargan los azúcares en el interior de los tubos.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los principales tipos de tejidos vegetales?

- Los tejidos dérmicos cubren y protegen todas las superficies de la planta. La epidermis, formada por células epidérmicas, sus secreciones y estructuras sobresalientes, cubre las superficies jóvenes de la planta.
- Los tejidos fundamentales constituyen la mayor parte de una planta. Las células de parénquima tienen diferentes funciones, como la fotosíntesis. El colénquima y el esclerénquima soportan y refuerzan las partes de la planta.
- Los tejidos vasculares distribuyen agua y solutos a través del tejido fundamental. En el xilema, el agua y los iones fluyen a través de los tubos de células muertas de traqueidas y miembros de los vasos. En el floema, los tubos cribosos formados por células vivas distribuyen los azúcares.

## 25.4 Brotes primarios

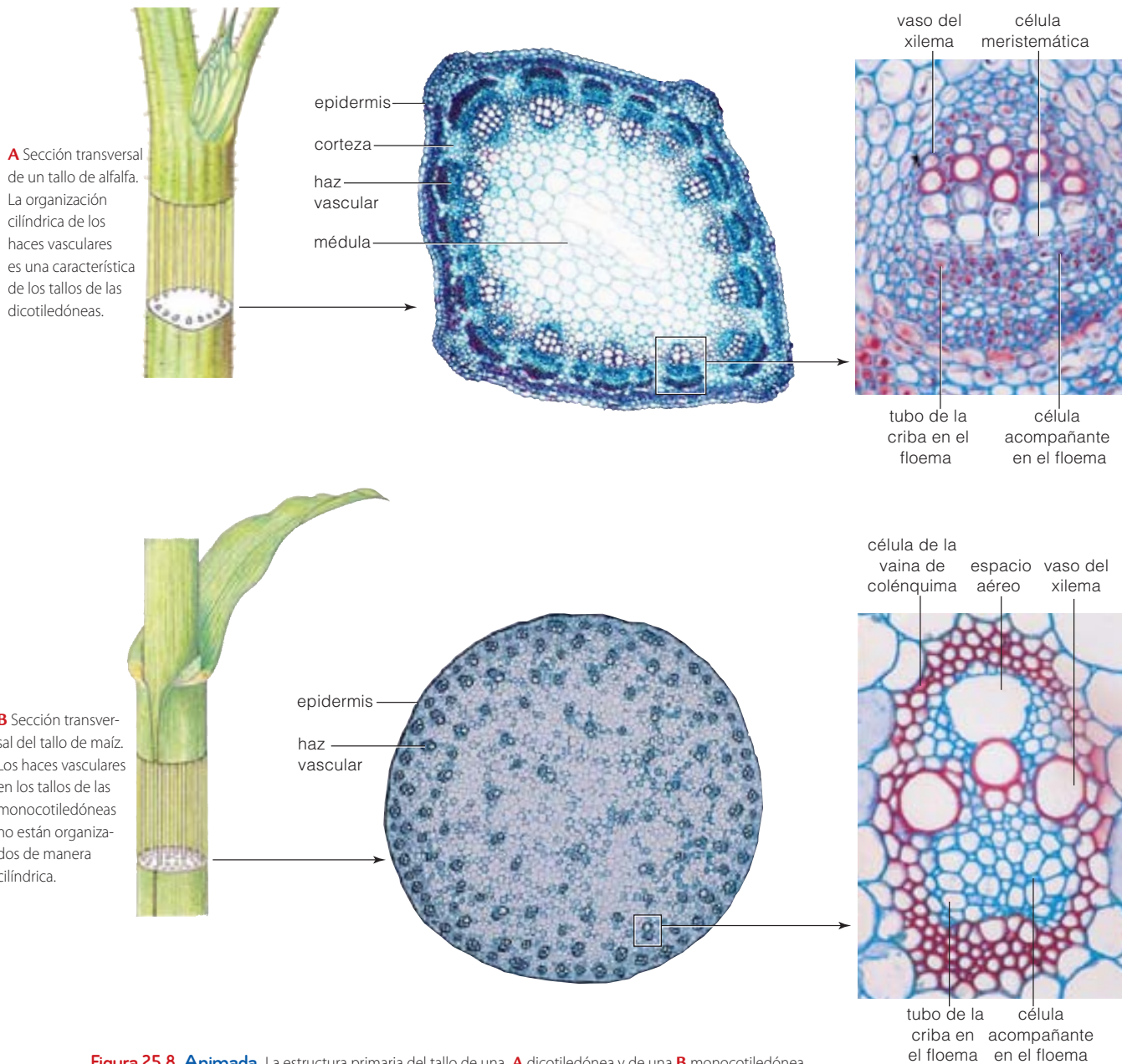
- › La organización de los tejidos fundamentales, vasculares y dérmicos en el interior de los tallos difiere entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.
- › Los meristemas producen tejido detrás de sí durante el crecimiento primario en un tallo o raíz en elongación.

### Estructura interna de los tallos

En el interior de los tallos de la mayoría de las plantas con flor, las células del xilema primario y del floema se empaquetan formando cordones de múltiples cadenas largas llamados **haces vasculares**. Su principal función es la de conducir agua, iones y nutrientes entre las diferentes partes de la planta. Las fibras y las paredes

reforzadas con lignina de las traqueidas en los haces también mantienen los tallos erectos.

Los haces vasculares se extienden a lo largo del sistema de tejido fundamental de todos los tallos, hojas y raíces, pero la organización de los haces en estas partes de la planta difiere entre dicotiledóneas y monocotiledóneas. Los haces vasculares de la mayoría de los tallos de las dicotiledóneas forman un cilindro que corre paralelo al eje principal del tallo (figura 25.8A). En las dicotiledóneas, el cilindro vascular divide al tejido fundamental en corteza y médula. La corteza es todo el tejido que se encuentra entre el cilindro vascular y la epidermis; la médula es todo el tejido localizado en el centro del cilindro. La médula



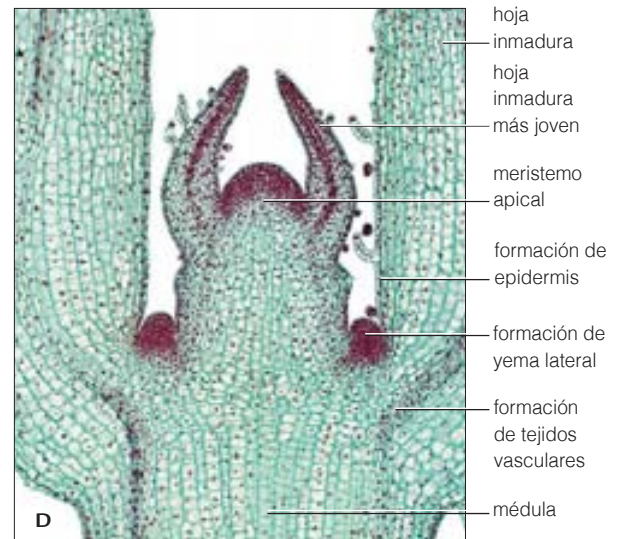
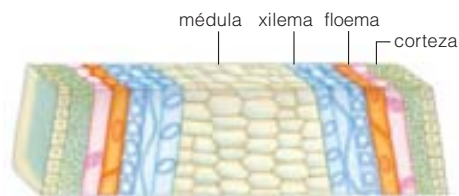
**A** Brote apical, sección tangencial.



**B** La misma región del tejido tiempo después, cuando el brote apical se ha alargado hacia arriba.



**C** Más tarde aún, diferentes linajes de células se están diferenciando y formando tejidos complejos.



**Figura 25.9** Crecimiento en el tallo de *Coleus*, una dicotiledónea.

**A–C** Etapas sucesivas de este crecimiento primario del tallo.

**D** La micrografía muestra una sección longitudinal al nivel del centro del tallo. La disposición de las hojas en niveles en la fotografía de abajo fue formada en este patrón de desarrollo lineal.

**>> Adivina:** ¿Cuál es la capa transparente de células en la superficie externa del tallo ilustrada en **C**?

Respuesta: Epidermis

está formada de parénquima esponjoso especializado en almacenamiento. Los tallos de las monocotiledóneas tienen un patrón diferente. Sus haces vasculares no forman un cilindro, sino que se distribuyen por todo el tejido fundamental (**figura 25.8B**).

## Crecimiento primario de un tallo

La mayor proporción del crecimiento primario de una planta se lleva a cabo mediante las divisiones celulares del meristemo apical de las yemas terminales (**figura 25.9A**). Debajo de la superficie de una yema terminal, las células del meristemo se dividen en forma continua durante la estación de crecimiento. Algunas de esas células se diferencian para dar lugar a los tejidos dérmicos, los tejidos vasculares primarios y los tejidos fundamentales que se forman detrás del meristemo (**figura 25.9B,C**). Las células en diferenciación se hacen más grandes y más largas bajo la yema, de tal forma que las células no diferenciadas del meristemo permanecen en la punta del tallo o de la raíz que se está alargando. Una yema podría estar desnuda o encerrada en hojas modificadas llamadas escamas de las yemas. Las pequeñas protuberancias de tejido que

sobresalen a los lados de la yema de un meristemo apical desarrollarán hojas nuevas. A medida que los tallos se alargan, se forman y maduran las hojas que crecen en capas o filas ordenadas, una detrás de la otra. La región del tallo donde se forman una o más hojas se llama nodo; la región entre dos nodos sucesivos es un internodo.

Una yema lateral (o axilar) es un brote latente que forma un eje foliar, el lugar donde la hoja se une al tallo (**figura 25.9D**). Dependiendo de las señales hormonales que lleguen de otras regiones de la planta, las divisiones del meristemo dentro de una yema lateral pueden dar lugar a una rama, una hoja o a una flor.

### Para repasar en casa ¿Cómo se forman los tejidos vegetales al interior de los tallos?

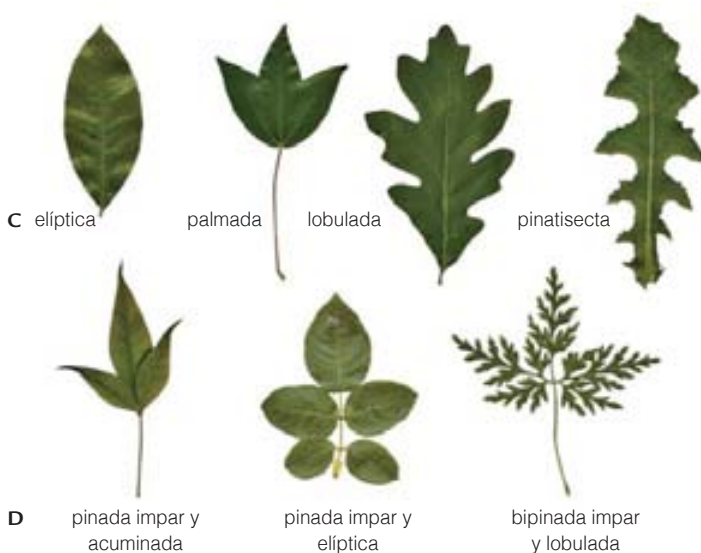
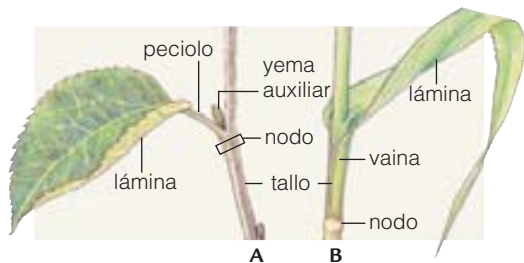
- Un brote crece en longitud a medida que las células del meristemo apical de una yema terminal se dividen y diferencian en nuevas hojas o ramas, las cuales se desarrollan a partir de las yemas laterales.
- Los haces vasculares son cordones formados por múltiples cadenas de tejido vascular. La organización de los haces vasculares de los tallos difiere entre dicotiledóneas y monocotiledóneas.

**haz vascular** Cordón de varias capas con múltiples cadenas de xilema primario y de floema en un tallo u hoja.

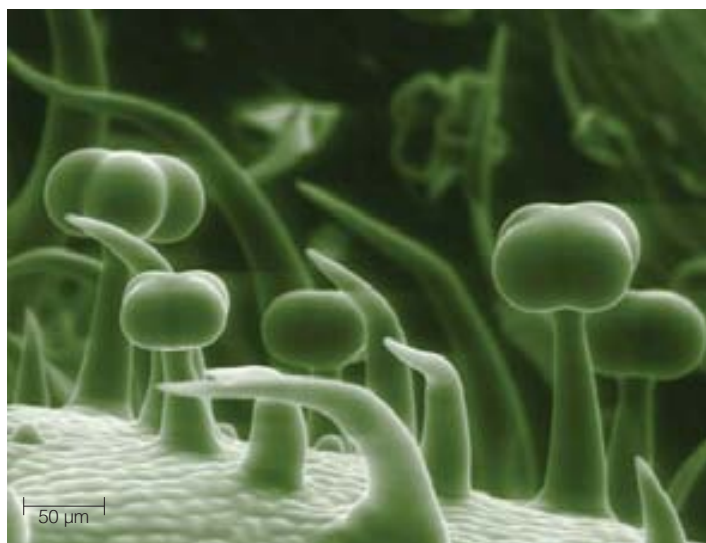


## 25.5 Acercamiento a las hojas

- Todas las hojas son fábricas metabólicas donde las células fotosintéticas elaboran azúcares, pero varían en tamaño, forma, especializaciones de la superficie y estructura interna.
- ❖ Vínculos a Plasmodesmos 4.11, Adaptaciones de las plantas para la fotosíntesis 6.8, Adaptaciones para preservar el agua 21.2



**Figura 25.10** Formas comunes de las hojas de **A** dicotiledóneas y **B** monocotiledóneas, y de algunos ejemplos de **C** hojas simples y **D** hojas compuestas.



### Similitudes y diferencias

La hoja de la lenteja de agua tiene 1 mm de grosor; las hojas de una palma (*Raphia regalis*) pueden ser de 25 m de largo. Las hojas pueden tener forma de taza, aguja, lámina, espigas, tubos o plumas y difieren en color, olor y comestibilidad; muchas producen toxinas.

Las formas y orientación de las hojas son adaptaciones que ayudan a una planta a interceptar la luz solar y a intercambiar los gases. La mayoría de las hojas son delgadas, con una alta proporción superficie-volumen; muchas se reorientan durante el día a fin de permanecer perpendiculares a los rayos del sol. Las hojas adyacentes se proyectan a partir del tallo en un patrón que les permita percibir la luz solar. Sin embargo, las hojas de las plantas nativas de las zonas áridas podrían permanecer paralelas a los rayos del sol para reducir la absorción de calor y por lo tanto, conservar el agua. Las hojas delgadas o en forma de aguja de algunas plantas también conservan el agua.

Una hoja común es una lámina plana, y en las dicotiledóneas tiene un peciolo (pedúnculo) unido al tallo (figura 25.10A). Las hojas de los pastos y de la mayoría de las monocotiledóneas son láminas planas cuya base forma una vaina alrededor del tallo (figura 25.10B). Las hojas simples no están divididas, aunque muchas son lobuladas; las hojas compuestas tienen láminas divididas en pinas (figura 25.10C,D).

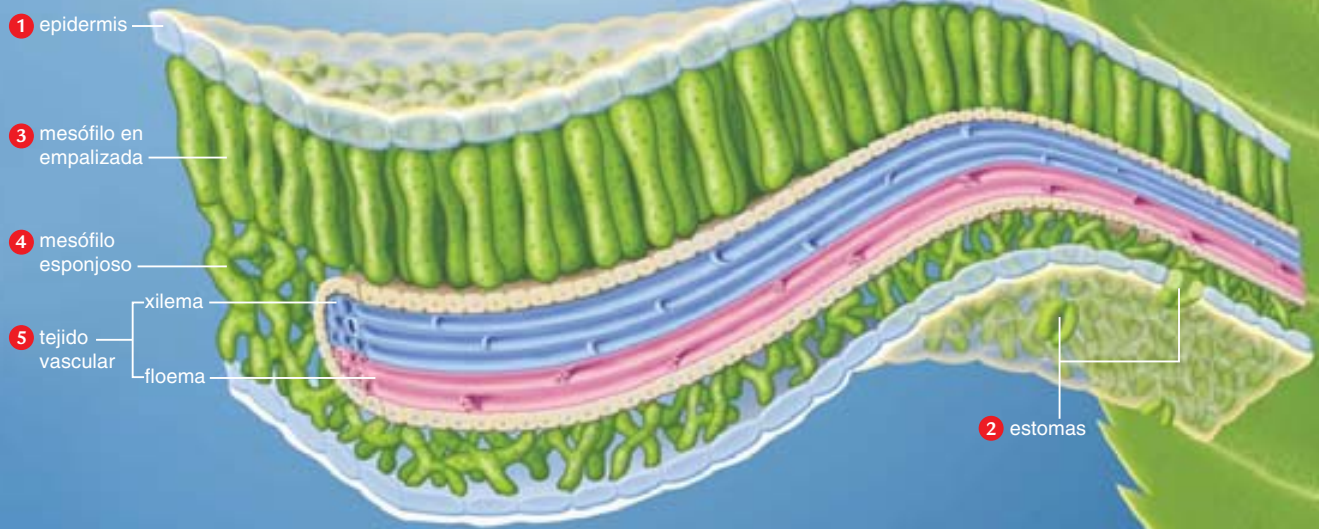
### Estructura fina

La estructura interna está adaptada para interceptar los rayos del sol y aumentar el intercambio de gases. Muchas hojas también tienen especializaciones en su superficie.

**Epidermis** Cubre cada superficie foliar expuesta al aire. Este tejido superficial podría ser liso, pegajoso o resbaloso, con pelos, escamas, espinas, ganchos y otras especializaciones (figura 25.11). La cutícula translúcida y serosa secretada disminuye la pérdida de agua a través de la capa de células epidérmicas (figura 25.12 1).

Por lo general, la mayor cantidad de estomas se localizan en la superficie inferior de la hoja 2. Las células oclusivas a cada lado del estoma son las únicas células fotosintéticas de la epidermis de la hoja. Como verás en la sección 26.5, ciertos cambios en la forma de las células oclusivas cierran el estoma para evitar la pérdida de agua o lo abren para permitir que los gases pasen a través de la epidermis. El dióxido de

**Figura 25.11** Ejemplo de una especialización de las células de la superficie de la hoja: los pelos de una hoja de tomate. Las cabezuelas esféricas son estructuras glandulares que existen en las hojas de muchas plantas; secretan químicos aromáticos que ahuyentan a los insectos que se comen la planta. Las de la planta de marihuana secretan el químico psicoactivo tetrahidrocanabinol (THC).



carbono que se requiere para la fotosíntesis entra a la hoja a través de los estomas, luego se difunde a través del aire que se encuentra en los espacios intercelulares del mesófilo. El oxígeno liberado por la fotosíntesis se difunde en la dirección opuesta.

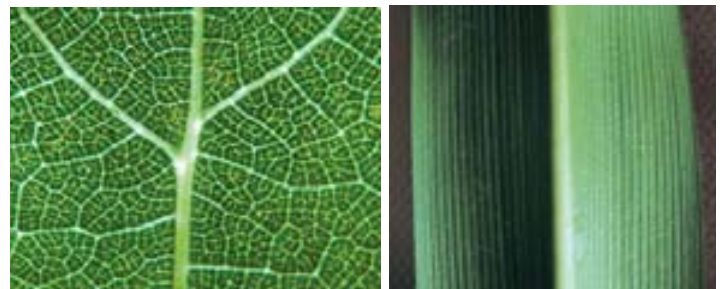
**Mesófilo** La estructura de la hoja consiste en el mesófilo, que es el parénquima fotosintético con espacios aéreos entre las células. Los plasmodesmos conectan el citoplasma de células adyacentes. Las sustancias pueden fluir con rapidez a través de las paredes de células adyacentes pasando por estas uniones celulares (sección 4.11). En las hojas que se orientan en posición perpendicular al sol, el mesófilo se organiza en dos capas. El mesófilo en empalizada o parénquima en empalizada, se ubica junto a la epidermis superior **3**. Las células de parénquima alargadas de este tejido tienen más cloroplastos que las células de la capa de mesófilo esponjoso que se ubica en la capa inferior **4**. Las láminas de los pastos y de otras hojas de monocotiledóneas que crecen de manera vertical pueden interceptar la luz en todas las direcciones. El mesófilo de este tipo de hojas no se divide en dos capas.

**Nervadura: los haces vasculares de las hojas** La **nervadura** de las hojas son haces vasculares que se encuentran reforzados con fibras **5**. Al interior de los haces, cadenas continuas de xilema transportan agua e iones disueltos hacia el mesófilo. Cadenas continuas de floema transportan los productos de la fotosíntesis (azúcares) lejos de las células del mesófilo. En la mayoría de las dicotiledóneas la nervadura grande se ramifica para formar una red de venas menores incrustadas en el mesófilo. En cambio, en la mayor parte de las monocotiledóneas todas las venas en la nervadura son similares en longitud y corren paralelas al eje central de la hoja (**figura 25.13**).

**vena** Haz vascular en el tallo o la hoja de una planta.

**Figura 25.12 Animada** Anatomía de la hoja de una dicotiledónea.

- 1** La superficie superior de la hoja es la epidermis que secreta una capa llamada cutícula.
- 2** La superficie inferior de la hoja también se encuentra cubierta con cutícula. Los gases se intercambian entre el aire interior y el aire exterior de la hoja por medio de los estomas ubicados en la epidermis inferior de la hoja.
- 3** La estructura interna de la hoja está formada por el mesófilo, una clase de parénquima fotosintético. En muchas hojas el mesófilo se encuentra en dos formas distintas: mesófilo alargado en empalizada unido a la epidermis superior, y mesófilo esponjoso **4** debajo de él.
- 5** Los haces vasculares del xilema (azul) y del floema (rosa) forman las nervadura de la hoja.



- A** Una hoja de vid, con su nervadura organizada en forma reticulada, típica de las dicotiledóneas. Una costilla media endurecida corre desde el peciolo hasta la punta de la hoja; presenta nervadura más pequeña ramificada.
- B** Una hoja de *Agapanthus*, con la orientación paralela de la nervadura, típica de las monocotiledóneas.

**Figura 25.13** Patrones típicos de la nervadura de las hojas de dicotiledóneas y de monocotiledóneas. Al igual que los rayos de un paraguas, la nervadura endurecida ayuda a mantener la forma de la hoja.

### Para repasar en casa ¿De qué manera la estructura de la hoja contribuye a su función?

- Las hojas tienen una estructura adaptada para interceptar la luz solar y para distribuir el agua y los nutrientes. Se componen de mesófilo (células fotosintéticas), nervadura (haces de tejido vascular) y de una epidermis secretora de cutícula.

## 25.6 Raíces primarias

- La principal función de la raíz es proporcionar a las plantas una enorme área para absorber agua e iones minerales disueltos.



**A** Sistema de raíz primaria de la amapola de California, una dicotiledónea.

**B** Sistema de raíz fibrosa de una planta de pasto, una monocotiledónea.

**Figura 25.14** Diferentes tipos de sistemas de raíz.

### Sistemas de raíces

A menos que las raíces de un árbol comiencen a romper la acera o a obstruir la línea del drenaje, no nos damos cuenta de su presencia. El sistema de raíz, la porción subterránea de una planta, es tan extenso y tan esencial como el sistema aéreo. Las raíces crecen a través del suelo y captan el agua y los nutrientes minerales para la planta. El crecimiento primario de las raíces da lugar a uno de dos tipos de sistemas de raíz. El **sistema de raíz primaria** de las dicotiledóneas está conformado por una raíz primaria y sus ramificaciones laterales. Las zanahorias, los robles y las amapolas se clasifican entre las plantas con sistemas de raíz primaria (figura 25.14A). En cambio, el sistema de raíz primaria de la mayoría de las monocotiledóneas tiene raíces adventicias, las cuales crecen en el tallo por encima de la superficie. Las raíces laterales que son similares en diámetro y en longitud se ramifican a partir de las raíces adventicias. En conjunto, las raíces adventicias y laterales de estas plantas forman el **sistema de raíz fibrosa** (figura 25.14B).

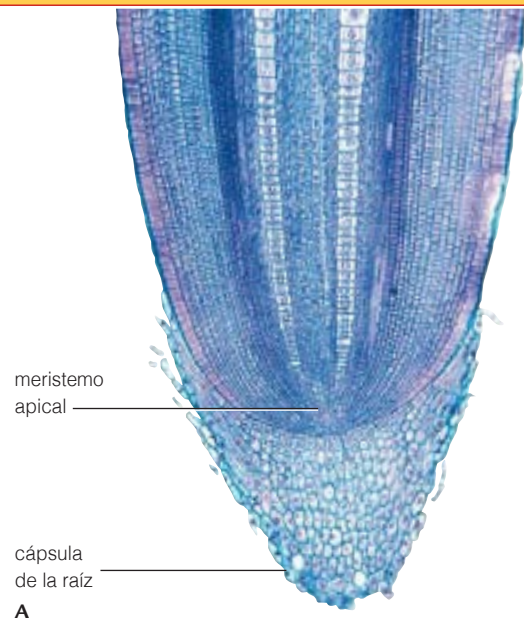
Las raíces de la mayoría de las plantas se extienden a menos de 5 m de la planta, pero algunas crecen a mayor distancia. Por ejemplo, las raíces del mezquite (*Prosopis*), un arbusto tolerante a la sequía, puede tener más de 50 m de profundidad. Las raíces superficiales de algunos tipos de cactus alcanzan un radio de 15 m lejos de la planta. El área de la superficie de los sistemas de raíces es impresionante. Dispuesto en un plano, el sistema de raíz de una sola planta de arroz podría cubrir casi ¡600 m<sup>2</sup>!

**Figura 25.15 Animada** La formación del tejido y la organización típica de una raíz.

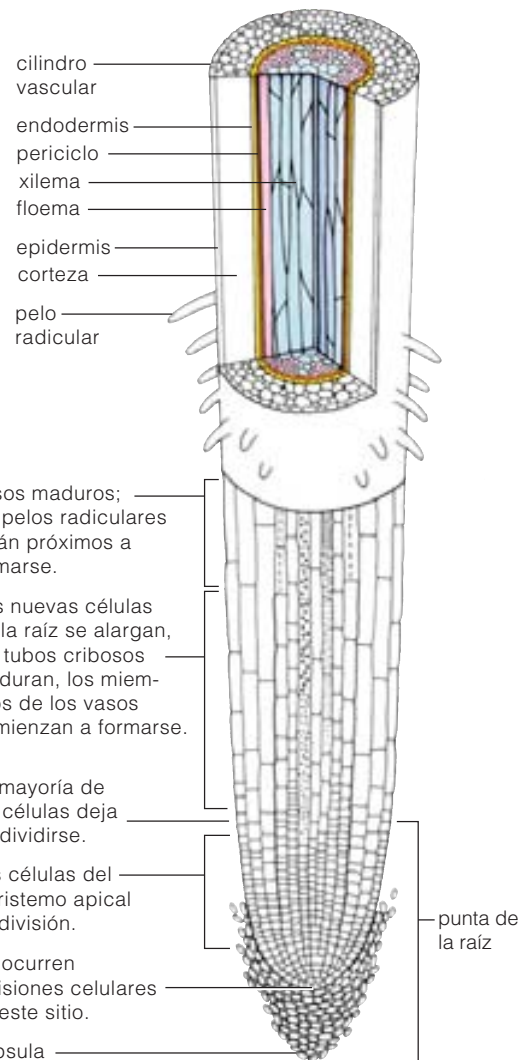
**A** La punta de una raíz de maíz (*Zea mays*), una monocotiledónea. **B** Las células más viejas están más lejos del meristemo apical, el cual está protegido por una cápsula.

- » Adivina:** ¿Dónde se lleva a cabo la mayor cantidad de división celular en una raíz primaria?

Respuesta: En el meristemo apical

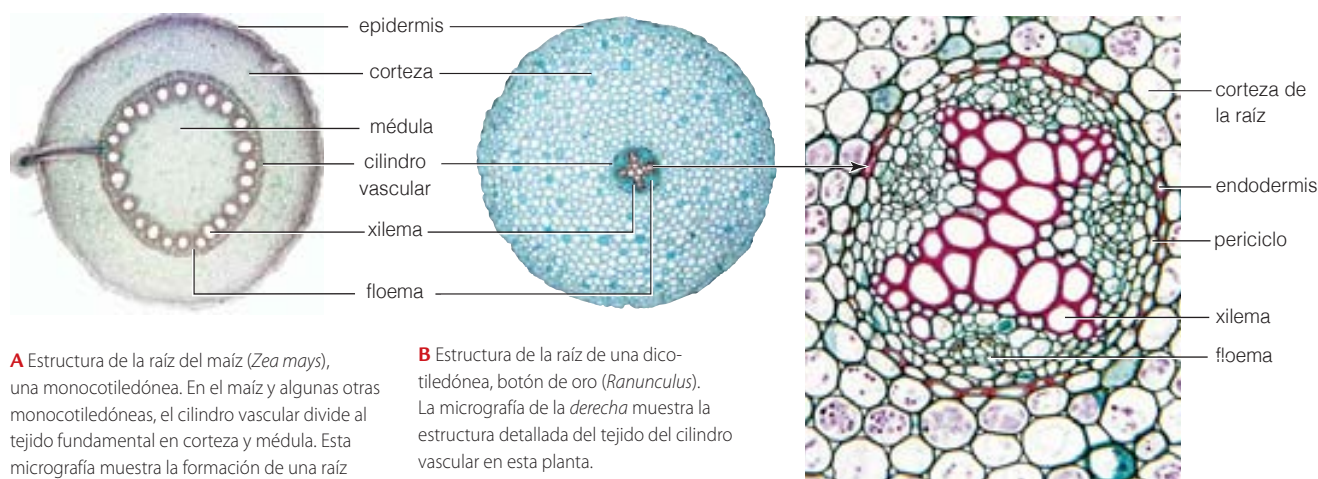


**A**



**B**





**A** Estructura de la raíz del maíz (*Zea mays*), una monocotiledónea. En el maíz y algunas otras monocotiledóneas, el cilindro vascular divide al tejido fundamental en corteza y médula. Esta micrografía muestra la formación de una raíz lateral ramificándose desde el periciclo.

**B** Estructura de la raíz de una dicotiledónea, botón de oro (*Ranunculus*). La micrografía de la *derecha* muestra la estructura detallada del tejido del cilindro vascular en esta planta.

**Figura 25.16 Animada** La estructura interna de las raíces.

**Cilindro vascular**

## Estructura interna de las raíces

La organización estructural de la raíz comienza desde la semilla. A medida que las semillas germinan, una raíz primaria emerge a través de la cubierta de la semilla. En casi todas las plántulas de las dicotiledóneas, esa joven raíz se hace más gruesa con el tiempo.

Observa la punta de la raíz en la **figura 25.15**. Algunas descendientes del meristemo apical de la raíz dan lugar a la cápsula de la raíz, una masa de células con forma de domo que protege a la joven y blanda raíz conforme ésta crece al ir penetrando el suelo. Otras descendientes se alargan, se ensanchan o se aplanan cuando se diferencian como parte de los sistemas de tejido dérmico, fundamental y vascular.

Las continuas divisiones empujan a las células lejos del activo meristemo apical de la raíz. Algunas de sus descendientes forman la epidermis. La epidermis de la raíz es la interfaz de absorción entre la planta y el suelo. De muchas de sus células especializadas salen finas extensiones llamadas **pelos radiculares**, los cuales aumentan el área disponible para captar el agua del suelo junto con el oxígeno y los iones minerales disueltos. En el capítulo 26 se estudiará la función de los pelos radiculares en la nutrición vegetal.

Las descendientes de las células del meristemo también forman el **cilindro vascular** de la raíz, una columna central de tejido

conductor. En una monocotiledónea típica, el cilindro vascular divide al tejido fundamental en dos zonas, la corteza y la médula (**figura 25.16A**). En contraste, el cilindro vascular de la raíz de la mayoría de las dicotiledóneas está conformado por el xilema primario y el floema (**figura 25.16B**).

El periciclo es una capa de parénquima formada por una o dos células de grosor, que encierra el cilindro vascular tanto de monocotiledóneas como de dicotiledóneas. Las células del periciclo están diferenciadas, pero pueden dividirse varias veces en dirección perpendicular al eje de la raíz. También pueden hacer erupción a través de la corteza y de la epidermis, como sucede en el inicio de nuevas raíces laterales (una raíz lateral nueva ramificándose a partir del periciclo se muestra en la micrografía de la **figura 25.16A**).

Como verás en el capítulo 26, el agua que entra a la raíz se mueve de célula en célula hasta llegar a la **endodermis**, una capa de células que encierra al periciclo. Donde sea que las células endodérmicas estén presentes, sus paredes están impermeabilizadas. El agua debe pasar a través del citoplasma de las células endodérmicas hasta alcanzar el cilindro vascular. Algunas proteínas transportadoras localizadas en la membrana plasmática controlan la captación del agua y de las sustancias disueltas.

**cilindro vascular** Varias capas de xilema primario y de floema arregladas en forma de cilindro en una raíz.

**endodermis** En las raíces de las plantas, es una capa de células que se encuentra justo afuera del periciclo; separa el cilindro vascular de la corteza.

**pelos radiculares** Parecidos a un cabello, son las extensiones de absorción de las células jóvenes de la epidermis.

**sistema de raíz fibrosa** Sistema de raíz compuesto de una masa ramificada extensa de raíces de tamaño similar; es típico de las monocotiledóneas.

**sistema de raíz primaria** En las dicotiledóneas, incluye la raíz primaria y todas sus ramificaciones laterales.

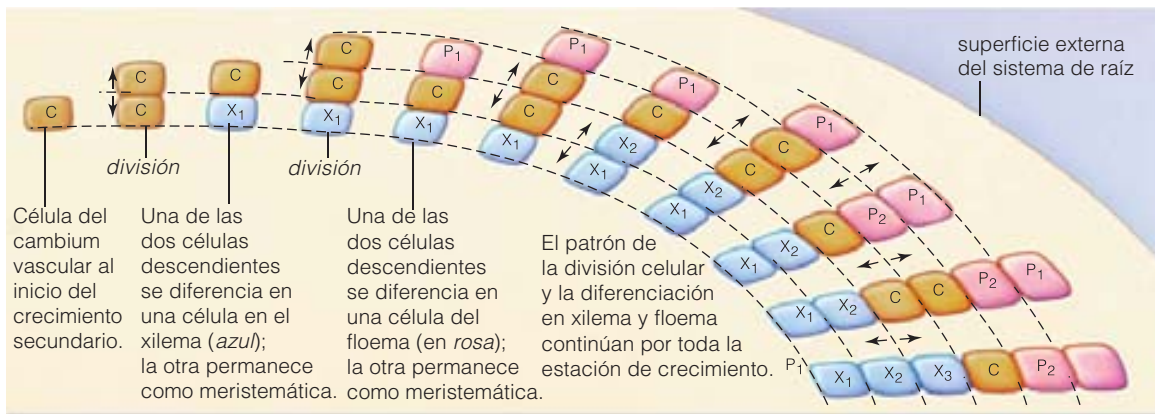
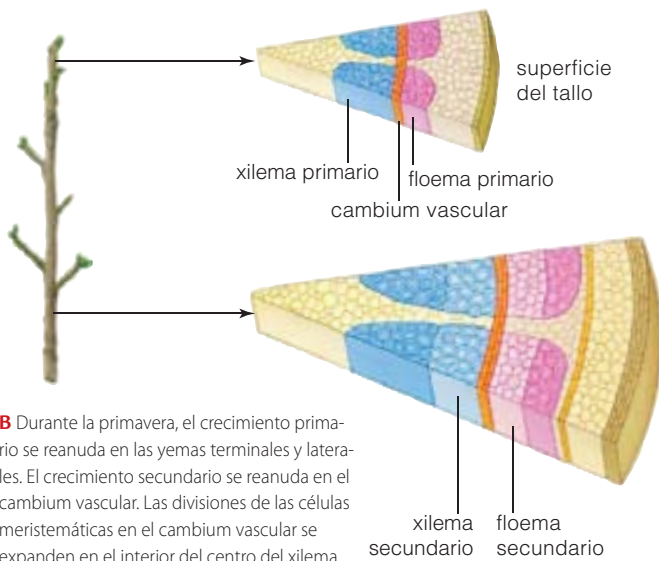
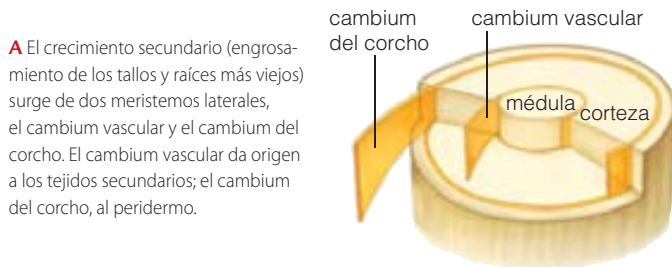
### Para repasar en casa ¿Cuál es la estructura básica y la función de la raíz de una planta?

- Los sistemas de raíz están conformados por una raíz primaria y sus ramificaciones laterales. El sistema de raíz fibrosa está hecho de raíces adventicias y laterales que sustituyen a la raíz primaria.
- Dentro de cada raíz se encuentra el cilindro vascular que contiene cadenas largas de xilema primario y de floema.
- Las raíces proporcionan a la planta una enorme área de superficie para absorber agua y minerales disueltos del suelo.

## 25.7 Crecimiento secundario

- El crecimiento secundario surge a partir de dos meristemas laterales, el cambium vascular y el cambium del corcho.

Con el tiempo, las raíces y los brotes de muchas plantas aumentan de grosor y se van haciendo leñosas. Este engrosamiento se conoce como crecimiento secundario. Las divisiones celulares de los meristemas laterales dan origen al crecimiento secundario. Los **meristemas laterales** son capas cilíndricas de meristemo que corren de manera longitudinal a través de los tallos y las raíces (figura 25.17A). Las



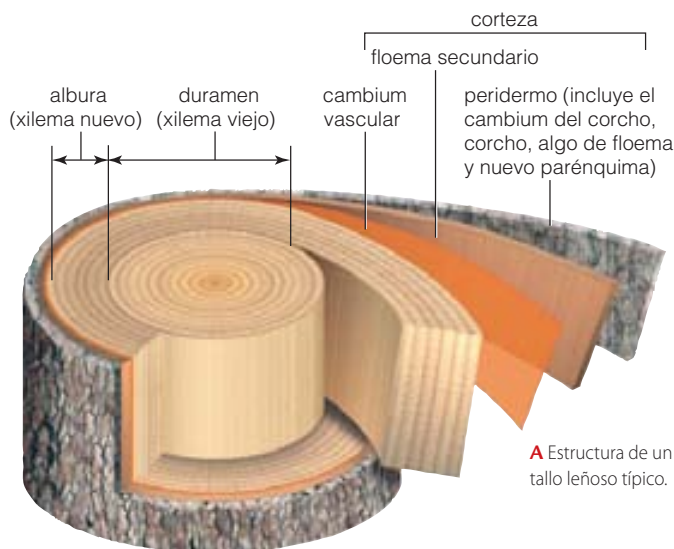
**Figura 25.17**  
**Animada**  
El crecimiento secundario.

plantas leñosas tienen dos tipos de meristemas laterales: el cambium vascular y el cambium del corcho (cambium es la palabra latina para cambio). Ambos surgen del periciclo. El **cambium vascular** es el meristemo lateral que produce el tejido vascular secundario, de algunas células de grosor, dentro de los tallos más viejos y de las raíces. Las divisiones de las células del cambium vascular producen xilema secundario en la superficie más interna del cilindro, y floema secundario en su superficie más externa (figura 25.17B). Conforme el centro del xilema gana en grosor, también desplaza el cambium vascular hacia la superficie del tallo o de la raíz. Las células desplazadas del cambium vascular se dividen en un círculo cada vez más amplio, de modo que mantienen la forma cilíndrica del tejido (figura 25.17C).

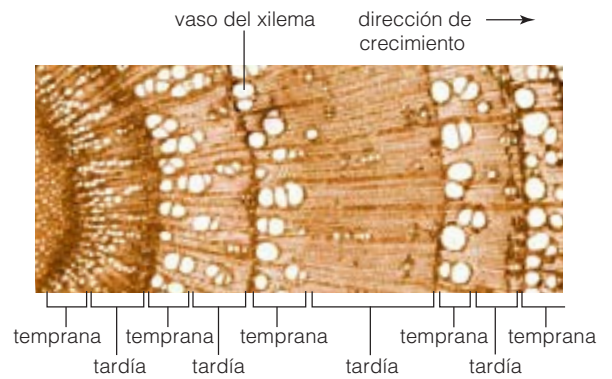
El cambium vascular está conformado por dos tipos de células. Las células alargadas y delgadas dan origen a los tejidos secundarios que se extienden a lo largo del tallo o la raíz: traqueidas, fibras y parénquima en el xilema secundario, y tubos cribosos, células acompañantes y fibras en el floema secundario. Las células pequeñas y redondas que se dividen en dirección perpendicular al eje del tallo originan los "radios del parénquima" o parénquima radial, que se orientan en forma radial como los rayos en las ruedas de una bicicleta. El xilema secundario y el floema de los rayos conducen agua y solutos hacia los tallos y las raíces de las plantas más viejas.

Un centro de xilema secundario, o **madera**, contribuye con más de 90 por ciento del peso de algunas plantas. Las células vivas y de pared delgada del parénquima y los tubos cribosos del floema secundario se encuentran en una estrecha zona fuera del cambium vascular. Las bandas de las fibras de pared gruesa que refuerzan las fibras suelen estar dispersas por todo este floema secundario. Los únicos tubos cribosos vivos se localizan más o menos dentro de 1 cm del cambium vascular; el resto están muertos, pero ayudan a proteger a las células vivas detrás de ellos.

A medida que pasan las estaciones, continúa la expansión de la parte más interna del centro del xilema ejerciendo presión sobre la superficie del tallo o la raíz. Con el tiempo, esta presión rompe la corteza y el floema secundario más externo.



**A** Estructura de un tallo leñoso típico.



**B** Madera temprana y tardía en un fresno. La madera temprana se forma durante las primaveras húmedas. La madera tardía indica que el árbol no desperdició energía para elaborar células de xilema de mayor diámetro para la captación de agua durante un verano seco o durante una sequía.

**Figura 25.18** Estructura de un tallo leñoso. Los anillos visibles en el duramen y la albura son las regiones de la madera temprana y la madera tardía. En la mayoría de los árboles de las zonas templadas, se forma un anillo cada año.

Entonces, otro meristemo lateral, el **cambium del corcho**, se forma y da origen al peridermo. Éste es un tejido dérmico que consta de parénquima y corcho, al igual que el cambium del corcho que lo produce. La **corteza** está formada de todos los tejidos vivos y muertos que se encuentran por fuera del cambium vascular (figura 25.18A). El **corcho** componente de la corteza tiene filas de células muertas empaquetadas, además de paredes engrosadas por una sustancia cerosa llamada suberina. El corcho también se forma sobre los tejidos dañados por heridas. Cuando las hojas se caen de la planta, se forma corcho en los sitios donde los peciolo estaban unidos a los tallos.

La apariencia y función de la madera cambia con la edad de los tallos y las raíces. Los desechos metabólicos, como las resinas, taninos, gomas y aceites, obstruyen y rellenan el xilema más viejo, de tal forma que le restan la capacidad de transportar agua y solutos. Estas sustancias oscurecen y le dan resistencia a la madera, la cual se conoce como **duramen**. La **albura** es el xilema húmedo y todavía funcional que se encuentra entre el duramen y el cambium vascular. En los árboles de las zonas templadas, los azúcares disueltos viajan de las raíces a las yemas a través del xilema secundario de la albura durante la primavera. La savia es el líquido rico en

azúcares. Cada primavera, los habitantes de Nueva Inglaterra coleccionan la savia del árbol de maple para elaborar la miel de maple.

El cambium vascular está inactivo durante los inviernos más fríos o cuando hay sequía. Cuando vuelve a hacer calor o cuando aumenta la humedad, el cambium vascular forma la madera temprana con células de gran diámetro y con paredes delgadas. La madera tardía, con células de xilema de pared gruesa y de diámetro pequeño, se forma en los veranos secos. En las regiones en donde las tasas de crecimiento varían con la estación, una sección transversal obtenida de los troncos más viejos revela bandas de madera temprana que se alternan con bandas de madera tardía (figura 25.18B). Cada banda es llamada anillo de crecimiento o “anillo de árbol”. Los árboles endémicos de las regiones donde el crecimiento es lento o se detiene durante el invierno, tienden a sumar un anillo por año. En las regiones tropicales donde la precipitación pluvial es continua, los árboles crecen a la misma tasa todo el año y no presentan anillos de crecimiento.

Los árboles de roble, nogal americano y otras dicotiledóneas que evolucionaron en zonas templadas y tropicales son de maderas duras, con vasos, traqueidas y fibras en el xilema. Los pinos y otras coníferas son llamados maderas blandas porque son menos densos que los de madera dura. Sus xilemas tienen traqueidas y rayos, pero no tienen vasos ni fibras.

**albura** Xilema secundario funcional que se localiza entre el cambium vascular y el duramen de los tallos y raíces más viejos.

**cambium del corcho** En las plantas, un meristemo lateral que da origen al peridermo.

**cambium vascular** Anillo de tejido meristemático que produce xilema y floema secundario.

**corcho** Componente de la madera; es impermeable, aislante y protege las superficies de los tallos leñosos y de las raíces.

**corteza** Floema secundario y peridermo de las plantas leñosas.

**duramen** Acumulación densa y oscura de xilema no funcional en el centro de los tallos y raíces más viejos de los árboles.

**madera** Xilema secundario acumulado.

**meristemo lateral** Cambium vascular o cambium del corcho; un cilindro formado por capas de meristemo a partir del cual se forma el crecimiento secundario de las plantas.

### Para repasar en casa ¿Qué es el crecimiento secundario de las plantas?

- El crecimiento secundario engrosa los tallos y las raíces de las plantas más viejas.
- La madera es sobre todo xilema secundario acumulado.
- El crecimiento secundario involucra dos tipos de meristemo lateral: el cambium vascular y el cambium del corcho. Los tejidos vasculares secundarios se forman en un cilindro de cambium vascular. Un cilindro de cambium del corcho da lugar al peridermo, el cual es parte de una cubierta protectora de la corteza.



## 25.8 Variaciones de los tallos

- Muchas plantas tienen estructuras del tallo modificadas que funcionan en el almacenamiento y la reproducción.

En la **figura 25.2** se muestra la estructura típica de un tallo, aunque hay muchas variaciones sobre esta estructura en diferentes tipos de plantas. Tallos especializados permiten a ciertas plantas almacenar nutrientes, reproducirse en forma asexual, o realizar ambas funciones.



de fresa (*Fragaria*) en la foto de arriba se reproducen en forma asexual produciendo tallos rastreros.



algunos pastos poseen rizomas. Los tallos principales de la planta turmérica o azafrán de la India (*Curcuma longa*) que se muestran en la foto de arriba son rizomas subterráneos.



cebolla, la cual es el bulbo de una planta de *Allium cepa*. Las brácteas contienen almidón y otras sustancias que la planta mantiene

**Estolones** Los estolones son tallos que se ramifican a partir del tallo principal. Los estolones se asemejan a las raíces, pero poseen nodos y las raíces no. Las raíces adventicias y los brotes foliares que emergen de los nodos se desarrollan en nuevas plantas. Los estolones son conocidos como tallos rastreros porque en muchas plantas “corren” a lo largo de la superficie del suelo. Las plantas

**Rizomas** Los rizomas son tallos carnosos que por lo general crecen bajo el suelo y corren paralelos a la superficie. Un rizoma es el tallo principal de la planta y también sirve como tejido de almacén

primario de la planta. Las ramificaciones que emergen de los nodos crecen por encima del suelo para realizar la fotosíntesis y producir flores. El jengibre, los iris, muchos helechos y

**Bulbos** Un bulbo es una sección corta de tallo subterráneo encerrada por capas que se superponen entre sí, formadas por hojas gruesas modificadas llamadas brácteas. La foto (izquierda) muestra las brácteas visibles que rodean al tallo en el centro de una

en reserva cuando las condiciones del ambiente son desfavorables para su crecimiento. Cuando las condiciones favorables retornan, las plantas utilizan estas sustancias almacenadas para mantener un rápido crecimiento. Las brácteas más externas y secas de muchos bulbos, parecidas a una hoja de papel, sirven como una cubierta protectora.



**Cormos** Un cormo es un tallo subterráneo engrosado que almacena nutrientes. De manera similar al bulbo, un cormo posee una placa basal a partir de la cual crece la raíz. A diferencia de los bulbos, un cormo es sólido en vez de estar formado en capas, y tiene nodos que desarrollan nuevas plantas. El taro, también conocido como ñame o tetchcamote es el cormo de la planta *Colocasia esculenta* (arriba).



los, crecen en estolones de la planta *Solanum tuberosum*. Los “ojos” de la papa son los nodos de los tubérculos.



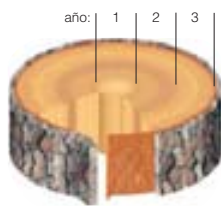
**Cladodios** Los cactus y otras suculentas poseen cladodios, los cuales son tallos fotosintéticos aplanados que almacenan agua. Las nuevas plantas se forman a partir de los nodos. Los cladodios de algunas plantas tienen la apariencia de una hoja, pero son carnosos. La foto (arriba) muestra los cladodios con espinas del nopal (*Opuntia*).

### Para repasar en casa ¿Todos los tallos son iguales?

- Muchas plantas tienen tallos modificados con funciones de almacenamiento y reproducción. Los estolones, rizomas, bulbos, cormos, tubérculos y cladodios son algunos ejemplos.

## 25.9 Anillos de los árboles y viejos secretos

Los grosores relativos de los anillos de los árboles guardan evidencia de las condiciones ambientales que prevalecen durante su tiempo de vida.



Los anillos de crecimiento de los árboles pueden ser usados para estimar la precipitación pluvial anual, fechar ruinas arqueológicas, reunir evidencia de los incendios naturales, inundaciones, deslizamientos de tierra y movimiento de los glaciares, y para estudiar la ecología

y los efectos de poblaciones de insectos parásitos. ¿Cómo? Algunas especies de árboles, como los de maderas rojas y los pinos de conos erizos, agregan un anillo anual de madera durante siglos (arriba). Contando los anillos de los árboles viejos tendrás una idea de su edad. Si sabes el año en que el árbol fue talado, podrás descubrir cuándo se formó un anillo en particular al contar los anillos en retroceso desde el borde exterior hasta el centro de la madera. El grosor y otras características de los anillos ofrecen evidencias de las condiciones ambientales que prevalecieron durante esos años (figura 25.19).

Como un ejemplo de la información que podemos obtener de los anillos de los árboles, consideremos la historia de los primeros pobladores ingleses en Norteamérica. En 1587, 150 pioneros arribaron a la isla de Roanoke, Carolina del Norte. Las embarcaciones con provisiones que regresaron en 1589 encontraron la isla abandonada. Todas las expediciones en busca de los colonizadores fracasaron. Veinte años más tarde, llegó un segundo grupo de pioneros ingleses, esta vez a Jamestown, Virginia. Aunque esta colonia sobrevivió, los primeros años fueron difíciles. Sólo en el verano de 1610, más de 40 por ciento murió, muchos de ellos por inanición.

Las diferencias en el grosor de los anillos de los árboles de ciprés (*Taxodium distichum*) que se encontraban cerca y que habían crecido en el tiempo en que las colonias de Roanoke y Jamestown estaban habitadas, revelaron que ambos grupos de pioneros padecieron los efectos de unas condiciones climáticas muy desfavorables (figura 25.19D). Los pioneros de Roanoke llegaron justo en el momento en que ocurría la peor sequía en 800 años, y casi a una década de las graves sequías que afectaron a Jamestown. Sabemos que todo el cultivo de maíz de la colonia de Jamestown se perdió, y es posible que los cultivos de Roanoke también se hayan perdido debido a la sequía. Es probable que los pioneros de Jamestown también hayan tenido la dificultad de encontrar agua dulce, ya que sus colonias se establecieron en la cabecera de un estuario. Al disminuir el nivel del río durante la sequía, el agua para beber debió haberse mezclado con el agua del mar, volviéndose salada. La unión de estas piezas de evidencia nos da una idea de la vida que pudieron haber llevado estos colonos.

### Para repasar en casa ¿Pueden los anillos de los árboles revelar algo más que la edad de un árbol?

Los anillos reflejan las condiciones que existen en el ambiente durante el tiempo de su formación.

## Los bosques como sumideros de carbono (una vez más)



Un árbol puede vivir durante siglos. Después de su muerte, los tejidos se descomponen y el carbono contenido en ellos es regresado a la atmósfera. Sin embargo, la materia vegetal se descompone de manera más lenta que los otros materiales orgánicos debido a que la lignina, la celulosa y otras moléculas impermeables al agua y que refuerzan a las plantas son más o menos estables. La mayor parte del carbono en un bosque se encuentra retenido en las partes vegetales y en sus residuos. En algunos bosques, casi 80 por ciento del carbono total se localiza en el suelo, formando parte de la materia vegetal que se encuentra en diferentes etapas de pudrición. De este modo, un bosque deja de acumular carbono cuando sus árboles maduran.

**¿Cómo votarías?** ¿Son los incentivos para la reducción de carbono una buena idea, o sólo son una excusa para que las compañías e individuos continúen emitiendo gases de invernadero? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

dirección del crecimiento →



**A** El pino es una madera blanda. Debido a que crece rápido, suele tener anillos más grandes que los de las especies de crecimiento más lento. Observa la diferencia entre el duramen y la albura.



**B** Los anillos de este árbol de roble muestran las enormes diferencias en los patrones de crecimiento anual durante el transcurso de su vida.



**C** Un olmo elaboró esta serie entre 1911 y 1950.



1587-1589

1606-1612

**D** Una sección de un árbol de ciprés calvo que vivió cerca de la época en que los pioneros ingleses llegaron a Norteamérica. Los anillos anuales más delgados marcan los años de las graves sequías.

**Figura 25.19** Anillos de árboles. En la mayoría de las especies, cada anillo corresponde a un año, de manera que el número de anillos indica la edad del árbol. El grosor relativo de los anillos puede usarse para estimar datos como el de la media anual de precipitación pluvial de los años para los cuales no se cuenta con un registro.

## Resumen

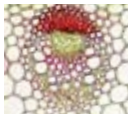


**Sección 25.1** Las plantas capturan el carbono de la atmósfera y lo fijan en sus tejidos mediante el proceso de la fotosíntesis. El carbono fijado en las moléculas de madera y otros tejidos duraderos de la planta puede permanecer sin regresar a la atmósfera por varios siglos.



**Sección 25.2** La mayor parte de las plantas con flores tienen brotes aéreos, incluyendo los tallos, las hojas y las flores. La mayoría también poseen raíces subterráneas. Los brotes y las raíces están conformados por **sistemas de tejido fundamental, vascular y dérmico**. Los tejidos fundamentales almacenan materiales, participan en la fotosíntesis y brindan soporte estructural a la planta. Los tubos de los tejidos vasculares conducen sustancias a todas las células vivas. Los tejidos dérmicos protegen las superficies de las plantas.

Los tejidos simples tienen sólo un tipo de células. Los tejidos complejos tienen dos o más tipos celulares. Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas tienen los mismos tejidos pero organizados de manera diferente. Por ejemplo, ambos tipos de plantas difieren en la distribución del xilema y del floema en el tejido fundamental, en el número de pétalos en las flores y en el número de **cotiledones**. Los tejidos vegetales se originan en los **meristemos**, los cuales son regiones de células no diferenciadas que conservan su capacidad para dividirse. El **crecimiento primario** (o alargamiento) surge de los meristemos apicales. El **crecimiento secundario** (o engrosamiento) surge de los meristemos laterales.



**Sección 25.3** Los tejidos vegetales simples son el **parénquima**, el **colénquima** y el **esclerénquima**. Las células vivas de pared delgada que forman el parénquima realizan diversas funciones en el tejido

fundamental. El **mesófilo** es un parénquima fotosintético. Las células vivas del colénquima tienen paredes flexibles resistentes que dan soporte a las partes de la planta en crecimiento. Las células del esclerénquima se mueren al llegar a la madurez, pero sus paredes reforzadas con lignina permanecen y brindan soporte a la planta.

Los tejidos vasculares (**xilema** y **floema**) y los tejidos dérmicos (**epidermis**) son ejemplos de tejidos vegetales complejos. Los **membros de los vasos** y las **traqueidas** del xilema están muertos en la madurez; sus paredes perforadas e interconectadas conducen agua y materiales disueltos. Los elementos de los **tubos cribosos** del floema continúan vivos durante su madurez. Estas células se interconectan para formar los tubos cribosos que conducen azúcares. Las **células acompañantes** descargan los azúcares dentro de los tubos cribosos. La epidermis recubre y protege las superficies externas de las partes jóvenes de la planta.



**Sección 25.4** Los nuevos brotes se forman a partir de las yemas terminales y laterales. Los **haces vasculares** del xilema y del floema se extienden a través de los tallos. Los haces conducen el agua, los iones y los

nutrientes entre las diferentes partes de la planta, y también funcionan para dar soporte. En la mayoría de las herbáceas, y en los tallos jóvenes de dicotiledóneas leñosas, un anillo de haces vasculares divide al tejido fundamental en médula y corteza. Los tallos de las monocotiledóneas con frecuencia poseen haces vasculares distribuidos por todo el tejido fundamental.



**Sección 25.5** Las hojas son fábricas de fotosíntesis que contienen mesófilo y haces vasculares (**nerveadura**) entre su epidermis superior e inferior. Sus espacios aéreos alrededor de las células del mesófilo les permiten realizar el intercambio de gases. El vapor de agua y los gases atraviesan la epidermis recubierta de cutícula en los estomas.



**Sección 25.6** Las raíces absorben el agua y los iones minerales que son útiles para toda la planta. Dentro de cada una se encuentra un **cilindro vascular** encerrado por una **endodermis**. Los **pelos radiculares** aumentan la superficie del área de las raíces. La mayoría de las dicotiledóneas poseen un **sistema de raíz primaria**, conformado por la raíz primaria y sus ramificaciones laterales; muchas monocotiledóneas tienen un **sistema de raíz fibrosa** que consiste en raíces adventicias y raíces laterales.



**Sección 25.7** Las plantas leñosas aumentan de grosor (adición de crecimiento secundario) mediante divisiones celulares en los **meristemos laterales**. Las divisiones celulares en el **cambium vascular** agregan xilema secundario (**madera**) y floema secundario. Las divisiones celulares en el **cambium del corcho** agregan el peridermo. La **corteza** es peridermo y floema secundario de un tallo leñoso. De acuerdo a su función y localización, la madera se clasifica en **duramen** y **albura**.



**Sección 25.8** Las especializaciones de los tallos (rizomas, cormos, tubérculos, bulbos, cladodios y estolones) son adaptaciones que funcionan en el almacén o en la reproducción en muchos tipos de especies vegetales.



**Sección 25.9** En muchos árboles se forma un anillo en cada estación. Los anillos de los árboles conservan la información de las condiciones ambientales que prevalecieron mientras los anillos estaban en formación. Por ejemplo, el grosor relativo de los anillos refleja la disponibilidad relativa de agua.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

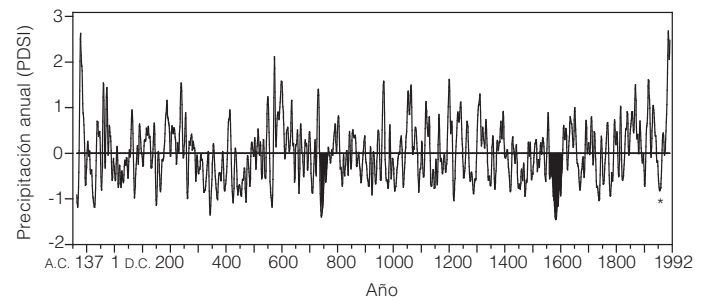
- Las raíces y los brotes se alargan a través de la actividad de \_\_\_\_\_.
  - meristemos apicales
  - meristemos laterales
  - cambium vascular
  - cambium del corcho
- En muchas especies vegetales, las raíces y los tallos más viejos se engrosan por la actividad de \_\_\_\_\_.
  - meristemos apicales
  - cambium del corcho
  - cambium vascular
  - b y c
- El \_\_\_\_\_ conduce agua y minerales a toda la planta, y el \_\_\_\_\_ conduce azúcares.
  - floema; xilema
  - cambium; floema
  - xilema; floema
  - xilema; cambium
- El mesófilo está formado por \_\_\_\_\_.
  - ceras y cutina
  - paredes celulares lignificadas
  - células fotosintéticas
  - corcho pero no corteza
- ¿Cuáles de los siguientes tipos celulares permanecen vivos en el tejido maduro? Elige todos los que apliquen.
  - células de colénquima
  - tubos cribosos
  - membros de los vasos
  - traqueidas
  - células acompañantes
  - células de esclerénquima



## Actividades de análisis de datos

**Anillos de árboles y sequías** Los árboles de pino de Oregón (*Pseudotsuga menziesii*) son muy longevos y responden a los niveles de precipitación pluvial. El investigador Henri Grissino-Mayer colectó muestras de pino de Oregón en el Monumento Nacional El Malpaís, en el Medio Oeste de Nuevo México. Los parches de vegetación en este sitio han estado rodeados de campos de lava durante 3 000 años, de modo que han escapado a los incendios naturales, a los animales que pacen, a la actividad agrícola y a la explotación forestal. Grissino-Mayer compiló datos de los anillos de los árboles viejos aún vivos y de árboles muertos, y los graficó para generar un registro de la precipitación anual en un periodo de 2129 años (figura 25.20).

1. La civilización maya comenzó a sufrir pérdidas masivas de su población alrededor del año 770 d.C. ¿Los datos de los anillos de los árboles reflejan una condición de sequía en ese tiempo? Si así fuera, ¿esa condición fue más o menos grave que la de la sequía de la “Cuenca del Polvo”?
2. Una de las peores catástrofes demográficas jamás registradas ocurrió en Mesoamérica entre los años 1519 y 1600 d.C., cuando

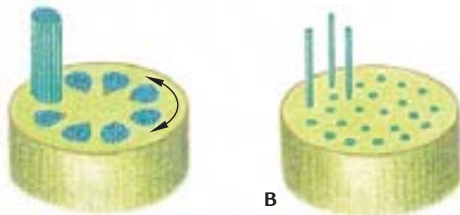


**Figura 25.20** Un registro de precipitación anual de 2129 años fue compilado a partir de los anillos de los árboles en el Monumento Nacional El Malpaís, Nuevo México. Los datos se promediaron en intervalos de 10 años; la gráfica correlaciona con otros indicadores de la precipitación pluvial colectada en todas partes de Norteamérica.

PDSI: Índice Palmer de severidad de sequías: 0 lluvia normal, el incremento en el número indica incremento en las lluvias, los números bajos indican severidad en la sequía.

\*Una grave sequía contribuyó a que ocurriera una serie de tormentas de polvo catastróficas que convirtieron el Medio Oeste de Estados Unidos en una “Cuenca de Polvo” entre 1933 y 1939.

- murieron cerca de 22 millones de personas nativas de la región.
- ¿Qué periodo entre el año 137 a.C. y 1992 tuvo la sequía más grave?
- ¿Cuánto tiempo duró esa sequía?



6. ¿Cuál de los dos patrones de distribución de tejidos vasculares (*arriba*) es común entre las dicotiledóneas? ¿Cuál es común entre las monocotiledóneas? ¿Son secciones de tallo o de raíz?
7. En el floema, los compuestos orgánicos fluyen a través de \_\_\_\_\_.
  - a. células de colénquima
  - b. los tubos de la criba
  - c. vasos
  - d. traqueidas
8. El xilema y el floema son tejidos \_\_\_\_\_.
  - a. basales
  - b. vasculares
  - c. dérmicos
  - d. b y c
9. Los anillos de los árboles aparecen cuando \_\_\_\_\_.
  - a. hay sequías durante el tiempo en que se forman
  - b. las condiciones ambientales influyen en el tamaño de las células de xilema
  - c. el duramen se alterna con la albura
10. La corteza se forma sobre todo de \_\_\_\_\_.
  - a. peridermo y corcho
  - b. corcho y madera
  - c. peridermo y floema
  - d. cambium del corcho y floema
11. Relaciona las partes vegetales con la mejor descripción.
 

___ meristemo apical	a. crecimiento secundario
___ meristemo lateral	b. fuente de crecimiento primario
___ xilema	c. distribución de azúcares
___ floema	d. fuente de crecimiento secundario
___ cilindro vascular	e. distribución de agua
___ madera	f. columna central en las raíces

## Pensamiento crítico

1. ¿La planta de *abajo* con flor amarilla es una dicotiledónea o una monocotiledónea? ¿De qué tipo es la planta con flor roja?



2. Cuando Óscar y Lucinda se conocieron y se enamoraron en un bosque de lluvia tropical, él grabó sus iniciales en la corteza de un árbol pequeño. Sin embargo, terminaron su relación amorosa. Supongamos que 10 años más tarde, Óscar regresara a buscar ese árbol. De acuerdo con tus conocimientos sobre el crecimiento primario y secundario, ¿podría encontrar las iniciales grabadas a mayor altura en relación al nivel del suelo? Si se enfureciera y cortara el árbol con una sierra, ¿qué tipo de anillos de crecimiento podría observar?
3. Los tallos de la *derecha*, ¿son estolones, rizomas, bulbos, cormos o tubérculos? (*Sugerencia:* Observa de dónde emergen los brotes que le crecen.)



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Plan de la estructura vegetal; Tejidos de monocotiledóneas y dicotiledóneas; Estructura del tallo; Estructura de la hoja; Función y estructura de la raíz; Crecimiento secundario; Estructura de la madera.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

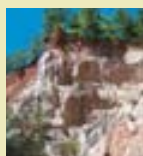




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

El movimiento de líquidos a través de las plantas depende de los puentes de hidrógeno (secciones 2.4 y 2.5), del transporte de membrana (5.7) y de la ósmosis (5.6). Puedes hacer una revisión sobre los nutrientes (1.3), iones (2.3), carbohidratos (3.3), fotosíntesis (6.4, 6.7) y respiración aerobia (7.2). Repasarás sobre los tejidos vasculares (25.3), hojas (25.5), raíces (25.6), fijación de nitrógeno (19.7), micorrizas (22.6) y adaptaciones de las plantas terrestres (21.2), incluyendo los plasmodesmos, y la cutícula (4.11) y estomas (6.8).



### Nutrientes de las plantas y del suelo

Muchas estructuras de las plantas son adaptaciones a ambientes con cantidades limitadas de agua y de minerales esenciales. La cantidad de agua y minerales disponibles para las plantas depende de la composición del suelo, la cual es vulnerable al escurrimiento y la erosión.



### Captación de agua y su movimiento a través de las plantas

Ciertas especializaciones permiten a las plantas vasculares captar de manera selectiva el agua y los minerales, a través de sus raíces. El xilema transporta desde las raíces a las demás partes de la planta el agua y los solutos absorbidos.



# 26 Nutrición y transporte vegetal

## 26.1 Fantásticos equipos de limpieza verde

Desde la Primera Guerra Mundial hasta la década de 1970, la Armada de Estados Unidos probó y desechó armas en el Campo J, ubicado en Aberdeen Proving Ground en Maryland (figura 26.1). Las armas químicas obsoletas y los explosivos fueron quemados en hoyos abiertos, junto con plásticos, solventes y otros desechos. Plomo, arsénico, mercurio y otros metales tóxicos contaminaron el suelo y el agua del subsuelo de tal forma que hicieron compuestos orgánicos altamente tóxicos, incluyendo tricloroetileno (TCE). El TCE daña el sistema nervioso, los pulmones y el hígado, y la exposición a grandes cantidades puede ser fatal. Actualmente, el agua tóxica del subsuelo se está difundiendo hacia las marismas próximas y a la Bahía Chesapeake.

Para proteger la bahía y limpiar el suelo, la Armada y el Departamento de Protección Ambiental recurrieron a la fitorremediación: el uso de plantas para captar y concentrar o degradar contaminantes ambientales. Ambas organizaciones plantaron árboles híbridos de álamo (*Populus trichocarpa* × *deltoides*) que limpian el agua del suelo absorbiendo el TCE y otros contaminantes presentes en ella.

Al igual que otras plantas vasculares, los árboles de álamo captan el agua del subsuelo a través de las raíces. Junto con el agua también se absorben los nutrientes y contaminantes químicos, que incluyen al TCE. Aunque el TCE es tóxico para los animales, no daña los árboles. Los árboles de álamo degradan cierta cantidad de la toxina, pero liberan la mayor parte de ella hacia la atmósfera. El TCE del aire es de los dos males el menor: se degrada más rápido en el aire que en el agua del subsuelo. En otros tipos de fitorremediación, los contaminantes del agua se acumulan en los tejidos de las plantas, las cuales posteriormente son cortadas para eliminarlas de manera más segura.

La fitorremediación es un método ambiental más barato y más sencillo que los métodos mecánicos de limpieza de desechos tóxicos, que se realizan escarbando el suelo contaminado y drenando el agua contaminada del subsuelo. En general, las mejores plantas para fitorremediación absorben muchos contaminantes, crecen rápido y son grandes. No existen muchas especies con esos rasgos que toleren sustancias tóxicas, pero por medio de ingeniería genética podría aumentarse el número de opciones. El carraspique alpino (*Thlaspi caerulescens*) absorbe zinc,



**Figura 26.1** Limpieza de residuos tóxicos. Arriba, el Campo J durante su uso como campo de pruebas para armas químicas. Página opuesta: el Campo J, donde actualmente los árboles de álamo están ayudando a remover los residuos tóxicos dejados en el suelo tiempo atrás.

cadmio y otros minerales potencialmente tóxicos disueltos en el agua del subsuelo. A diferencia de una célula típica, las células de las plantas de carraspique almacenan zinc y cadmio dentro de la vacuola central. Los elementos tóxicos aislados dentro de estos organelos son conservados de manera segura del resto de las actividades celulares. El carraspique es una planta trepadora pequeña, de modo que su utilidad para la fitorremediación también es limitada. Algunos investigadores están trabajando para transferir el gen que le confiere esta capacidad de almacenar toxinas a otra especie más grande y de crecimiento más rápido.

La fitorremediación toma ventaja de la capacidad de las plantas para absorber agua y solutos (incluyendo residuos tóxicos) del suelo. Las plantas tienen esta capacidad no para nuestro beneficio, sino para realizar sus propias necesidades metabólicas. El agua y los solutos necesarios para todas las células vivas deben moverse desde el suelo hacia las raíces, y luego a otras partes de la planta. Los azúcares que son energía para el metabolismo también se desplazan del lugar donde son producidos al lugar donde son utilizados. Las estructuras que permiten este movimiento, y los procesos que lo dirigen, son el objeto de este capítulo.



### Pérdida de agua frente a intercambio de gases

La cutícula y los estomas ayudan a las plantas a conservar el agua. Los estomas cerrados evitan

la pérdida de agua, pero también detienen el intercambio de gases. Algunas adaptaciones vegetales constituyen un equilibrio entre la conservación del agua y el intercambio de gases.



### Distribución de las moléculas orgánicas a toda la planta

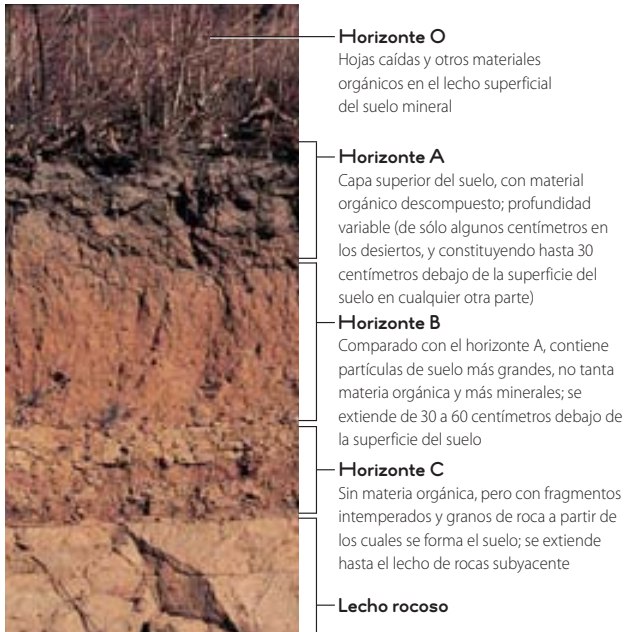
El floema distribuye los productos orgánicos de la fotosíntesis desde las

hojas a las células vivas de toda la planta. Los compuestos orgánicos son descargados dentro de los tubos conductores en los tejidos proveedores y descargados en los tejidos sumidero.



## 26.2 Nutrientes vegetales y el suelo

- › Las plantas requieren nutrientes elementales del suelo, agua y aire.
- › Distintos tipos de suelo afectan el crecimiento de las plantas.
- ◀ Vínculos a Nutrientes 1.3, Iones 2.3



**Horizonte O**  
Hojas caídas y otros materiales orgánicos en el lecho superficial del suelo mineral

**Horizonte A**  
Capa superior del suelo, con material orgánico descompuesto; profundidad variable (de sólo algunos centímetros en los desiertos, y constituyendo hasta 30 centímetros debajo de la superficie del suelo en cualquier otra parte)

**Horizonte B**  
Comparado con el horizonte A, contiene partículas de suelo más grandes, no tanta materia orgánica y más minerales; se extiende de 30 a 60 centímetros debajo de la superficie del suelo

**Horizonte C**  
Sin materia orgánica, pero con fragmentos intemperados y granos de roca a partir de los cuales se forma el suelo; se extiende hasta el lecho de rocas subyacente

**Lecho rocoso**

Figura 26.2 Ejemplo de los horizontes del suelo en un hábitat de África.

### Nutrientes vegetales

El crecimiento de las plantas requiere los 16 elementos enlistados en la **tabla 26.1**. Nueve elementos son macronutrientes, lo cual significa que se requieren en cantidades mayores que 0.5 por ciento del peso seco de la planta (su peso después de que toda el agua del cuerpo de la planta ha sido eliminada). Los otros siete son micronutrientes, que constituyen trazas del cuerpo de la planta. El carbono, el oxígeno y el hidrógeno son abundantes en el aire y en el agua. Las plantas obtienen los demás nutrientes cuando sus raíces captan minerales disueltos en el agua del suelo.

### Propiedades del suelo

El **suelo** está formado por partículas minerales mezcladas con cantidades variables de materia orgánica en descomposición o **humus**. Las partículas minerales se forman por la intemperización de las rocas. El humus se forma de organismos muertos y del lecho orgánico: hojas caídas, heces y demás. El agua y el aire ocupan los espacios entre las partículas minerales y las partículas orgánicas.

Los suelos difieren en las proporciones de sus partículas minerales. Las partículas, que por general son arena, limo y arcilla, difieren en el tamaño y en sus propiedades químicas. Los granos de arena más grandes son suficientemente grandes para verse a simple vista, con aproximadamente 1 mm de diámetro. Las partículas de limo son cientos o miles de veces más pequeñas que los granos de arena, de modo que son demasiado pequeñas para

Tabla 26.1 Nutrientes vegetales y síntomas de deficiencia

Macronutrientes	Funciones	Síntomas de deficiencia	Micronutrientes	Funciones	Síntomas de deficiencia
Carbono Hidrógeno Oxígeno	Materias primas para la fotosíntesis	Ninguno; todos están disponibles de manera abundante en el agua y en el dióxido de carbono	Cloro	Participa en el crecimiento de la raíz y el tallo, y en la fotólisis	Marchitez; clorosis; algunas hojas se mueren
Nitrógeno	Componente de proteínas, coenzimas, clorofila, ácidos nucleicos	Crecimiento enano; hojas jóvenes verde pálido; amarillamiento y muerte de hojas maduras (éstos son síntomas de una condición llamada clorosis)	Hierro	Participa en la síntesis de clorofila y en el transporte de electrones	Clorosis; franjas amarillas y verdes en las hojas de los pastos
Potasio	Activación de enzimas; contribución al equilibrio agua-soluto que influye en la ósmosis*	Crecimiento reducido; enrollamiento, moteado o punteado de las hojas maduras; bordes quemados de las hojas, plantas débiles	Boro	Participa en la germinación, floración, fructificación, división celular, metabolismo del nitrógeno	Yemas terminales y ramas laterales se mueren; las hojas se engrosan, se enrollan, se mueren y se tornan quebradizas
Calcio	Componente en control de muchas funciones celulares; en la cementación de las paredes celulares	Marchitez y muerte de yemas terminales; hojas deformes; pobre crecimiento de la raíz	Manganeso	Síntesis de clorofila; actividad de coenzimas	Las venas se oscurecen, pero las hojas se blanquean y caen
Magnesio	Componente de la clorofila; actividad de enzimas	Clorosis, hojas caídas	Zinc	Formación de auxinas, cloroplastos y almidón; componente de enzimas	Clorosis; moteado o bronceado de las hojas; raíces anormales
Fósforo	Componente de ácidos nucleicos, ATP y fosfolípidos	Venas violáceas, crecimiento enano; pocas semillas y frutos	Cobre	Componente de varias enzimas	Clorosis; puntos muertos en las hojas; crecimiento enano
Azufre	Componente de la mayoría de las proteínas y de dos vitaminas	Hojas verde claro o amarillas; crecimiento reducido	Molibdeno	Parte de una enzima del metabolismo del nitrógeno	Hojas verde pálido, enrolladas o en forma de tasa

\*Todos los elementos minerales contribuyen al equilibrio agua-soluto.

**Figura 26.3** La erosión continúa en el Cañón de la Providencia, Georgia, como resultado de malas prácticas de cultivo combinadas con lo blando del suelo. Los pioneros que arribaron a esta área alrededor de 1800 araron el suelo justo hacia arriba y hacia abajo por las colinas. Los surcos sirvieron de excelentes canales para el agua de la lluvia, la cual comenzó a calar profundas grietas que se hicieron aun mejores conductos para el agua. Esta área quedó inservible para la agricultura por el año 1850. Ahora consta de 445 hectáreas de cañones profundos que continúan expandiéndose a una velocidad de 2 m por año.



verlas a simple vista. Las partículas de arcilla son aun más pequeñas. Una partícula de arcilla consiste en capas delgadas apiladas de cristales con carga negativa con películas de agua que se alternan entre las capas. Debido a que una partícula de arcilla está cargada negativamente, atrae los iones minerales con carga positiva en el agua del suelo. De esta manera, la arcilla retiene nutrientes disueltos que de otra manera sobrepasarían las raíces demasiado rápido como para poder ser absorbidas.

Aunque la arena y el limo no son tan eficaces para unir iones como la arcilla, son necesarios para el crecimiento de las plantas. El agua y el aire ocupan los espacios entre las partículas y los residuos orgánicos del suelo. Sin suficiente arena o limo entre las diminutas partículas de arcilla, el suelo se compacta muy fuerte excluyendo el aire, y sin aire, las raíces no pueden abastecerse del suficiente oxígeno para la respiración aerobia.

Los suelos con la mejor penetración de oxígeno y agua son los **suelos francos**, los cuales contienen proporciones iguales de arena, limo y arcilla. La mayoría de las plantas crecen mejor en suelos francos. El humus también afecta el crecimiento vegetal porque libera nutrientes, y los ácidos orgánicos cargados negativamente que contiene pueden atrapar los iones minerales con carga positiva disueltos en el agua del suelo. El humus se expande y se contrae cuando absorbe o libera agua, y estos cambios en su tamaño permiten que el suelo se ventile abriendo espacios para la penetración del aire.

La mayoría de las plantas crecen bien en suelos que contienen entre 10 y 20 por ciento de humus. Los suelos con menos de 10 por ciento de humus podrían carecer de suficientes nutrientes para sostener el crecimiento. Los suelos con más de 90 por ciento de humus, como el de las ciénagas y turberas, se encuentran tan saturados de agua que el aire (y el oxígeno en él) se excluye. Pocas clases de plantas pueden crecer en estos suelos.

**Cómo se forman los suelos** Los suelos se desarrollan durante miles de años. Se encuentran en diferentes etapas de desarrollo en distintas regiones. La mayor parte de los suelos se forman en capas u horizontes, que difieren en color y en propiedades (figura 26.2). Las capas nos ayudan a caracterizar el suelo de un determinado lugar y para su comparación con suelos de otros lugares. Por ejemplo, el horizonte A es la **capa superfi-**

**capa superficial.** Capa superior del suelo; contiene la mayor cantidad de nutrientes para el crecimiento vegetal.

**erosión del suelo** Pérdida de suelo debido a la fuerza ejercida por el viento y el agua.

**escurrimiento** Proceso por el cual el movimiento del agua a través del suelo remueve los nutrientes.

**humus** Materia orgánica en descomposición del suelo.

**suelo** Mezcla de varias partículas minerales y humus.

**suelo franco** Suelo con cantidades iguales de arena, limo y arcilla.

**cial.** De manera general, contiene la mayor cantidad de materia orgánica, por lo que las raíces de la mayoría de las plantas crecen con gran densidad. La capa superficial es más profunda en algunos lugares que en otros. Por ejemplo, los bosques tropicales tienden a contar con una capa superficial delgada; las praderas tienden a presentar una capa superficial más profunda.

Los minerales, las sales y otras moléculas se disuelven en el agua al mismo tiempo que se filtran al suelo. El **escurrimiento** es el proceso por el cual el agua remueve los nutrientes del suelo y los transporta lejos. El escurrimiento sucede más rápido en suelos arenosos, que no ligan tantos nutrientes como los arcillosos. Durante las lluvias frecuentes, ocurre más escurrimiento en los bosques que en las praderas. ¿Por qué? Las especies de pasto absorben el agua más rápidamente que los árboles.

La **erosión del suelo** es la pérdida de suelo provocada por la fuerza del viento y del agua. Los vientos fuertes, las corrientes rápidas de agua, una vegetación dispersa y malas prácticas agrícolas causan las mayores pérdidas de suelo (figura 26.3). Por ejemplo, cada año 25 mil millones de toneladas métricas de la capa superficial se erosionan en los campos de cultivo en el medio oeste de Estados Unidos. La capa superficial entra al Río Misisipi, el cual la arrastra hasta el Golfo de México. La pérdida de nutrientes por causa de la erosión afecta no sólo las plantas que crecen en la región, sino también a los organismos que dependen de estas plantas para su sobrevivencia.

### Para repasar en casa ¿De dónde obtienen las plantas los nutrientes que necesitan?

- ▶ Las plantas requieren nueve macronutrientes y siete micronutrientes, todos disponibles en el agua, el aire y el suelo.
- ▶ El suelo está constituido principalmente por partículas minerales: arena, limo y arcilla. La arcilla atrae y liga de manera reversible iones minerales disueltos.
- ▶ El suelo contiene humus, un reservorio de materia orgánica rica en ácidos orgánicos.
- ▶ La mayoría de las plantas se desarrolla mejor en suelos francos (suelos con iguales proporciones de arena, limo y arcilla) que contienen de 10 a 20 por ciento de humus.
- ▶ El escurrimiento y la erosión remueven los nutrientes del suelo.

## 26.3 ¿Cómo las raíces absorben el agua y las sales minerales?

- › Las especializaciones como los pelos, las micorrizas y los nódulos ayudan a las plantas a absorber el agua y los nutrientes.
- ◀ Vínculos a Plasmodesmos 4.11, Ósmosis 5.6, Mecanismos para atravesar las membranas 5.7, Fijación de nitrógeno 19.7, Simbiontes fúngicos 22.6, Estructura de la raíz 25.6

### Especializaciones de las raíces

En las plantas con crecimiento activo, las nuevas raíces crecen en diferentes zonas del suelo. Las raíces no “exploran” el suelo; simplemente crecen más en las áreas donde el agua y las concentraciones de nutrientes se ajustan mejor a los requerimientos de una planta en particular. Ciertas especializaciones de las raíces ayudan a la planta a captar el agua y los minerales. Las micorrizas y los pelos radiculares absorben el agua y los iones del suelo, y las bacterias en los nódulos radiculares absorben nitrógeno del aire.

**Pelos radiculares** Conforme la planta adiciona crecimiento primario, su sistema de raíces puede desarrollar millones de diminutos pelos radiculares (figura 26.4A). Colectivamente, estas delgadas extensiones de las células epidérmicas de la raíz incrementan de manera enorme el área de superficie disponible para absorber el agua y los nutrientes. Los pelos radiculares son estructuras frágiles con sólo algunos milímetros de longitud. No se desarrollan en nuevas raíces, y únicamente perduran algunos días.

**Micorrizas** Como se explica en la sección 22.6, una **micorriza** es una interacción mutuamente benéfica entre una raíz joven y un hongo. Las hifas, filamentos del hongo, forman un manto aterciopelado alrededor de las raíces, o penetran al interior de las células de la raíz. Colectivamente, las hifas conforman un área grande de superficie, de modo que absorben iones minerales de un gran volumen de suelo que las raíces solas no podrían absorber (figura 26.4B). El hongo absorbe algunos azúcares y compuestos ricos en nitrógeno de las células de la raíz. Las células de la raíz obtienen

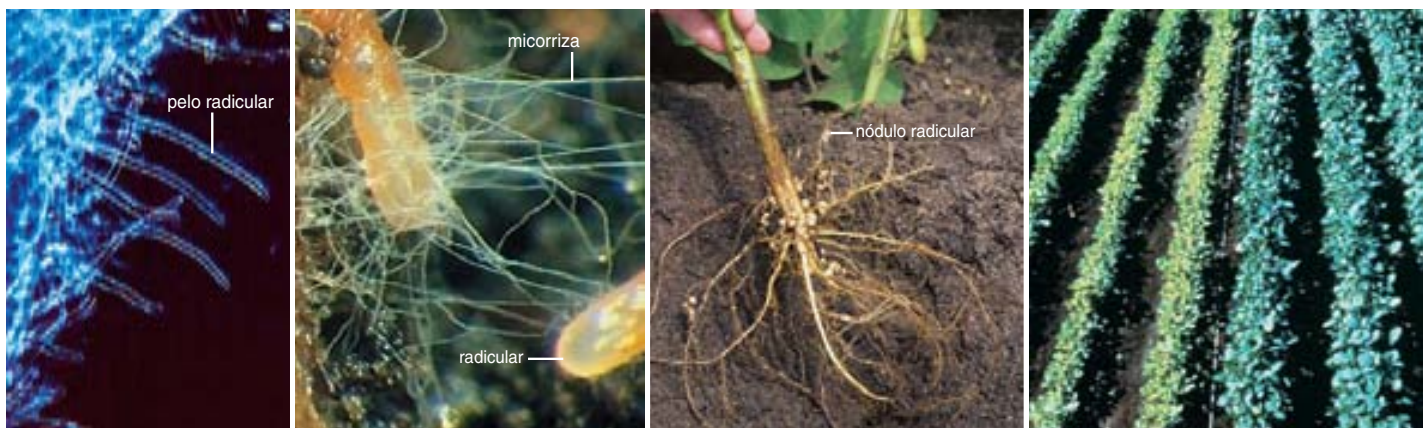
algunos minerales del hongo, el cual tiene mayor capacidad para absorberlos cuando se encuentran en poca cantidad en el suelo.

**Nódulos radiculares** Algunos tipos de bacterias del suelo forman relaciones mutuamente benéficas con el trébol, los chícharos o guisantes y otras leguminosas. Igual que otras plantas, las leguminosas requieren nitrógeno para su crecimiento. El gas nitrógeno ( $N\equiv N$  o  $N_2$ ) es abundante en el aire, pero las plantas no tienen la enzima que puede fijarlo. Las bacterias sí pueden hacerlo. La enzima bacteriana usa el ATP para convertir el gas nitrógeno en amonio ( $NH_3^-$ ): una conversión metabólica que se conoce como **fijación de nitrógeno**. Otras bacterias del suelo convierten amonio en nitrato ( $NO_3^-$ ): una forma de nitrógeno que las plantas pueden absorber fácilmente. Leerás más acerca de la fijación de nitrógeno en la sección 42.9.

Las bacterias que fijan nitrógeno infectan las raíces y llegan a convertirse en simbiontes dentro de estructuras localizadas llamadas **nódulos radiculares** (figura 26.4C). Las bacterias, que son anaerobias, comparten con la planta el nitrógeno fijado (figura 26.4D). A su vez, la planta proporciona a la bacteria un ambiente libre de oxígeno y comparte con las bacterias los azúcares producidos por la fotosíntesis.

### Control sobre la captación

Después de que el agua del suelo se difunde dentro de la raíz, rica en minerales, puede alcanzar el cilindro vascular en cualquiera de dos maneras: moviéndose a través del citoplasma o difundiéndose a través de las paredes celulares. El agua puede entrar al citoplasma por difusión a través de la membrana de una célula de la epidermis o del corte de la raíz. Los minerales disueltos no pueden hacerlo porque las membranas no son permeables a los iones (sección 5.7). Los iones minerales pueden entrar al citoplasma únicamente por medio de transportadores activos de las membranas. Una vez en el citoplasma, el agua y los iones se difunden de célula en célula



**A** Los pelos en esta raíz de un trébol blanco poseen alrededor de 0.2 mm de longitud.

**B** Las micorrizas (pelos blancos) que se extienden desde la punta de estas raíces (anaranjado) aumentan enormemente su área de superficie.

**C** Bacterias anaerobias en los nódulos de la raíz de esta planta de soja fijan el nitrógeno del aire. El nitrógeno es compartido con la planta.

**D** Las plantas de soja que crecen en suelos pobres en nitrógeno muestran cómo los nódulos radiculares afectan el crecimiento. Únicamente las plantas verde oscuro sembradas en los surcos de la derecha se infectaron con bacterias fijadoras de nitrógeno.

**Figura 26.4** Ejemplos de especializaciones de la raíz que ayudan a las plantas a captar nutrientes.



**Figura 26.5 Animada** En la mayoría de las plantas con flores, las proteínas transportadoras ubicadas en las membranas de las células de la raíz controlan la captación de agua e iones minerales disueltos del suelo.

a través de los plasmodesmos (sección 4.11), hasta que llegan al cilindro vascular. Después de que el agua entra al cilindro vascular, los capilares del xilema la distribuyen al resto de la planta.

Las paredes de las células vegetales son rígidas, pero son permeables al agua y a los iones. Las células adyacentes comparten sus paredes. De esta manera, el agua puede llegar al cilindro vascular difundiéndose directamente a través de las paredes celulares. Las paredes de las células del parénquima que están fuertemente empaquetadas en la raíz forman una vía continua de agua e iones minerales que se difunden de la epidermis al cilindro vascular.

Sin embargo, aunque el agua del suelo puede alcanzar el cilindro vascular por difusión a través de las paredes celulares, no puede entrar al cilindro vascular por la misma vía. ¿Por qué? Porque el cilindro vascular está separado de la corteza (o córtex) de la raíz mediante la endodermis. Recuerda de la sección 25.6 que este tejido consiste en una sola capa de células de parénquima que rodean al periciclo (figura 26.5A). Las células endodérmicas secretan una sustancia cerosa donde sus paredes celulares tienen contacto con las paredes de otras células. Esta sustancia forma la **banda de Caspary**, una banda impermeable entre las células de las membranas plasmáticas de las células endodérmicas (figura 26.5B). La banda de Caspary impide que el agua se difunda a través de las paredes de las células endodérmicas. Por lo tanto, el agua del suelo que se difunde a través de las paredes celulares en la corteza de la raíz puede entrar al cilindro vascular sólo pasando a través del citoplasma de una célula endodérmica. El agua del suelo tiene que atravesar la membrana de al menos una célula de la raíz antes de que entre al cilindro vascular. De este modo, las proteínas en las membranas de las células controlan los tipos y cantidades de iones minerales que se mueven del agua del suelo, al cuerpo de la planta (figura 26.5C).

**banda de Caspary** Banda cerosa, impermeable al agua que sella las paredes celulares adyacentes de las células endodérmicas.

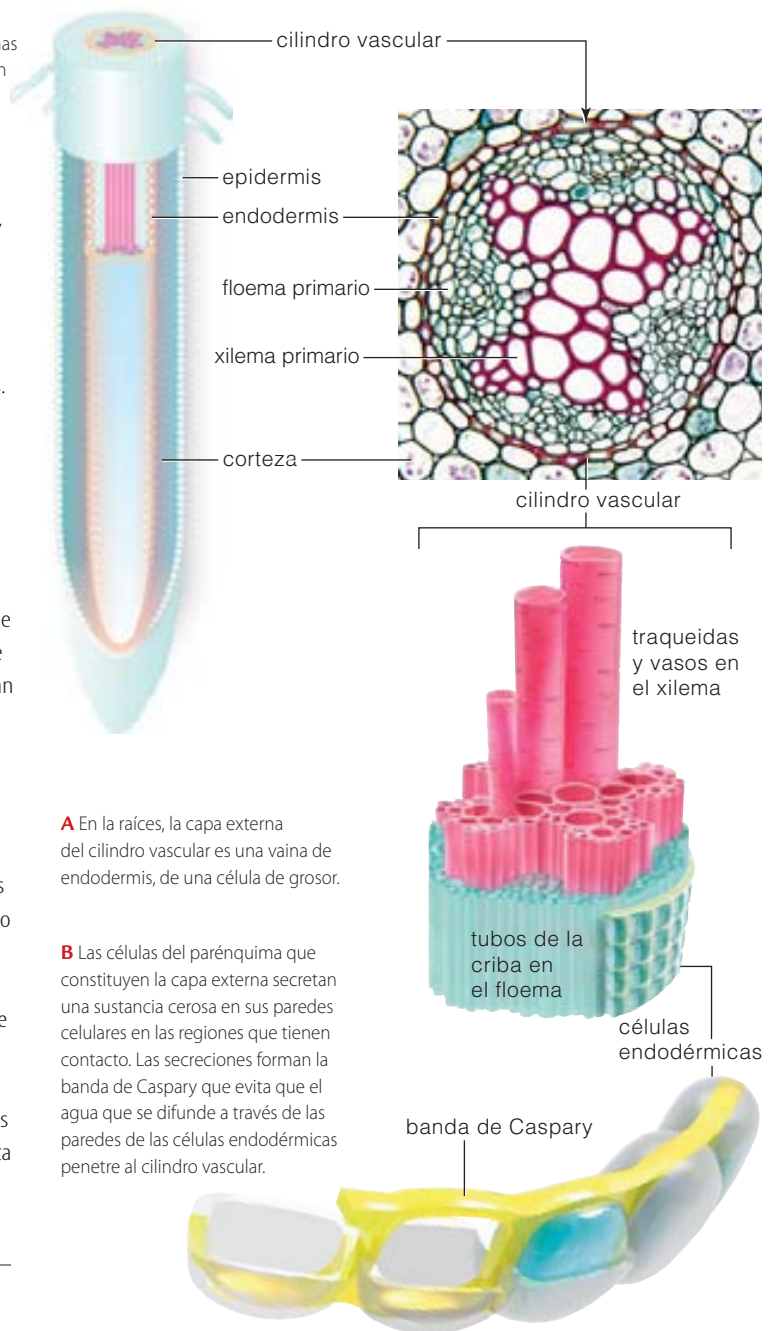
**fijación de nitrógeno** Conversión de gas nitrógeno en amonio.

**micorriza** Relación de la raíz con un hongo.

**nódulos radiculares** Protuberancias de las raíces vegetales que contienen bacterias fijadoras de nitrógeno.

### Para repasar en casa ¿Cómo es que las raíces captan el agua y los nutrientes?

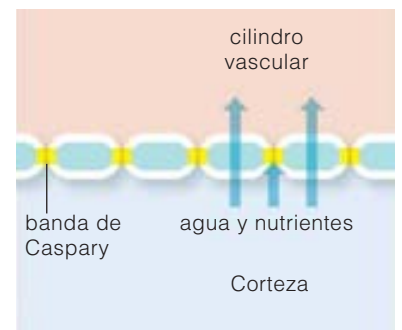
- Los pelos radiculares, las micorrizas y los nódulos aumentan enormemente la capacidad de una raíz para captar el agua y los nutrientes.
- Las proteínas transportadoras en la membrana plasmática de las células de la raíz controlan la captación de agua e iones hacia el cilindro vascular.



**A** En la raíces, la capa externa del cilindro vascular es una vaina de endodermis, de una célula de grosor.

**B** Las células del parénquima que constituyen la capa externa secretan una sustancia cerosa en sus paredes celulares en las regiones que tienen contacto. Las secreciones forman la banda de Caspary que evita que el agua que se difunde a través de las paredes de las células endodérmicas penetre al cilindro vascular.

**C** El agua del suelo sólo puede entrar al cilindro vascular difundiéndose a través del citoplasma de las células endodérmicas. El agua y los iones entran a las células vía plasmodesmos o vía proteínas de transporte en las membranas de las células. El agua y los iones deben atravesar la membrana de al menos una célula antes de entrar al cilindro vascular. Por lo tanto, las proteínas transportadoras de la membrana controlan el movimiento de estas sustancias al resto de la planta.



- › La evaporación de las hojas y los tallos dirige el movimiento del agua hacia arriba a través de los tubos del xilema dentro de una planta vascular.
- › La cohesión del agua le permite ser jalada desde las raíces hacia todas las demás partes de la planta.
- ◀ Vínculos a Puentes de hidrógeno 2.4, Propiedades del agua 2.5, Fotosíntesis 6.4, Xilema 25.3, Tallos 25.4, Raíces 25.6

### Teoría de la tensión-cohesión

El xilema en el cilindro vascular de una raíz se conecta con el xilema en los haces vasculares que se entretajan a través de los tallos y las hojas. De este modo, el agua que entra a la raíz viaja en el interior de vasos continuos de xilema al resto de la estructura de la planta. ¿Cómo se mueve por toda una vía desde las raíces hacia las hojas que podría ser hasta de 100 metros lejos del suelo?

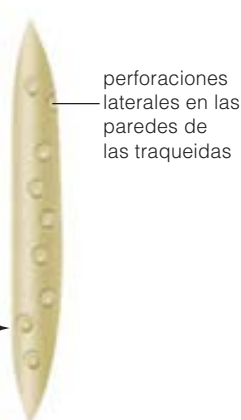
Las traqueidas y los miembros de los vasos de xilema están muertos en la madurez; sólo permanecen sus paredes impregnadas de lignina (figura 26.6). Al estar muertas, estas células no pueden gastar energía para bombear el agua hacia arriba en contra de la gravedad. El movimiento del agua en las plantas vasculares no ocurre por bombeo activo. En vez de ello, es dirigida por dos características del agua, las cuales ya has aprendido en la sección 2.5: evaporación y cohesión. La (figura 26.7) ilustra la **teoría de la tensión-cohesión**, que fue propuesta por primera vez por el botánico Henry Dixon en 1939. De acuerdo con esta teoría, el agua en el xilema es jalada hacia arriba por la fuerza del aire seco, creando una presión negativa continua llamada tensión. La tensión se extiende por toda la vía desde las hojas hasta las raíces y podría recorrer decenas de metros desde abajo.

La mayor cantidad de agua captada por la planta se pierde por evaporación, generalmente a través de los estomas de las hojas y los tallos de las plantas 1. La evaporación del agua en las partes aéreas de la planta, particularmente en los estomas, se llama **transpiración**. El efecto de la transpiración ejerce una presión negativa (jala) sobre las columnas continuas de agua que llenan los tubos conductores angostos del xilema. Una columna de agua se resiste a romperse en gotas conforme fluye a través del estrecho conducto de los tubos de xilema, de la misma manera que en una pajilla. ¿Por qué? Porque las moléculas de agua están unidas por puentes de hidrógeno (sección 2.5), de tal forma que al jalar una, se jalar todas. De este modo, la presión negativa creada por la transpiración (tensión) jala toda la columna de agua que se encuentra en el tubo del xilema 2. Debido a la cohesión del agua, la tensión que se extiende desde las hojas podría ser de decenas de metros desde el aire, hacia abajo a través de los tallos, hasta las raíces jóvenes donde el agua está siendo absorbida del suelo 3.

El movimiento del agua a través de las plantas vasculares es dirigido principalmente por la transpiración, pero la evaporación es uno de muchos otros procesos en las plantas que involucran la pérdida de moléculas de agua. Las vías metabólicas que usan agua también contribuyen a mantener la presión negativa que resulta en el movimiento del agua. Por ejemplo, las moléculas de agua distribuidas por el xilema son usadas como donadores de electrones en las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis. Las reacciones dividen las moléculas de agua en oxígeno e iones hidrógeno (sección 6.4).



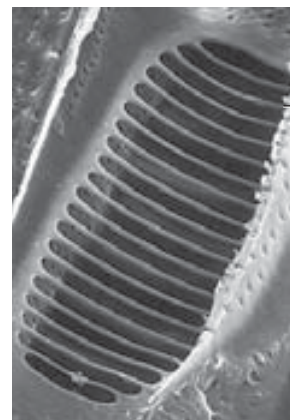
**Figura 26.6** Traqueidas y miembros de los vasos del xilema. Se muestran paredes celulares intercomunicadas y perforadas que corresponden a las células muertas de los tubos conductores de agua. Las perforaciones cubiertas de pectinas podrían ayudar a controlar la distribución de agua a regiones específicas. Cuando las pectinas se hidratan, se expanden y obstruyen las perforaciones, deteniendo el flujo. Cuando se contraen durante los periodos secos, el agua se mueve libremente a través de las perforaciones abiertas.



**A** Los extremos de las paredes de las traqueidas son afilados y no están perforados. Las perforaciones laterales de paredes de traqueidas adyacentes se acoplan entre sí.



**B** Las paredes muertas de los miembros de los vasos son gruesas, y sus extremos finamente perforados se interconectan formando largos tubos conductores de xilema. La micrografía muestra tres miembros de los vasos adyacentes.

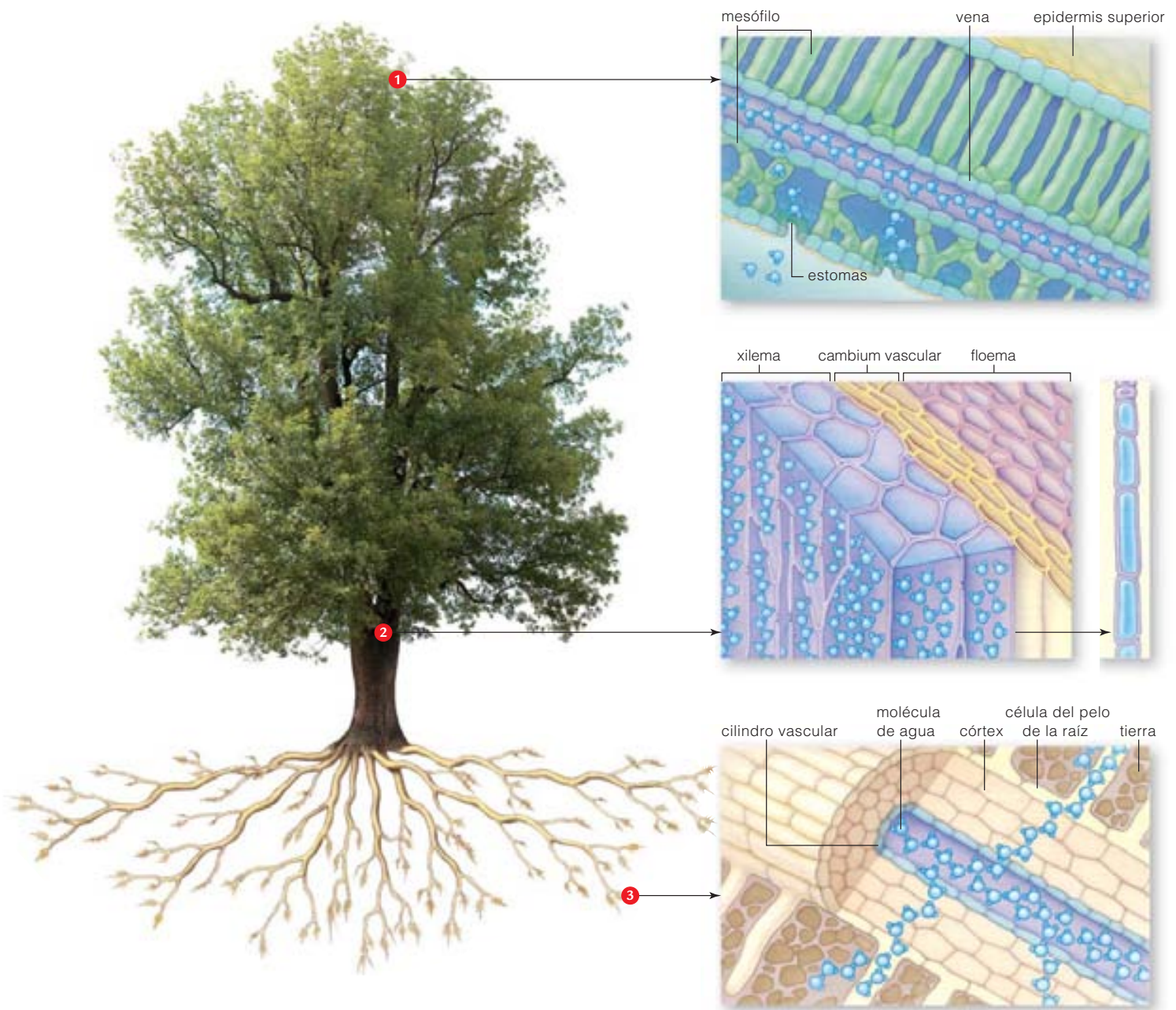


**C** Los miembros de los vasos varían en su forma. La placa de perforación confiere fuerza a la unión entre miembros de los vasos mientras permiten que el agua fluya libremente a través de los tubos en el xilema.

**teoría de la tensión-cohesión** Explicación de cómo la transpiración crea una tensión que jala una columna de agua cohesionada a través del xilema, desde las raíces hasta las hojas.

**transpiración** Evaporación del agua en todas las partes de la planta.





**Figura 26.7 Animada** Teoría de la tensión-cohesión para el transporte de agua en las plantas vasculares.

- 1 El agua se evapora de las partes aéreas de la planta (un proceso llamado transpiración).
- 2 La evaporación ejerce tensión (jala) sobre las estrechas columnas de agua que llenan los tubos de xilema. La tensión se extiende desde las hojas hasta las raíces por la cohesión molecular que tiene el agua líquida.
- 3 Mientras la evaporación continúa, la tensión que se crea provoca la captación de moléculas de agua del suelo.

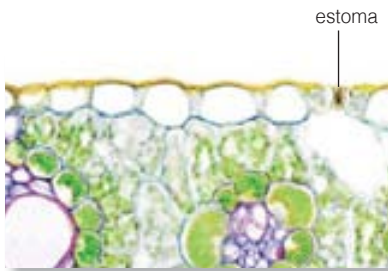
### Para repasar en casa ¿Qué hace que el agua se desplace dentro de las plantas?

- › La transpiración es la evaporación del agua de las hojas, de los tallos y de otras partes de la planta.
- › De acuerdo con la teoría de la tensión-cohesión, la transpiración mantiene al agua del xilema en un estado continuo de tensión desde las hojas hasta las raíces.
- › La tensión jala hacia arriba las columnas de agua del xilema en toda la planta. La fuerza colectiva de muchos puentes de hidrógeno (cohesión) mantiene unida el agua, evitando que se rompa en gotas mientras sube.



## 26.5 Adaptaciones de las hojas y los tallos para conservar el agua

- El agua es un recurso esencial para todas las plantas terrestres. De este modo, las estructuras y los procesos para conservar el agua son claves para la supervivencia de estas plantas.
- Vínculos a la cutícula vegetal 4.11, Ósmosis 5.6, Gases en la fotosíntesis 6.4, Estomas 6.8, Gases en la respiración aerobia 7.2, Adaptaciones de las plantas terrestres 21.2, Estructura de la hoja 25.5



**A** Cutícula (dorada) y estoma de una hoja. El estoma es una abertura entre dos células epidérmicas especializadas llamadas células oclusivas.



**B** Este estoma está abierto. Cuando las células oclusivas se hinchan con agua, se curvan y forman una unión de espacios (hendidura) entre ellas. Una unión de espacios permite que la planta intercambie gases con el aire. Tal intercambio es necesario para mantener en funcionamiento las reacciones metabólicas.



**C** El estoma está cerrado. Las células oclusivas, que no están llenas de agua, están colapsadas una contra la otra, es decir, que no hay unión de espacios alguna entre ellas. Un estoma cerrado disminuye la pérdida de agua, pero también limita el intercambio de gases, de modo que la fotosíntesis y las reacciones de respiración se tornan lentas.



**D** ¿Cómo se abren y se cierran los estomas? Cuando un estoma está abierto, las células oclusivas mantienen una concentración relativamente alta de solutos mediante el bombeo de solutos hacia su citoplasma. La difusión del agua hacia el citoplasma hipertónico mantiene a las células turgentes.



**E** Cuando el agua escasea, una hormona (ABA) activa una vía que disminuye las concentraciones de solutos en el citoplasma de las células oclusivas. El agua sigue su gradiente y se difunde hacia fuera de las células, y el estoma se cierra.

En las plantas terrestres, al menos 90 por ciento del agua que se transporta desde las raíces hasta las hojas se evapora. Solamente alrededor de 2 por ciento es usada en el metabolismo, pero esta cantidad debe ser realmente retenida o la fotosíntesis, el crecimiento, las funciones de las membranas y otros procesos se detendrían.

Si una planta tiene poca agua disponible, no puede desplazarse a su alrededor para buscar más, como la mayoría de los animales pueden hacerlo. La cutícula y los estomas (secciones 4.11 y 21.2) ayudan a la planta a conservar el agua que ya se encuentra retenida en sus tejidos. Ambas estructuras restringen la cantidad de vapor de agua que se difunde hacia fuera de las superficies de la planta.

Sin embargo, la cutícula y los estomas también restringen el intercambio de gases entre la planta y el aire. ¿Por qué es esto tan importante? Porque las concentraciones de los gases dióxido de carbono y de oxígeno en los espacios aéreos dentro de la planta afectan la velocidad de vías metabólicas cruciales (como la fotosíntesis y la respiración aerobia) en las células vegetales. Si una planta llega a ser impermeable a los gases, no podría introducir el dióxido de carbono para realizar la fotosíntesis ni podría sostener la respiración aerobia por mucho tiempo, debido a que no estaría captando el suficiente oxígeno para que sucedan las reacciones. Por lo tanto, las estructuras y los mecanismos de la planta para conservar el agua deben equilibrar sus necesidades de agua con sus requerimientos para intercambiar gases con el aire.

### Cutícula

Aun plantas con mínimo estrés hídrico pueden marchitarse y morir sin la cutícula. Esa capa impermeable al agua cubre las paredes de todas las células de la planta expuestas al aire (figura 26.8A). La cutícula se forma por secreciones de las células epidérmicas: una mezcla de ceras, pectina y fibras de celulosa incrustadas en la cutina, un polímero lipídico insoluble. La cutícula es translúcida, de tal forma que no impide que la luz alcance los tejidos fotosintéticos.

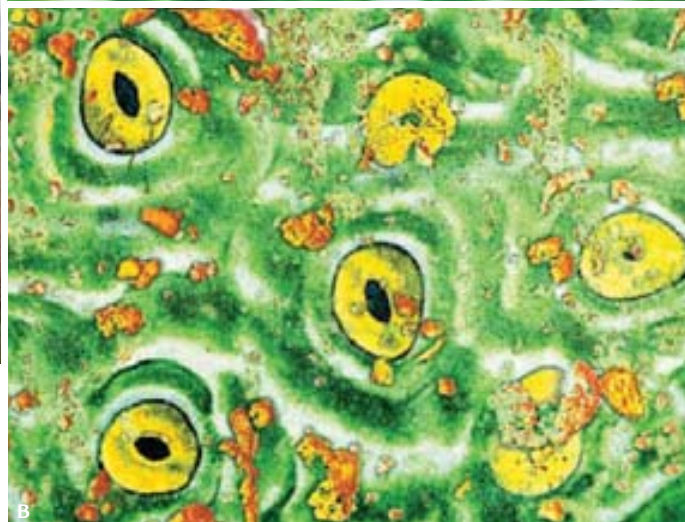
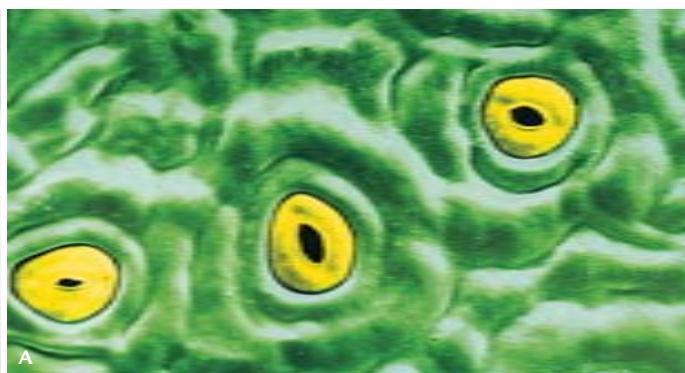
### Estomas

Un par de células epidérmicas especializadas define cada estoma. Cuando estas dos **células oclusivas** se llenan de agua, se curvan ligeramente de forma que se abre una unión de espacios entre ellas (figura 26.8B). La unión de espacios es el estoma. Cuando las células pierden agua, se colapsan contra sí mismas, y la unión de espacios se cierra (figura 26.8C).

**Figura 26.8** Estructuras que conservan el agua en las plantas.

**A** Cutícula y estoma en una sección transversal de una hoja de tilo (*Tilia*).

**B-E** Estoma en acción. El que un estoma esté abierto o cerrado depende de cuánta agua esté dando forma a las células oclusivas. La cantidad de agua en el citoplasma de una célula oclusiva depende de señales hormonales. Las estructuras redondas dentro de las células son cloroplastos. Las células oclusivas son el único tipo de célula epidérmica con estos organelos.



**Figura 26.9** Los estomas y el smog. **A** Estomas normales. **B** Estomas en la superficie foliar de una planta de acebo que crece en una región industrializada con mucho smog. Los contaminantes del aire no sólo impiden que la luz solar alcance las células fotosintéticas, sino que también obstruyen los estomas y pueden dañarlos al grado de cerrarlos de manera permanente.

Los estímulos ambientales como la disponibilidad de agua, el nivel de dióxido de carbono dentro de la hoja y la intensidad de la luz afectan la apertura o el cierre de los estomas. Estos estímulos activan cambios en la presión osmótica en el citoplasma de las células oclusivas. Por ejemplo, cuando el sol sale, la luz causa que las células oclusivas comiencen a bombear solutos (en este caso, los iones de potasio) dentro de su citoplasma. El impulso resultante de la concentración de los iones de potasio provoca que el agua entre a las células por ósmosis. Las células oclusivas toman forma redonda (se inflan), abriendo el estoma que se encuentra entre ellas (**figura 26.8D**). El dióxido de carbono del aire se difunde dentro de los tejidos vegetales y se inicia la fotosíntesis. Otro ejemplo: las células de la raíz liberan la hormona ácido abscísico (ABA, por sus siglas en inglés) cuando el agua del suelo disminuye. El ABA viaja a través del sistema vascular de la planta hacia las hojas y los tallos, donde se une a receptores en las células oclusivas. La unión causa que los solutos salgan de estas células. Enseguida, el agua sale por ósmosis, las células oclusivas pierden su redondez y se colapsan contra sí mismas, cerrando los estomas (**figura 26.8E**).

**célula oclusiva** Aquella del par de células que define un estoma en la epidermis de una hoja o de un tallo.

Los estomas de la mayoría de las plantas se cierran durante la noche. El agua es conservada, y el dióxido de carbono se forma dentro de las hojas conforme las células fabrican ATP mediante la respiración aerobia. Los estomas de las plantas CAM, que incluyen a la mayoría de los cactus, se abren de noche, cuando las plantas captan y fijan carbono a partir de dióxido de carbono. Los estomas se cierran durante el día, y la planta utiliza el carbono fijado durante la noche para sostener la fotosíntesis (sección 6.8).

Los estomas también se cierran en respuesta a algunas de las sustancias del aire contaminado. El cierre protege a la planta del daño químico, pero también previene la captación de dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis, y de esta manera se inhibe el crecimiento. Recuerda esto en un día con mucho smog (**figura 26.9**).

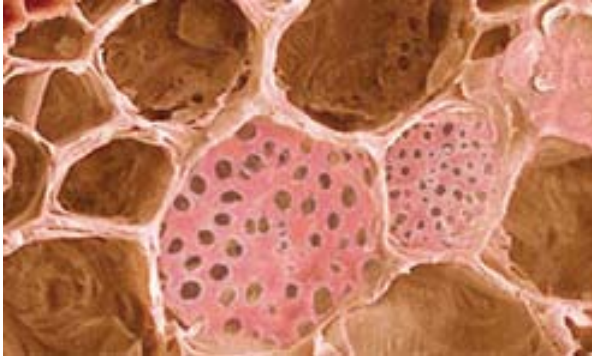
### Para repasar en casa ¿Cómo las plantas terrestres conservan el agua?

- Una cutícula cerosa cubre las superficies epidérmicas de la planta expuestas al aire. Restringe la pérdida de agua de las superficies vegetales.
- Las plantas conservan el agua cerrando sus estomas. Los estomas cerrados también evitan el intercambio de gases necesario para la fotosíntesis y la respiración aerobia.
- Un estoma permanece abierto cuando las células oclusivas que lo definen se hinchan con el agua. Se cierra cuando las células pierden agua y se colapsan contra sí mismas.



## 26.6 Movimiento de los compuestos orgánicos en las plantas

- › El xilema distribuye el agua y los minerales a toda la planta, y el floema distribuye los productos orgánicos de la fotosíntesis.
- ◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3, Ósmosis y turgencia 5.6, Transporte activo 5.7, Reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis 6.7, Estomas 6.8, Tejidos vasculares vegetales 25.3



**Figura 26.10** Micrografía de escáner electrónico que muestra las placas cribosas en los extremos de un par de elementos de la criba adyacentes en el floema.

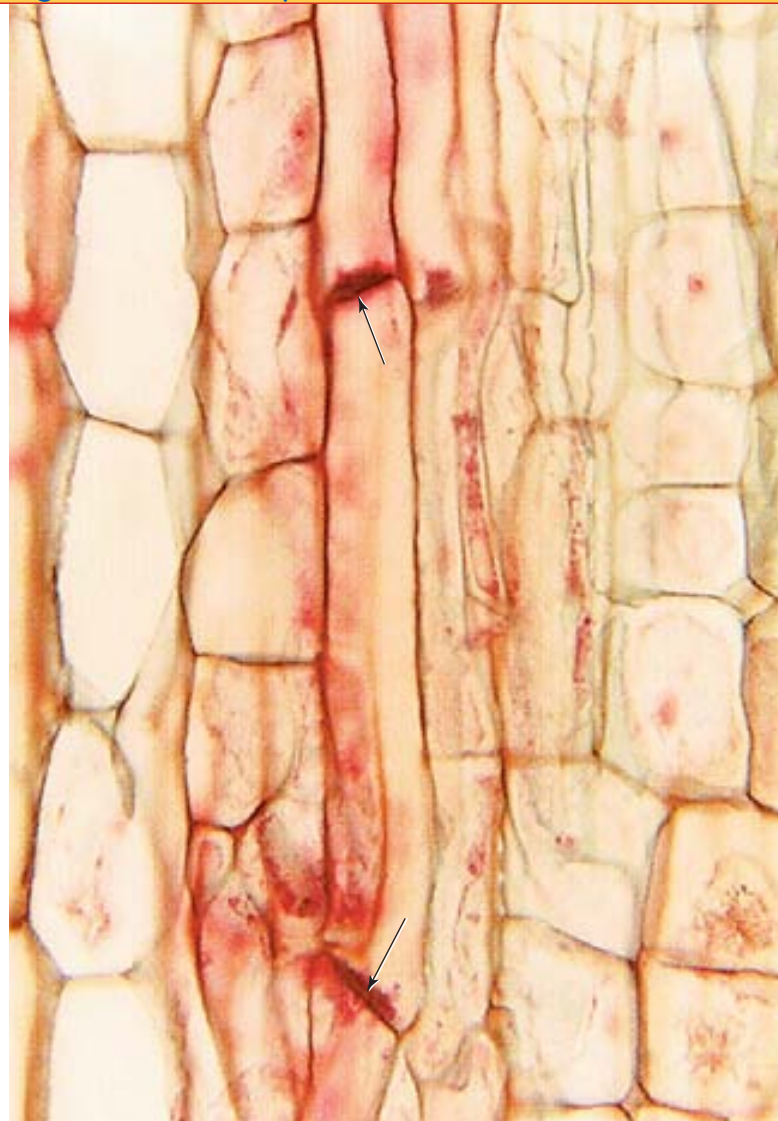
El floema es un tejido vascular con arreglos organizados de tubos conductores, fibras y cadenas de células de parénquima. A diferencia de los tubos conductores del xilema, los tubos de la criba del floema consisten de células vivas. Las células de los tubos de la criba se disponen entre sí de extremo a extremo y de manera lateral, y las paredes por donde se unen los extremos de los tubos (placas de la criba) tienen poros (figura 26.10). Los productos orgánicos disueltos fluyen a través de los tubos (figura 26.11).

Algunos de los productos orgánicos de la fotosíntesis (azúcares) son usados por las mismas células que los sintetizan. El resto son descargados de las células acompañantes a los tubos de la criba, donde son transportados activamente. Después de que son descargados en los tubos de la criba, los azúcares viajan a todas las partes de la planta, donde se degradan para obtener su energía y se usan para formar otros compuestos o se almacenan para ser usados posteriormente.

La principal forma en que las plantas almacenan sus carbohidratos es en forma de almidón, pero las moléculas de almidón son demasiado grandes y demasiado insolubles para poder ser transportadas a través de las membranas. Las células degradan las moléculas de almidón a sacarosa y otras moléculas pequeñas, que son fáciles de transportar a toda la planta. Algunos experimentos que se realizaron con insectos chupadores de las plantas demostraron que la sacarosa es el principal carbohidrato transportado en el floema. Los áfidos que se alimentaron de los jugos contenidos en los tubos conductores del floema fueron anestesiados con altos niveles de dióxido de carbono. Luego, los cuerpos se desprendieron de sus partes bucales (estiletos) que quedaron adheridas a la planta. Los investigadores colectaron y analizaron el líquido

**teoría del flujo por presión** Explicación de cómo el flujo del líquido a través del floema es dirigido por diferencias en la presión y la concentración de azúcar entre una fuente de recurso y un sumidero.

**traslocación** Movimiento de compuestos orgánicos a través del floema.



**Figura 26.11** Sección longitudinal de un tallo de algodoncillo (*Asclepias*) que muestra los tubos de la criba en el floema. Las flechas señalan las placas perforadas en los extremos de los elementos de la criba.

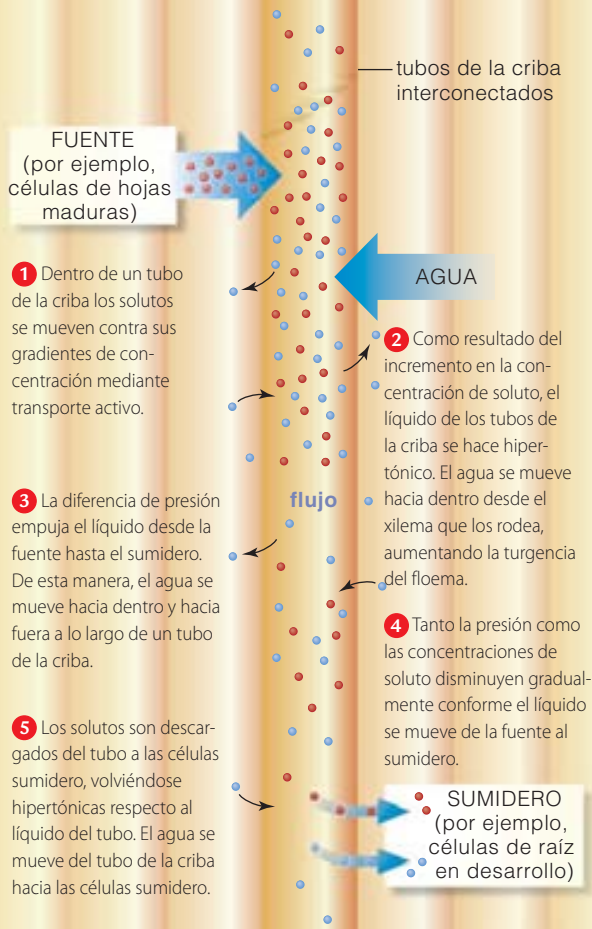
exudado de las partes bucales de los áfidos. Para la mayor parte de las plantas estudiadas, la sacarosa fue el carbohidrato más abundantes en el líquido.

### Teoría del flujo por presión

**Traslocación** es el nombre formal que se da al movimiento de las moléculas orgánicas a través del floema. Las moléculas fluyen de una fuente (cualquier región de la planta donde las células acompañantes descargan los compuestos orgánicos dentro de los tubos del xilema) a un sumidero (cualquier región donde las moléculas son utilizadas o almacenadas). Por lo general, los tejidos fotosintéticos de las hojas son la principal región fuente; las raíces son las regiones sumidero como también los frutos.

¿Por qué los compuestos orgánicos en el floema fluyen de la fuente al sumidero? Porque un gradiente de presión impulsa el movimiento de líquido en el floema (sección 5.6). De acuerdo con





**Figura 26.12** Traslocación de compuestos orgánicos en el floema. En este diagrama, las moléculas de agua se representan mediante esferas azules; los solutos, con esferas rojas.

la **teoría del flujo por presión**, una presión interna se conforma en el extremo fuente del tubo de la criba. La presión impulsa al líquido rico en solutos hacia un sumidero (figura 26.12). Por medio de reacciones que requieren energía, las células acompañantes en las venas de las hojas descargan sus azúcares en los elementos de la criba 1. Los azúcares aumentan la concentración del líquido en el interior de los tubos, de modo que el agua se mueve por ósmosis 2. El agua incrementa el volumen del líquido, el cual a su vez, aumenta la presión interna (turgencia) dentro de los tubos de la criba 3. La presión en el floema puede ser cinco veces mayor que la presión en el neumático de un automóvil (figura 26.13). La alta presión empuja al líquido cargado de azúcares hacia las regiones sumidero, donde la presión interna del floema es más baja 4. La presión en el floema disminuye en las regiones sumidero debido a que los azúcares se descargan allí; el agua circula, otra vez por ósmosis 5.

## Fantásticos equipos de limpieza verde (una vez más)



Contra los elementos contaminantes, como el plomo o el mercurio, las mejores estrategias de fitorremediación usan plantas que absorben las toxinas y las almacenan en los tejidos aéreos. Las partes de la planta que almacenan la toxina pueden ser cortadas para desecharlas de manera segura. Los investigadores han modificado genéticamente algunas plantas para aumentar su capacidad de absorción y de almacenamiento. En la foto arriba, la doctora Kuang-Yu Chen analiza los niveles de zinc y cadmio en plantas que han absorbido estos elementos. En el caso de las toxinas orgánicas como el TCE, las mejores estrategias de fitorremediación usan plantas que tienen rutas bioquímicas que degradan estos compuestos a moléculas menos tóxicas. Los investigadores están mejorando estas formas en muchas plantas. Algunas de estas formas consisten en transferir genes de bacterias o de animales a las plantas; otras aumentan la expresión de genes que codifican participantes moleculares en las propias vías de desintoxicación de las plantas.

**¿Cómo votarías?** Las plantas pueden diseñarse mediante ingeniería genética para mejorar su absorción de toxinas. ¿Apoyarías el uso de este tipo de plantas para ayudar a limpiar los tiraderos de basura tóxica? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 26.13** Gota de néctar exudando de un áfido después de que las partes bucales del insecto penetraron un tubo de la criba. La alta presión del floema forzó que esta gota de líquido azucarado pasara a través de la abertura terminal del intestino del áfido.

### Para repasar en casa ¿Cómo se mueven las moléculas orgánicas a través de las plantas vasculares?

- ▶ Las plantas almacenan carbohidratos como el almidón, y los distribuyen en forma de sacarosa y de otras moléculas solubles pequeñas.
- ▶ Los gradientes de concentración y de presión hacen viajar a los compuestos orgánicos por el interior de los tubos del floema.
- ▶ Los gradientes son establecidos por las células acompañantes que mueven las moléculas orgánicas hacia el interior de los tubos de la criba del floema.

## Resumen



**Sección 26.1** La capacidad de las plantas para captar sustancias del suelo y del agua es la base para la fitoremediación, que es la remoción de sustancias tóxicas de un área contaminada, con ayuda de las plantas.



**Sección 26.2** El crecimiento vegetal requiere fuentes estables de nutrientes elementales que se obtienen a partir del dióxido de carbono, el agua y el **suelo**.

La disponibilidad del agua y de los iones minerales en el suelo depende de sus proporciones de arena, limo y arcilla, y de su contenido de **humus**. Los **suelos francos** tienen aproximadamente cantidades iguales de las proporciones de arena, limo y arcilla. El **escurrimiento** y la **erosión del suelo** agotan los nutrientes del suelo, particularmente de la **capa superficial**.



**Sección 26.3** Los pelos radiculares incrementan de manera enorme el área de superficie que una raíz usa para absorber el agua del suelo. Los hongos son simbiontes de raíces jóvenes en las **micorrizas**, las cuales aumentan la

capacidad de una planta para absorber iones minerales del suelo. La **fijación de nitrógeno** por medio de bacterias en los **nódulos radiculares** proporciona nitrógeno extra a la planta. En ambos casos, los microorganismos reciben una fracción de los azúcares elaborados por la planta.

Las raíces controlan el movimiento de agua y de iones minerales disueltos al cilindro vascular. Las células endodérmicas que forman una capa alrededor del cilindro depositan una banda impermeable, la **banda de Caspary**, en las paredes adyacentes. Esta banda impide que el agua se difunda por entre y alrededor de las células endodérmicas. El agua y los nutrientes penetran al cilindro vascular únicamente por su movimiento a través de la membrana de al menos una célula de la raíz. De este modo, la captación del agua y los iones es controlada por proteínas del transporte activo localizadas en las membranas de las células de la raíz.



**Sección 26.4** El agua y los iones minerales disueltos fluyen a través del xilema. Las paredes interconectadas y perforadas de traqueidas y vasos forman los tubos. La **transpiración** es la evaporación de

agua de las partes de la planta en el aire. La **teoría de la tensión-cohesión** explica cómo se desplaza el agua a través de las plantas: la transpiración jala el agua hacia arriba creando una continua presión negativa (tensión) dentro del xilema, desde las hojas hasta las raíces. Los puentes de hidrógeno mantienen unidas a las moléculas de agua en columnas de líquido continuo en el interior de los delgados vasos.



**Sección 26.5** La cutícula y el estoma equilibran la pérdida de agua de la planta con sus necesidades de intercambiar gases. Un estoma, que es una abertura en la epidermis de la hoja y en otras partes de la

planta, es definido por un par de **células oclusivas**. Los estomas cerrados evitan que el agua se pierda, pero también previenen el intercambio gaseoso que se requiere para realizar la fotosíntesis y la respiración aerobia.

Señales ambientales inducen la apertura o el cierre del estoma. Las señales hacen que las células oclusivas bombeen iones hacia dentro o hacia fuera de su citoplasma; el agua sigue a los iones (por ósmosis). El agua que penetra hincha las células oclusivas, abriendo la unión de espacios entre ellas. Cuando el agua se difunde hacia fuera provoca que las células se colapsen y la unión de espacios se cierre.



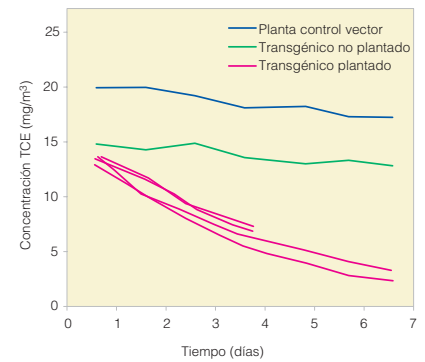
**Sección 26.6** Los compuestos orgánicos son distribuidos a toda la planta por **traslocación**. De acuerdo con la **teoría del flujo por presión**, la circulación del líquido a través del floema es dirigida por gradientes de presión y de soluto. Los gradientes son establecidos por las células acompañantes que transportan activamente los azúcares producto de la fotosíntesis a los tubos de la criba en las regiones fuente y la descarga de estos azúcares en las regiones sumidero.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El carbono, el hidrógeno y el oxígeno son \_\_\_\_\_ para las plantas.
  - macronutrientes
  - micronutrientes
  - elementos traza
  - elementos requeridos
  - ambas a y d
- La materia orgánica en descomposición en el suelo es llamada \_\_\_\_\_.
  - cutina
  - humus
  - capa superficial
  - nutrientes
- La \_\_\_\_\_ entre células endodérmicas adyacentes causa que el agua y los solutos atraviesen estas células, en vez de penetrar entre ellas.
  - cutina
  - caspariana
  - cohesión
  - celulosa
- La nutrición de algunas plantas depende de una asociación mutua benéfica entre una raíz y un hongo. La asociación es conocida como \_\_\_\_\_.
  - nódulo radicular
  - micorriza
  - pelo radicular
  - hifa radicular
- El cilindro vascular consiste en células de \_\_\_\_\_.
  - exodermis
  - endodermis
  - córtex de raíz
  - xilema y floema
  - b y d
  - todas las anteriores
- La evaporación de agua de las partes de una planta se llama \_\_\_\_\_.
  - traslocación
  - expiración
  - transpiración
  - tensión
- El transporte de agua de las raíces a las hojas ocurre principalmente debido a \_\_\_\_\_.
  - flujo por presión
  - diferencias en las concentraciones de solutos entre la fuente y el sumidero
  - la fuerza de bombeo de los vasos del xilema
  - la transpiración, tensión y cohesión del agua
  - a y b
- La cutícula de cera es secretada por \_\_\_\_\_.
  - el tejido basal
  - células epidérmica
  - un estoma
  - pelos radiculares
- Cuando las células oclusivas se hinchan \_\_\_\_\_.
  - cesa la transpiración
  - los azúcares entran al floema
  - el estoma se abre
  - las células de la raíz se mueren
- Las estomas se abren en respuesta a la luz cuando \_\_\_\_\_.
  - las células oclusivas bombean iones hacia dentro de su citoplasma
  - las células oclusivas bombean iones hacia fuera de su citoplasma
  - el agua se evapora fuera de las células oclusivas

## Plantas transgénicas para fitorremediación

Las plantas utilizadas para fitorremediación absorben los contaminantes orgánicos del suelo o del aire, luego transportan los químicos a los tejidos vegetales, donde son almacenados o degradados. Algunos investigadores actualmente diseñan plantas transgénicas que han aumentado la capacidad para absorber o degradar toxinas. En el 2007, Sharon Doty y colaboradores publicaron los resultados de sus esfuerzos para diseñar plantas útiles para fitorremediar el suelo y el aire que contienen solventes orgánicos. Estos investigadores usaron *Agrobacterium tumefaciens* (sección 15.7) para transferir el gen de un mamífero a plantas de álamo. El gen codifica el citocromo P450, una enzima involucrada en el metabolismo de ciertas moléculas orgánicas, incluyendo solventes como el TCE. Los resultados de esta investigación con plantas transgénicas se muestran en la **figura 26.14**.



**Figura 26.14** Captación de TCE por árboles transgénicos de álamo. Los árboles plantados comenzaron a desarrollarse en contenedores sellados con 15 mg iniciales de TCE (tricloroetileno) por metro cúbico de aire. Se tomaron muestras de aire de los contenedores y se midió su contenido de TCE cada día. Los controles fueron un árbol transgénico con un plásmido Ti sin el citocromo P450 (vector control) y un árbol transgénico con raíces desnudas (que no fue plantado).

- ¿Cuántas plantas transgénicas probaron estos investigadores?
- ¿En qué grupo los investigadores observaron la tasa más lenta de captación de TCE? ¿Y la más rápida?
- En el día 6, ¿cuál fue la diferencia entre el contenido de TCE del aire que rodeaba las plantas transgénicas y el que rodeaba a las plantas que contenían el vector control?
- ¿Si suponemos que no se realizaron otros experimentos, qué par de explicaciones pueden darse a los resultados de este experimento? ¿Qué otros controles podrían haber usado los investigadores?

- Las traqueidas son parte del \_\_\_\_\_.
  - córtex
  - mesófilo
  - floema
  - xilema
- Los tubos de la criba son parte del \_\_\_\_\_.
  - córtex
  - mesófilo
  - floema
  - xilema
- Cuando el suelo está seco, las células oclusivas responden \_\_\_\_\_ colapsándose contra sí mismas, de tal forma que los estomas se cierran.
  - a la temperatura del aire
  - a la baja humedad
  - al ácido abscísico
  - al oxígeno
- El transporte de los azúcares producidos en la fotosíntesis desde las hojas a las raíces ocurre por \_\_\_\_\_.
  - flujo por presión
  - diferencias en las concentraciones de solutos entre las fuentes y los sumideros
  - la fuerza de bombeo de los vasos de xilema
  - transpiración, tensión y cohesión del agua
- Relaciona las moléculas con sus características.
 

___ estomas	a. evaporación por las partes de la planta
___ nutriente	b. colecta agua y solutos del suelo
___ sumidero	c. el equilibrio hídrico se pierde con el intercambio de gases
___ sistema de raíz	d. dan cohesión en el transporte de agua
___ puentes de hidrógeno	e. azúcares descargados de los tubos de la criba
___ transpiración	f. compuestos orgánicos distribuidos por todo el cuerpo de la planta
___ traslocación	g. elemento requerido

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

- Algunos jardineros exitosos, como los campesinos, se aseguran de que sus plantas obtengan el suficiente nitrógeno, ya sea de un fertilizante o bien de una bacteria fijadora de nitrógeno. ¿Qué moléculas biológicas incorporan el nitrógeno? La deficiencia de nitrógeno causa crecimiento enano; las hojas se amarillean y luego mueren. ¿Cómo causa estos síntomas la deficiencia de nitrógeno?
- Acabas de regresar a casa después de unas vacaciones de tres días. Tus plantas, muy marchitas, dan muestras de que no fueron regadas antes de que partieras. Consciente de la teoría de la tensión-cohesión del transporte de agua, explica qué les sucedió.
- Cuando excavas para resembrar una planta de un lugar a otro, es más probable que la planta sobreviva si una parte del suelo alrededor de las raíces se transfiere junto con la planta. Formula una hipótesis que explique esta observación.
- Si los estomas de una planta permanecieran abiertos o cerrados todo el tiempo se moriría, ¿por qué?
- Alan está estudiando la tasa de captación de agua de las raíces de la planta de jitomate. Él se da cuenta de que varios factores ambientales, incluyendo el viento y la humedad relativa, afectan la tasa de captación. Explica cómo los factores ambientales pueden hacerlo.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Captación de nutrientes en las plantas vasculares; Transporte de agua en las plantas vasculares; Distribución de compuestos orgánicos en las plantas vasculares.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Una revisión de los tejidos vegetales y sus estructuras (secciones 4.9, 4.11, 25.2, 25.4, 25.8, 26.3, 26.5), funciones (6.5, 6.7), ciclos de vida (12.5, 21.2) y evolución (21.5, 21.7) te ayudará a comprender algunas de las adaptaciones reproductivas de las plantas con flores. En este capítulo, revisarás los carbohidratos (3.3), los pigmentos (6.2), la clonación (8.7), la expresión génica y su control (9.2, 10.2-10.4), la reproducción asexual frente a la reproducción sexual (12.1), la meiosis (12.3), la genética (14.6) y los procesos evolutivos (17.12, 17.13).



### Estructura y función de las flores

Las flores son brotes que están especializados para la reproducción. Sus diferentes partes se forman a partir de hojas modificadas. Las células que producen gametos se desarrollan en sus estructuras reproductivas; otras partes, como los pétalos, están adaptadas para atraer y recompensar a los polinizadores.



### Reproducción sexual en las plantas

En las plantas con flores, la polinización es seguida por una doble fertilización.

Después de la fertilización, los óvulos maduran en semillas. Conforme las semillas se desarrollan, los tejidos del ovario y de otras partes de la flor maduran en frutos, los cuales funcionan como medio de dispersión de las semillas.

# 27 Reproducción y desarrollo vegetal

## 27.1 Situación difícil para las abejas melíferas

En el otoño del 2006, los apicultores de todo el mundo comenzaron a notar que algo no andaba bien en sus colmenas de abejas melíferas. A pesar de la abundancia de polen, miel y larvas en sus colmenas, parecía que las obreras habían desaparecido. Un tercio de las colonias no sobrevivieron el invierno. Al llegar la primavera, el fenómeno había sido bautizado con el nombre de trastorno del colapso de la colonia. Los agricultores y los biólogos comenzaron a preocuparse respecto a lo que podría suceder si las poblaciones de abejas continuaban disminuyendo. Además de la producción de miel, muchos cultivos comerciales también podrían tener problemas.

Casi todos nuestros cultivos alimenticios son plantas con flores o angiospermas (sección 21.7). Estas plantas fabrican los granos de polen. Las abejas son **polinizadores**, es decir, transportan polen de una planta a otra, polinizando las flores. Las flores de muchas especies vegetales no desarrollan frutos a menos que reciban polen de otras flores. Incluso algunas especies de angiospermas con flores que pueden autopolinizarse tienden a desarrollar frutos más grandes y en mayor cantidad cuando la polinización es cruzada (figura 27.1).

Muchos tipos de insectos polinizan plantas, pero las abejas melíferas son polinizadores especialmente eficientes para una gran variedad de especies vegetales. También son las únicas que toleran vivir en colmenas construidas por el hombre, y que pueden ser transportadas en vagonetas y enviadas a cualquier lugar donde los cultivos necesiten de polinización. La pérdida de su servicio de polinización a domicilio es una gran amenaza para la agricultura.

Aún no conocemos la causa del trastorno del colapso de la colonia. Puede deberse, en parte, a los muchos parásitos y enfermedades que infectan a las abejas. Los ácaros parásitos y el virus de la parálisis aguda han sido detectados en muchas colmenas afectadas. También es posible que se deba a los pesticidas. En años recientes, los pesticidas conocidos como neonicotinoides se han convertido en los insecticidas más utilizados en Estados Unidos. Los neonicotinoides son sistémicos, lo que quiere decir que son captados por todos los tejidos de la planta, incluyendo el néctar y el polen que colectan las abejas. Los neonicotinoides también son altamente tóxicos para las abejas.

El trastorno del colapso de la colonia está en los reflectores porque afecta nuestra provisión de alimento. Sin embargo, otras poblaciones de polinizadores también están decreciendo. Es posible que la pérdida de su hábitat sea uno de los principales factores, pero los pesticidas que dañan a las abejas también causan daño a otros polinizadores.



**Figura 27.1** La importancia de los insectos polinizadores. *Página opuesta:* las abejas son los eficientes polinizadores de una gran variedad de flores, incluyendo las de las plantas con bayas. *Arriba,* se muestran flores de frambuesa que pueden autopolinizarse, pero el fruto que forman a partir de una flor autopolinizada es de menor calidad que el de una flor que se poliniza de manera cruzada. Los dos frutos de frambuesa a la izquierda fueron formados por flores autopolinizadas. El de la derecha lo formó una flor polinizada por insectos.

Las plantas con flores lograron ser dominantes debido, en parte, a que coevolucionaron con los animales polinizadores. La mayoría de las flores están especializadas para atraer un tipo específico de polinizador. Estas adaptaciones podrían poner a las plantas en peligro de extinción si disminuyeran las poblaciones del polinizador con el cual coevolucionaron. Las especies animales que dependen de los frutos y semillas de las plantas también serían afectadas. El reconocimiento de la existencia y de la importancia de estas interacciones es nuestro primer paso para encontrar diferentes formas de protegerlas.

**polinizador** Organismo que transporta polen de una planta a otra.



### Reproducción asexual en las plantas

Muchas especies de plantas se reproducen por medio de la reproducción vegetativa o asexual. Los humanos aprovechan esta tendencia natural que les permite cultivar más plantas para la agricultura y la investigación.



### Crecimiento y desarrollo

El desarrollo de la planta incluye la germinación de la semilla y otros eventos del ciclo de vida como el desarrollo de raíces y flores, la formación de frutos y la latencia. Estos eventos tienen una base genética y son afectados por el ambiente.



### Respuestas a los estímulos ambientales

Las plantas alteran sus patrones de crecimiento en respuesta a estímulos ambientales como la gravedad, la luz solar y los cambios estacionales en la temperatura y la duración de la noche. Los patrones cíclicos de crecimiento son respuestas a las estaciones y a otros patrones ambientales recurrentes.



- Los brotes reproductivos especializados llamados flores son arreglos en espiral de hojas modificadas.
- Vínculos a Modelo de floración ABC 10.4, Gametos 12.2, Ciclos de vida vegetal 12.5 y 21.2, Coevolución 17.13, Coevolución de las flores y de los polinizadores 21.7, Yemas laterales 25.4

El ciclo de vida de las plantas con flores está dominado por el esporofito, un cuerpo vegetal diploide productor de esporas que crece a partir de las divisiones celulares mitóticas de un cigoto fertilizado (secciones 12.5 y 21.2). Las **flores** son brotes reproductivos especializados de los esporofitos de las angiospermas. Las esporas que se forman por meiosis dentro de las flores se desarrollan en gametofitos haploides. Los gametofitos producen gametos (sección 12.2).

### Anatomía de una flor

Una flor se forma cuando una yema lateral en el eje de un tallo desarrolla una ramificación corta y modificada llamada receptáculo. Los pétalos y las otras partes florales de una flor típica son hojas modificadas que se forman en cuatro espirales o anillos en el extremo de un brote floral llamados verticilos. El círculo más externo forma el cáliz, el cual es un verticilo de sépalos parecidos a hojas (figura 27.2A). Los sépalos de la mayoría de las flores son fotosintéticos y están semiocultos; sirven para proteger las partes reproductoras de la flor. Justo en el interior del cáliz, los pétalos forman el siguiente verticilo llamado corola (del latín *corona*). Por lo general, los pétalos son las partes más grandes y coloreadas de una flor. Su función principal es atraer a los polinizadores.

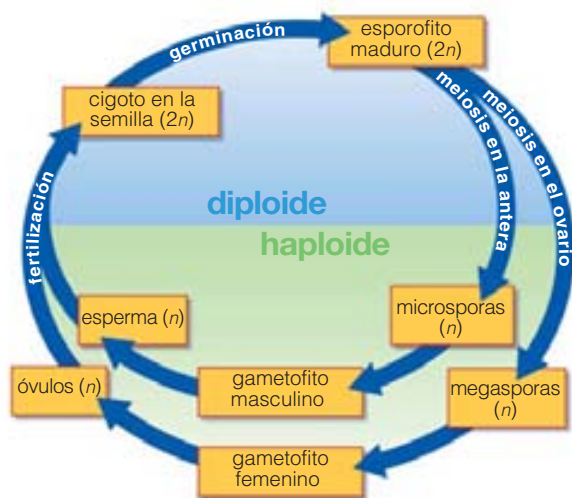
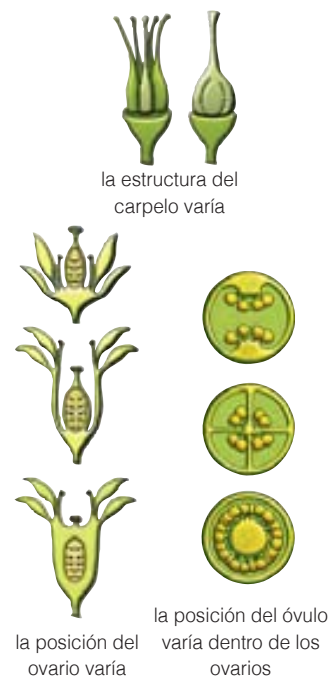
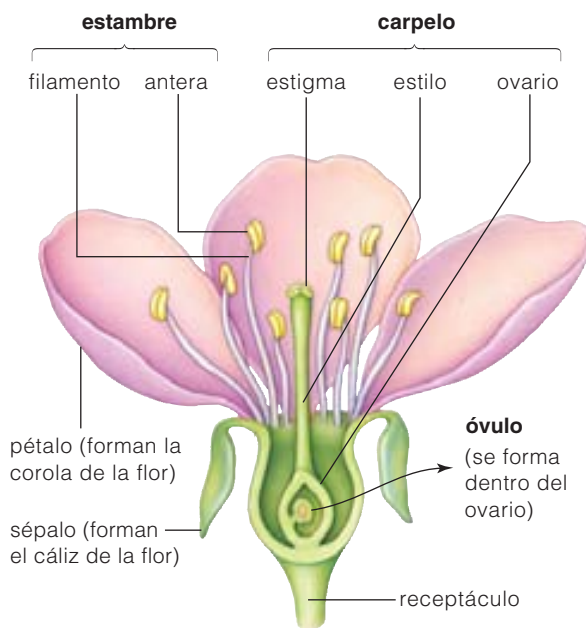


Figura 27.3 Animada El ciclo de vida de una planta con flor típica.

Un arreglo espiral de estambres se forma dentro del verticilo de los pétalos. Los **estambres** son las estructuras que producen los gametofitos masculinos de la planta. En la mayoría de las plantas con flores, los estambres están formados por un filamento delgado con una antera en la punta. Dentro de una antera típica se encuentran cuatro compartimentos alargados llamados sacos de polen. La meiosis de las células diploides en cada uno de los sacos produce esporas haploides con pared. Las esporas se diferencian en granos de polen, los cuales son los gametofitos masculinos inmaduros.



**A** Al igual que muchas flores, el botón de una planta de cereza (*Prunus*) posee varios estambres y un carpelo. Las estructuras que producen los gametofitos masculinos son los estambres, que consisten en anteras productoras de polen en la punta de los delgados filamentos. La estructura que produce los gametofitos femeninos es el carpelo, formado por el estigma, el estilo y el ovario.

Figura 27.2 Animada Anatomía de una flor típica.

**B** La estructura de la flor varía entre las diferentes especies vegetales.



El verticilo interno de las hojas modificadas está plegado y fusionado en **carpelos**, que son las estructuras que producen los gametofitos femeninos de las plantas. Los carpelos también son llamados pistilos. Muchas flores tienen un carpelo; otras tienen varios carpelos, o varios grupos de carpelos, que podrían estar fusionados (figura 27.2B). La región superior de un carpelo es un estigma especializado para atrapar los granos de polen. En general, el estigma descansa en la cima de un pedúnculo delgado llamado estilo. La región inferior y más voluminosa de un carpelo es el **ovario**, que contiene uno o más óvulos. Un **óvulo** es una protuberancia diminuta de tejido dentro del ovario. Una célula en el óvulo produce meiosis y se desarrolla en el gametofito femenino.

Después de la fertilización, se forma un cigoto diploide cuando los gametos femenino y masculino se fusionan dentro del ovario. Después, el óvulo madura en una semilla. El ciclo de vida de la planta se completa cuando la semilla germina para formar un nuevo esporofito maduro (figura 27.3). Volveremos a hablar de la fertilización y el desarrollo de la semilla en secciones posteriores.

## Polinizadores

La reproducción de las plantas con flores involucra la transferencia de polen, por lo general de una planta a otra. Las plantas no pueden moverse para encontrar otro individuo con el cual aparearse, de manera que dependen de otros factores del ambiente para que puedan movilizar el polen hacia ellas. Muchas plantas se polinizan por el viento, el cual es totalmente inespecífico al depositar el polen. Las plantas polinizadas por el viento con frecuencia liberan millones de granos de polen para asegurar que algunos granos lleguen a un estigma receptor.

Otras plantas recurren a la ayuda de polinizadores. Un animal que es atraído a una flor particular de manera frecuente recoge polen en una primera visita, luego lo transfiere a la flor de una planta distinta en una segunda visita. Entre más específica sea la atracción, más eficiente es la transferencia del polen entre plantas de la misma especie. Dada la ventaja selectiva de las características de las flores que atraen a polinizadores específicos, no debe sorprendernos que cerca de 90 por ciento de las plantas con flores hayan coevolucionado con polinizadores animales.

La forma, el patrón, el color y la fragancia de una flor son adaptaciones que atraen a polinizadores animales específicos. Por ejemplo, polinizadores como los murciélagos y las polillas tienen un excelente sentido del olfato y pueden seguir las señales químicas en el aire hasta encontrar la flor que la emite. No todas las flores

**carpelo** Estructura floral reproductiva que produce gametofitos femeninos, un estigma pegajoso o parecido a un cabello, además de un ovario y un estilo.

**estambre** Estructura floral reproductiva que produce gametofitos masculinos; en la mayoría de las plantas consiste en una antera productora de polen en la punta de un filamento.

**flor** Brote reproductivo especializado de una planta angiosperma.

**ovario** En las plantas con flores, base alargada de un carpelo dentro de la cual se forman uno o más óvulos y son fertilizados.

**óvulo** En las plantas productoras de semillas, estructura en la cual se forma un gametofito femenino productor de ovarios que después de la fertilización madura en una semilla.



**Figura 27.4** Conexiones íntimas entre un polinizador y una flor.

**A** Una orquídea cebra imita el aroma de una avispa hembra. La avispa macho rastrea el aroma hacia la flor, entra para copular y levanta la masa roja oscura de tejido en el labio. Los movimientos de la avispa inclinan el labio hacia arriba, el cual cepilla el lomo de la avispa contra el estigma de la flor y el polen.

**B** La hembra de las polillas de Burnet se posa sobre las flores púrpuras (de preferencia las de la escabiosa silvestre) cuando está lista para aparearse. La combinación de colores y patrones atrae a los machos.

tienen un aroma dulce; los olores parecidos a los del estiércol o la carne podrida atraen a los escarabajos y las moscas.

El dulce jugo producido por la flor llamado néctar es la recompensa para un animal que la visita, además de aceites, polen nutritivo o incluso sexo (figura 27.4). El néctar es el único alimento para la mayoría de las mariposas adultas, y es el alimento preferido de los colibríes. Las abejas melíferas colectan el néctar y lo convierten en miel, con la que alimentan a las abejas durante el invierno. El polen es aún más nutritivo, con más proteínas, vitaminas y minerales que el néctar.

Algunas flores tienen especializaciones que evitan la polinización de cualquier tipo, excepto de la especie polinizadora específica. Por ejemplo, el néctar (y el polen) en el fondo de un tubo floral largo sólo podría ser accesible para un insecto con una herramienta de alimentación que se ajustara a la forma y el largo del tubo floral. Una flor que atrae la atención de un animal tiene un polinizador que invierte su tiempo buscando (y polinizando) solamente esas flores. Los polinizadores también se benefician cuando reciben una provisión exclusiva de la recompensa ofrecida por la planta.

### Para repasar en casa ¿Qué son las flores?

- Las flores son ramas reproductivas cortas de los esporofitos. Las diferentes partes de una flor (los sépalos, pétalos, estambres y carpelos) son hojas modificadas.
- Las partes de la flor que producen los gametofitos masculinos son los estambres, los cuales por lo general poseen un filamento con una antera en la punta. El polen se forma dentro de las anteras.
- Las partes florales que producen los gametofitos femeninos son los carpelos, que consisten en un estigma, un estilo y un ovario. Los gametofitos haploides productores de cigotos forman óvulos dentro del ovario.
- La mayor parte de las plantas con flores coevolucionaron con los polinizadores animales. La forma, el patrón, el color y la fragancia de una flor atraen al polinizador que ha coevolucionado con la planta.
- Los polinizadores suelen ser recompensados cuando visitan una flor; por ejemplo, obtienen polen nutritivo o néctar dulce.

## 27.3 Comienza una nueva generación

- En las plantas con flores, la fertilización tiene dos resultados: produce un cigoto y es el inicio de un endospermo.
- Vínculos a Ciclo de vida de las plantas con flores 21.2, Evolución de las plantas productoras de semillas 21.5

La figura 27.5 describe la fase reproductiva del ciclo de vida de una planta con flor.

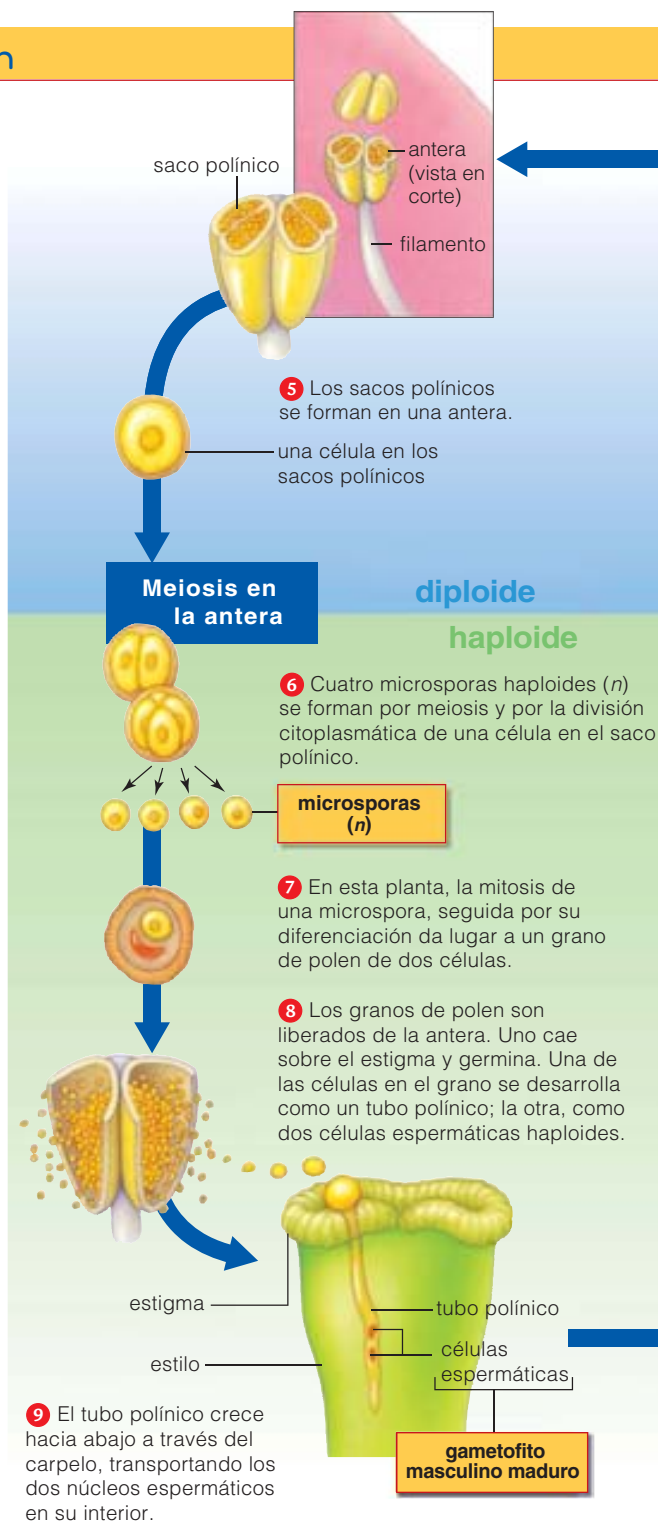
La producción de los gametos femeninos inicia cuando una masa de tejido (el óvulo) comienza a crecer en la pared interna de un ovario 1. Una célula en la parte central de esta masa produce meiosis y división citoplasmática para formar cuatro megasporas haploides 2. La mayoría de las veces, tres de las cuatro megasporas se desintegran. La megaspora restante produce tres rondas de mitosis sin división citoplasmática, y el resultado es una sola célula con ocho núcleos haploides 3. El citoplasma de esta célula se divide de manera no uniforme, originando un saco embrionario de siete células que constituye el gametofito femenino 4. El gametofito está encerrado y protegido por capas de células (integumentos) que se desarrollaron a partir de las capas más externas del óvulo. Una de las células del gametofito, la célula madre del endospermo, tiene dos núcleos ( $n + n$ ). Otra célula es el óvulo.

La producción de gametos masculinos comienza cuando las masas de células diploides productoras de esporas se forman por mitosis dentro de las anteras. Normalmente las paredes se desarrollan alrededor de las masas celulares para formar cuatro sacos polínicos 5. En cada célula dentro de los sacos polínicos ocurre meiosis y división citoplasmática para formar cuatro microsporas haploides 6. La mitosis y la diferenciación de una microspora producen un grano de polen.

Un grano de polen está formado por dos células, una dentro del citoplasma de la otra, encerradas por una cubierta dura 7. La cubierta las protege en su viaje hasta encontrar un óvulo. Después de que se forman, los granos de polen entran en **latencia**, un periodo en que suspenden su metabolismo, antes de ser liberados de la antera cuando los sacos polínicos se rompen 8.

La **polinización** se refiere a la llegada del grano de polen a un estigma receptivo. Las interacciones entre estas dos estructuras hacen que el grano de polen reanude su actividad metabólica. Una de las dos células en el grano de polen desarrolla enseguida un crecimiento tubular conocido como tubo polínico. La otra célula se divide por mitosis y división citoplasmática, produciendo dos células espermáticas o gametos masculinos dentro del tubo polínico. Un tubo polínico junto con sus contenidos de gametos masculinos constituye el gametofito masculino maduro 9.

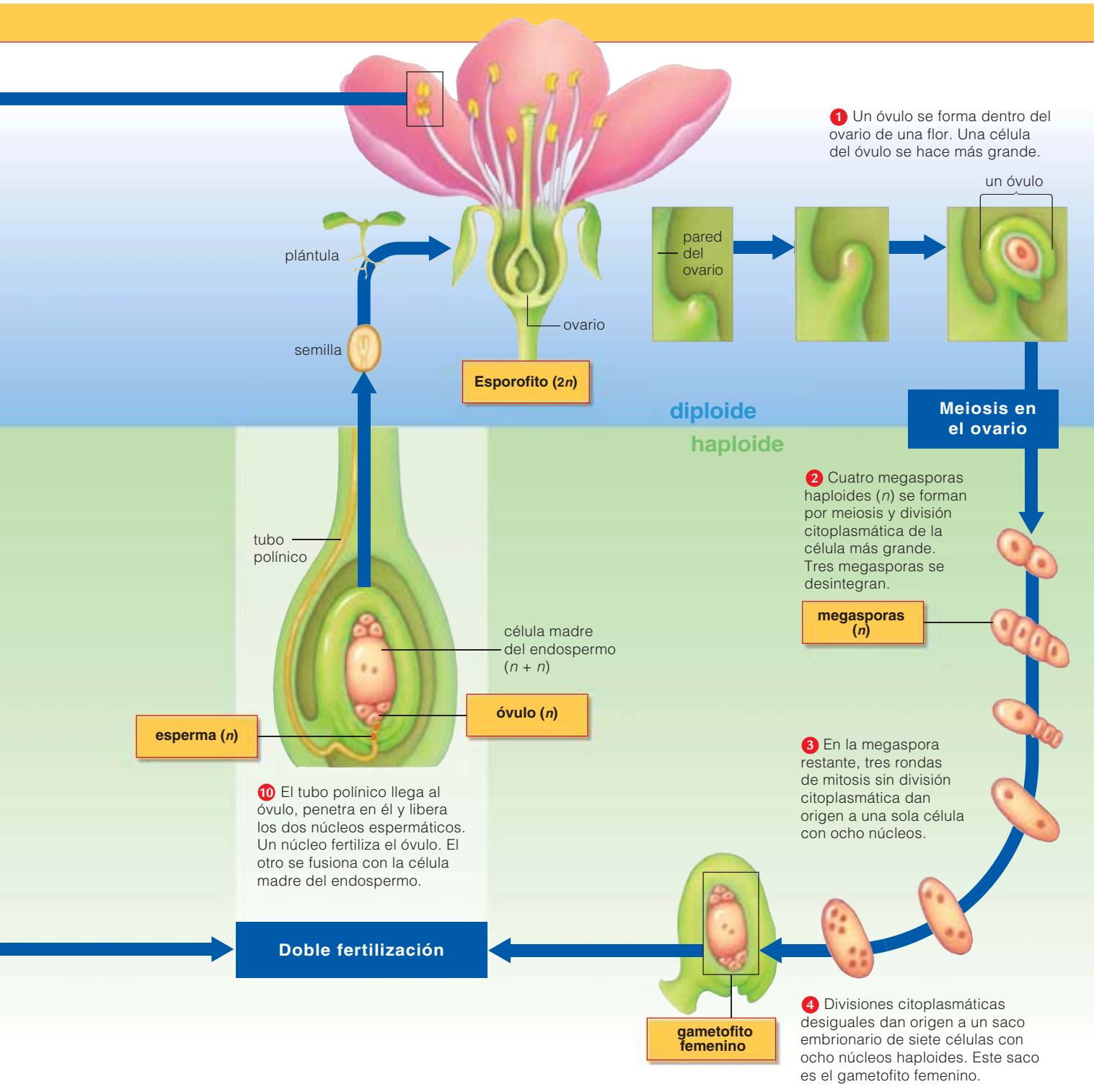
El tubo polínico crece prolongando su punta a lo largo del estilo y a través del ovario, llevando consigo las dos células espermáticas. Las señales químicas secretadas por el gametofito femenino guían el crecimiento del tubo hasta el saco embrionario que se encuentra dentro del óvulo. Muchos tubos polínicos podrían crecer dentro del carpelo, pero por lo general sólo uno de ellos penetra el saco embrionario. Las células espermáticas son liberadas dentro del saco 10. Las plantas con flores realizan una **doble fertilización**: una de las células espermáticas del tubo polínico se fusiona con el óvulo fertilizándolo y se forma un cigoto diploide. La otra se fusiona con la célula



**Figura 27.5 Animada** El ciclo de vida de la cereza (*Prunus*), una dicotiledónea.

» **Adivina:** ¿A partir de qué estructura se origina un grano de polen por mitosis?  
 Respuesta: Una microspora

madre del endospermo, formando una célula triploide ( $3n$ ). Esta célula da lugar a un **endospermo** triploide, un tejido nutritivo que únicamente se forma en las semillas de las plantas con flores. Cuando una semilla germina, el endospermo mantiene el rápido crecimiento de la plántula del esporofito hasta que se forman las hojas verdaderas y da inicio la fotosíntesis.



**doble fertilización** Modo de fertilización en las plantas con flores en el cual una célula espermática se fusiona con el óvulo y la otra se fusiona con la célula madre del endospermo.

**endospermo** Tejido nutritivo en las semillas de las plantas con flores.

**latencia** Periodo en el que se suspende el metabolismo.

**megaspóra** Espora haploide que forma el óvulo de las plantas con semillas; da lugar a un gametofito productor de óvulos.

**microspóra** Espora haploide con pared de las plantas con semillas; da origen a un gametofito productor de esperma.

**polinización** Arribo del polen a un estigma receptivo.

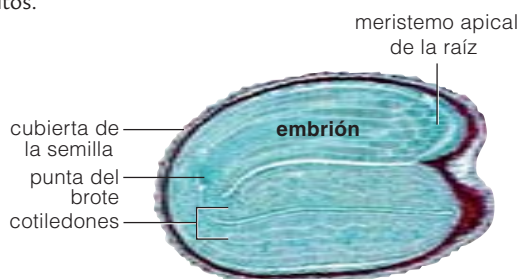
### Para repasar en casa ¿Cómo funciona la reproducción sexual en las plantas con flores?

- Un grano de polen que germina en un estigma receptivo desarrolla un tubo polínico y dos gametos masculinos. Conforme el tubo crece dentro del carpelo y entra al óvulo, lleva los gametos en él.
- La doble fertilización se presenta cuando uno de los gametos masculinos se fusiona con el óvulo y el otro se fusiona con la célula madre del endospermo.



## 27.4 De los cigotos a las semillas y los frutos

- Después de la fertilización, las divisiones celulares mitóticas transforman al cigoto en el esporofito embrionario encerrado en una semilla.
- Conforme los embriones se desarrollan en el interior de los óvulos de las plantas con flores, los tejidos que lo rodean forman los frutos.
- El agua, el viento y los animales dispersan las semillas de los frutos.



**Figura 27.6 Animada** Semilla de bolsa de pastor (*Capsella*), una dicotiledónea.

### Formación del esporofito embrionario

En las plantas con flores, la doble fertilización produce un cigoto y una célula triploide ( $3n$ ). Después de algunas divisiones mitóticas, el cigoto desarrolla un esporofito embrionario, y la célula triploide desarrolla el endospermo.

Conforme se desarrolla el embrión, la planta parental transfiere nutrientes al óvulo. Estos nutrientes se acumulan en el endospermo, principalmente como almidón con algunos lípidos, proteínas y otras moléculas. Cuando el embrión se aproxima a la madurez, las capas de los integumentos del óvulo se separan de la pared del ovario y se convierten en las capas protectoras de la cubierta o testa de la semilla. El esporofito embrionario, su reserva alimenticia y la testa de la semilla ahora forman el óvulo maduro, llamado **semilla** (figura 27.6).

Los nutrientes de las semillas también son nutritivos para los humanos y otros animales. Nosotros cultivamos los cereales como el arroz, el trigo, el centeno, la avena, el maíz y la cebada por el valor nutricional de sus semillas. El embrión (el germen) contiene la mayor cantidad de proteínas y vitaminas de una semilla, y la cubierta de la semilla o cascarilla, contiene mayor proporción de minerales y fibra. Con la molienda se remueve la cascarilla y el germen separándolos del endospermo. El maíz o elote es el cereal más cultivado. Los granos de las "palomitas" de maíz revientan debido al vapor de agua que se forma dentro de su endospermo cuando son calentados; la presión interna aumenta hasta que explota. Los cotiledones de las semillas del frijol y de los chícharos o guisantes son valorados por su contenido de almidón y de proteína; los del café y el cacao, por sus estimulantes.

### Frutos

Las plántulas son alimentadas por los nutrientes del endospermo y de los cotiledones, pero no por los nutrientes de los frutos. Un **fruto** es un ovario maduro, por lo común con tejidos carnosos que se desarrollan a partir de la pared del ovario (figura 27.7). En algunas plantas, los tejidos del fruto se desarrollan a partir de otras partes de la flor, como los pétalos, los sépalos, los estambres o los receptáculos. Las manzanas, naranjas y uvas son conocidas popu-

larmente como frutos, pero el frijol, los guisantes o chícharos, los tomates, los granos, las berenjenas y las calabazas también lo son, aunque les damos el nombre de vegetales o verduras.

Los frutos se clasifican de acuerdo con cómo se originan, a sus tejidos y a su apariencia. Un fruto simple, como una vaina de chícharos o guisantes, de una bellota o de la bolsa de pastor, se deriva a partir de un solo ovario. Las fresas y otros frutos agregados se forman a partir de los ovarios separados de una flor; maduran como una agrupación de frutos. Los frutos múltiples se forman a partir de ovarios fusionados de flores separadas. La piña es un fruto múltiple que se forma a partir de los tejidos de los ovarios fusionados de muchas flores.

Los frutos también se clasifican en términos de los tejidos que incorporan. Los frutos como las bayas están formados únicamente por la pared del ovario y sus contenidos. Distintas partes de la flor, como el receptáculo, se expanden junto con el ovario en los llamados frutos accesorios. Casi toda la parte comestible de una manzana, un fruto accesorio, es un receptáculo alargado.

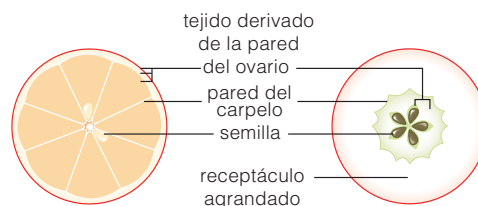
Al clasificar un fruto por su apariencia, lo describimos como jugoso (carnoso) o seco. Las bellotas y los granos (como los del maíz y el trigo) son frutos secos, como también lo son los frutos de los girasoles, los maples y las fresas. Las fresas no son bayas y sus frutos no son jugosos. La parte roja y carnosa de una fresa es un accesorio de los frutos secos superficiales (figura 27.8).

Las bayas, las nueces y las aceitunas son frutos carnosos, como lo son los frutos individuales de las moras y de otras especies de *Rubus*. Las uvas, los tomates y los frutos de los cítricos se consideran como bayas, igual que las calabazas, las sandías y los pepinos. Las manzanas y las peras son conocidas como pomos, en las cuales los tejidos carnosos que se derivan del receptáculo encierran un centro derivado del ovario.

La función de un fruto es proteger y dispersar las semillas. La dispersión incrementa el éxito reproductivo al minimizar la competencia por los recursos entre las plantas parentales y su descendencia. Los frutos son dispersados por organismos móviles como las aves y por agentes abióticos como el viento y el agua en movimiento.

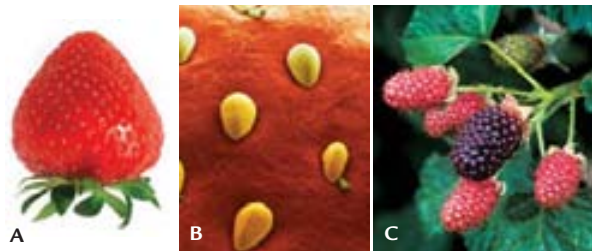


Las adaptaciones a un vector de dispersión específico pueden identificarse a partir de la forma del fruto. Por ejemplo, los frutos dispersados por el agua tienen capas externas repelentes al agua. Los frutos de las salvias nativas de las marismas del territorio estadounidense poseen semillas encerradas en una especie de cubierta en forma de vejiga que los hace flotar (*arriba*). Los frutos de la palma de coco poseen cáscaras gruesas y duras que pueden flotar por miles de millas marinas.



**Figura 27.7** Partes de un fruto que se desarrolla a partir de las estructuras de una flor. *Izquierda*, los tejidos de una naranja (*Citrus*) se desarrollan a partir de la pared del ovario. *Derecha*, la parte carnosa de una manzana (*Malus*) es un receptáculo alargado.

➤ **Adivina:** ¿Cuántos carpelos hubo en la flor que dio origen a esta naranja? Respuesta: Ocho



**Figura 27.8** Frutos agregados. **A** Una fresa (*Fragaria*) no es una baya. Los carpelos de la flor se voltean conforme se desarrollan los frutos. La parte carnososa roja y jugosa es un receptáculo floral expandido; las "semillas" duras de la superficie son los frutos secos individuales **B**.

**C** Las moras y otras especies de *Rubus* no se consideran bayas. Cada uno es un agregado de muchos frutos carnosos que contienen una sola semilla.



Los frutos dispersados por el viento suelen ser ligeros y cuentan con especializaciones para ser acarreados por las brisas. Por ejemplo, parte de un fruto de maple es una extensión seca y alada de la pared del ovario (*izquierda*). El fruto se rompe en dos cuando cae del árbol. Cuando las mitades caen al suelo, el viento sopla las alas y hace girar a las semillas arrastrándolas lejos. Los frutos plumosos como el cardo, el bigote de gato, el diente de león y el algodoncillo pueden ser arrastrados por el viento a una distancia de 10 km lejos de la planta parental.



Los frutos del cadillo (*izquierda*), del trébol carretilla y de muchas otras plantas tienen ganchos o espinas que los adhieren a las plumas, las patas y el pelaje (o la ropa) de especies móviles. Los frutos de vainas secas de plantas como la adormidera de California expulsan sus semillas al aire cuando explosivamente se abren.

El color, la carnosidad y la fragancia de los frutos atraen a los animales que dispersan sus semillas. Los animales pueden comer el fruto y descartar las semillas, o comer las semillas junto con el fruto. La abrasión de la cubierta de la semilla por enzimas digestivas en el intestino de los animales puede facilitar la germinación de las semillas después de salir en las heces.

**fruto** Ovario maduro, en algunos casos con partes accesorias, de una planta con flor.

**semilla** Esporofito embrionario de una planta con semilla empaquetado con tejido nutritivo dentro de una cubierta protectora.

### Para repasar en casa ¿Cómo se desarrollan las semillas y los frutos?

- Después de la fertilización, el cigoto se desarrolla en un embrión, el endospermo se enriquece con nutrientes y los integumentos del óvulo desarrollan la cubierta de la semilla.
- Una semilla es un óvulo maduro. Contiene el esporofito embrionario.
- Un fruto es un ovario maduro, con o sin tejidos accesorios, que se desarrolla a partir de otras partes de la flor.
- La función del fruto es dispersar las semillas. Las especializaciones de un fruto son adaptaciones a vectores de dispersión particulares.

- La reproducción asexual permite que las plantas produzcan rápidamente descendencia genéticamente idéntica.
- ◀ Vínculos a Clonación 8.7, Reproducción asexual y reproducción sexual 12.2, Meiosis 12.3, Aneuploidía 14.6, Especiación por poliploidía en las plantas 17.12, Tallos modificados 25.8

La mayoría de las plantas con flores puede reproducirse de manera asexual por medio de **reproducción vegetativa**, un proceso en el cual nuevas raíces y nuevos brotes crecen a partir de extensiones o partes separadas de una planta original. Cada nueva planta es un clon de la planta madre. La planta más antigua conocida es un clon: la primera y única población de lomatia real (*Lomatia tasmanica*), la cual consta de varios cientos de tallos que crecen a lo largo de 1.2 km de una hondonada en Tasmania. La datación radiométrica de la cama de hojas fosilizadas de la planta muestra que la lomatia tiene 43 600 años de edad, de modo que es anterior a la última glaciación. Esta antigua *Lomatia* es triploide. Con tres juegos de cromosomas, es estéril, de modo que sólo puede reproducirse asexualmente. ¿Por qué? Porque durante la meiosis un número impar de juegos cromosómicos no se puede dividir de manera equitativa entre los dos polos del huso. Si la meiosis no falla totalmente, la segregación desigual de los cromosomas produce una descendencia aneuploide, que rara vez sobrevive.



La lomatia real probablemente surgió por algún evento genético aleatorio. Muchos tipos de plantas se reproducen asexualmente cuando nuevas raíces y nuevos brotes emergen de una planta existente (*recuadro*). Durante miles de años los humanos han aprovechado la capacidad natural de las plantas para reproducirse de manera asexual. Casi todas las plantas domésticas, ornamentales leñosas y los árboles de los huertos son clones que han crecido a partir de los fragmentos del tallo (esquejes) de una planta madre. Otras plantas son injertadas. Injertar significa inducir la fusión de un esqueje con los tejidos de otra planta. Por lo común, el tallo de una planta de interés es sobrepuesto o integrado en el "pie" de otro esqueje más resistente y duro que contiene las raíces. Por ejemplo, los vinicultores franceses injertan los tallos de plantas selectas de la vid en las raíces de las enredaderas americanas que son resistentes a los insectos.

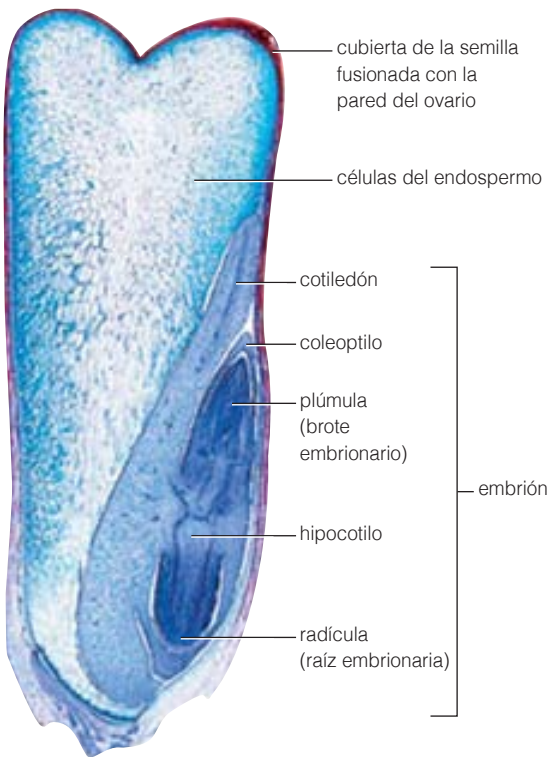
Una planta completa podría ser clonada a partir de una sola célula a través de la **propagación por cultivo de tejidos**, en que una célula somática es inducida a dividirse y formar un embrión. Esta técnica se usa en la actualidad para mejorar los cultivos alimenticios y para propagar plantas ornamentales raras como las orquídeas.

**propagación por cultivo de tejidos** Método de laboratorio en el cual las células somáticas son inducidas a dividirse y formar un embrión.

**reproducción vegetativa** Crecimiento de nuevas raíces y nuevos brotes a partir de extensiones o fragmentos de una planta madre; forma de reproducción asexual de las plantas.

### Para repasar en casa ¿Cómo se reproducen asexualmente las plantas?

- Muchas plantas se propagan asexualmente cuando nuevos brotes crecen a partir de una planta madre o fragmentos de ella. A los descendientes de esta reproducción vegetativa se les llama clones.
- Los humanos propagan plantas asexualmente para la agricultura o con fines de investigación por medio de injertos, cultivo de tejidos u otros métodos.



**Figura 27.9** Anatomía de una semilla de maíz (*Zea mays*).

Durante la germinación, se reanuda la división celular principalmente en los meristemas apicales de la plúmula (brote embrionario) y la radícula (raíz embrionaria). Una plúmula consiste en un meristemo apical y dos hojas diminutas. En los pastos como el maíz, el crecimiento de esta estructura delicada a través del suelo es protegido por la vaina del coleoptilo (**figura 27.10**).

- Además de tener una base genética, el desarrollo en las plantas también está influido por el ambiente.
- ◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3, Control génico 10.2, Meristemas 25.2

¿Qué le sucede a una semilla después de que ha sido dispersada de su planta parental? Una planta completa con meristemas de brotes y raíces apicales es formada como parte de la semilla (**figura 27.9**). De manera típica, una semilla se seca conforme madura. Mientras se seca, las células del embrión detienen su división, de tal forma que el embrión entra en latencia. Un embrión puede permanecer latente dentro de la cubierta protectora de la semilla por muchos años antes de que reanude su actividad metabólica. La reanudación del desarrollo del esporofito embrionario después de una etapa de latencia, se le conoce como proceso de **germinación**. Los embriones de las dicotiledóneas transfieren los nutrientes del endospermo a sus dos cotiledones antes de la germinación; los embriones de las monocotiledóneas recurren a los nutrientes del endospermo solamente después de que la semilla germina.

El proceso de germinación comienza con la absorción de agua por la semilla. El agua activa enzimas hidrolíticas que degradan los almidones almacenados en azúcares (sección 3.3). Conforme los tejidos de la semilla se hidratan, la cubierta de la semilla se rompe y el oxígeno se difunde dentro de los tejidos internos de la semilla. Las células del meristemo del embrión usan los azúcares y el oxígeno para realizar respiración aerobia a la par que comienza a dividirse rápidamente y la planta embrionaria comienza a crecer. La germinación finaliza cuando la primera parte del embrión (la raíz embrionaria o radícula) rompe la testa de la semilla.

La latencia de la semilla es una adaptación específica al clima que permite que la germinación ocurra cuando las condiciones

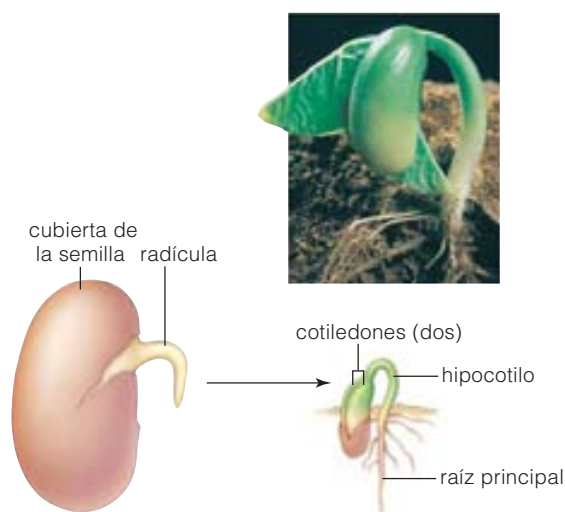


**A** Después de que un grano (semilla) de maíz germina, emergen su radícula y su coleoptilo. La radícula se desarrolla en la raíz primaria. El coleoptilo crece hacia arriba y abre un canal en el suelo rumbo a la superficie, en donde detiene su crecimiento.

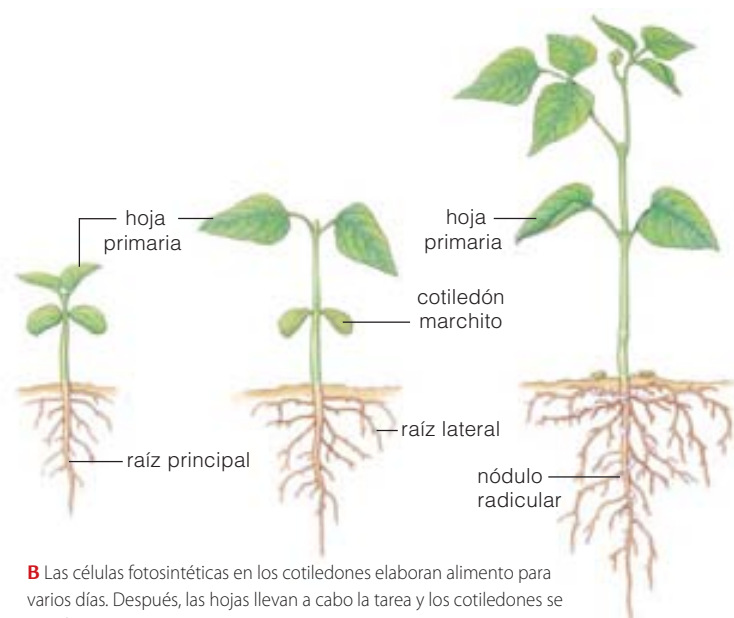
**B** La plúmula desarrolla el brote primario de la plántula, el cual empuja a través del coleoptilo y comienza la fotosíntesis. En las plantas de maíz, las raíces adventicias que se desarrollan a partir del tallo proporcionan soporte adicional para el rápido crecimiento de la planta.

**Figura 27.10 Animada** Crecimiento temprano de una monocotiledónea típica, maíz (*Zea mays*).





**A** Después de que germina una semilla de frijol, su radícula emerge y se dobla tomando la forma de un gancho. La luz solar causa que el hipocotilo se enderece, impulsando a los cotiledones hacia la superficie del suelo.



**B** Las células fotosintéticas en los cotiledones elaboran alimento para varios días. Después, las hojas llevan a cabo la tarea y los cotiledones se marchitan y caen.

**Figura 27.11 Animada** Crecimiento temprano de una dicotiledónea típica, el frijol común (*Phaseolus vulgaris*).

ambientales sean más favorables para apoyar el crecimiento de una plántula. Por ejemplo, las semillas de muchas plantas anuales nativas de las regiones de inviernos fríos se dispersan en otoño. Si las semillas germinaran inmediatamente, las plántulas aún frágiles no sobrevivirían el invierno. De este modo, las semillas permanecen latentes hasta la primavera, cuando la temperatura y las horas de luz al día son más favorables para el crecimiento de la semilla. Por el contrario, el clima en las regiones ecuatoriales no varía estacionalmente. Las semillas de la mayoría de las plantas nativas de estas regiones no entran en latencia; germinan tan pronto como maduran.

¿Cómo “sabe” un esporofito embrionario latente cuándo germinar? La manera de activarlos, además de la presencia del agua, difiere en cada especie, y todo tiene una base genética. Por ejemplo, algunas testas de semillas son tan gruesas que deben ser escarificadas o rotas (cuando se muerden) antes de que el agua pueda entrar a la semilla. Las semillas de muchas plantas de climas fríos requieren la exposición a las temperaturas de congelación; las de las especies de lechugas deben exponerse a la luz brillante. La germinación de las semillas de la adormidera de California y de otras especies de flores silvestres, nativas de las regiones que sufren periodos de incendios naturales, es inhibida por la luz, pero inducida por el humo. Las semillas de otras especies nativas de estas regiones no germinan sino hasta después de ser quemadas.

Los requerimientos de la germinación son adaptaciones evolutivas a la vida de un ambiente en particular. Todas estas adaptaciones tratan de maximizar la oportunidad de que la plántula sobreviva, por ejemplo asegurando que las semillas germinen en el momento en que la competencia con las plantas ya establecidas sea mínima.

**germinación** Reanudación del crecimiento después de una etapa de latencia.

## Desarrollo de la planta

La germinación es el primer paso en el desarrollo de la planta. Conforme el esporofito crece y madura, sus tejidos y órganos se desarrollan en patrones característicos. Las hojas adquieren formas y tamaños predecibles, los tallos y las raíces se alargan y engrosan, las flores se producen en ciertos periodos del año, y así sucesivamente. Estos patrones son el resultado de la expresión génica y también tienen un componente ambiental. Como aprenderás en la siguiente sección, la expresión génica en las plantas se regula por medio de hormonas y otras moléculas de señalización, de manera similar a lo que sucede en los animales.

El patrón del crecimiento temprano que ocurre después de la germinación varía de acuerdo con la especie. Las figuras 27.10 y 27.11 muestran dos ejemplos. El desarrollo incluye el crecimiento, el cual es un incremento en el número y el tamaño de las células. En las plantas, el crecimiento se da principalmente en la dirección de la división celular, la cual se lleva a cabo en forma mayoritaria en los meristemos. Detrás de los meristemos, las células se diferencian y forman tejidos especializados. Sin embargo, en contraste con la diferenciación celular en los animales, la diferenciación celular en las plantas puede ser reversible, como cuando brotes o raíces nuevas emergen de un tallo maduro.

### Para repasar en casa ¿Qué es el desarrollo vegetal?

- En las plantas, el desarrollo incluye el crecimiento y la diferenciación, dando como resultado la formación de los tejidos y los órganos vegetales en patrones predecibles.
- La germinación y otras etapas en el desarrollo vegetal son el resultado de la expresión génica y de la influencia ambiental.

- › El desarrollo depende de la comunicación de célula a célula, que es mediada por hormonas vegetales.
- ◀ Vínculos a Factores de transcripción 10.2, Comunicación celular en el desarrollo animal 10.3, Función de los estomas 26.5

### Hormonas vegetales

El desarrollo vegetal depende de la coordinación extensiva entre células individuales, como sucede en los animales. Una planta es todo un organismo, no sólo un conjunto de células, por lo cual se desarrolla como una unidad. Las células en diferentes partes de una planta coordinan sus actividades comunicándose entre sí. Esta comunicación permite, por ejemplo, que las raíces y los brotes puedan activar su crecimiento al mismo tiempo.

Las células vegetales utilizan **hormonas** para comunicarse entre sí. Las hormonas vegetales estimulan o inhiben el desarrollo, incluyendo el crecimiento. Los estímulos ambientales, como la disponibilidad de agua, la duración de la noche, la temperatura y la gravedad, influyen sobre las plantas para disparar la producción y la dispersión de hormonas. Cuando una hormona vegetal se liga a una célula, puede modificar su expresión génica, cambiar las concentraciones de soluto, afectar la actividad enzimática o activar otras moléculas en el citoplasma. Cinco tipos de hormonas vegetales (giberelinas, auxinas, ácido abscísico, citocininas y etileno) interactúan en el desarrollo vegetal (tabla 27.1).

**Giberelinas** El crecimiento y otros procesos de desarrollo en todas las plantas con flores, gimnospermas, musgos, helechos y algunos hongos son regulados parcialmente por las **giberelinas**. Estas hormonas inducen división y elongación celular en el tejido del tallo; de esta manera, inducen el alargamiento entre los nodos. Este efecto puede demostrarse aplicando giberelina a las hojas de las plantas jóvenes (figura 27.12). Los tallos cortos de las plantas de guisante enanas de Mendel (sección 13.3) se producen como resultado de una mutación que reduce la tasa de síntesis de giberelina en estas plantas. Las giberelinas también participan en el rompimiento de la latencia de las semillas, en la germinación de las semillas y, en algunas plantas, en la floración.

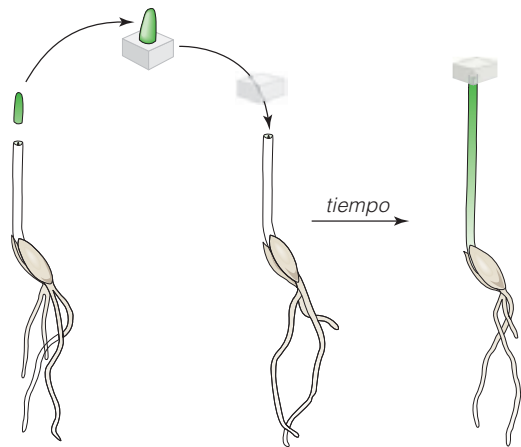
**Auxinas** Las **auxinas** son hormonas vegetales que inducen la división y la elongación celular. Sus efectos dependen del tejido blanco. Las auxinas que se producen en los meristemos apicales inducen la elongación de los brotes (figura 27.13). También inducen la división celular y la diferenciación en el cambium vascular, el desarrollo del fruto en los ovarios y en la formación de raíces laterales en las raíces. También poseen efectos inhibitorios. Por ejemplo, la auxina que se produce en un brote apical inhibe el crecimiento de las yemas laterales que se encuentran a lo largo de un tallo en crecimiento, un efecto que se conoce como dominancia apical. Es una práctica común que los jardineros eliminen los brotes apicales para hacer que una planta tome la forma de arbusto. Al quitar los ápices se impide el flujo de auxinas en el tallo principal, de modo que las yemas laterales pueden generar ramas. Las auxinas también inhiben la abscisión, que es la caída de hojas, flores y frutos de la planta.



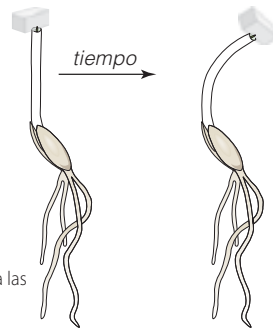
**Figura 27.12** Efecto de las giberelinas. Las tres plantas de col más altas fueron tratadas con giberelinas. Las dos plantas cortas al frente de la escalera no fueron tratadas.

**Tabla 27.1** Las principales hormonas vegetales y algunos de sus efectos

Hormona	Fuente primaria	Efecto	Sitio de efecto
Giberelinas	Punta del tallo, hojas jóvenes	Estimula la división celular, elongación	Internodo del tallo
	Embrión	Estimula la germinación	Semilla
	Embrión (pastos)	Estimula la hidrólisis del almidón	Endospermo
Auxinas	Extremo del tallo, hojas jóvenes	Estimula la elongación celular	Tejidos en crecimiento
		Inicia la formación de raíces laterales	Raíces
		Inhibe el crecimiento (dominancia apical)	Yemas laterales
		Estimula la diferenciación del xilema	Cambium
	Inhibe la abscisión	Hojas, frutos	
Embriones en desarrollo	Estimula el desarrollo del fruto	Ovario	
Ácido abscísico	Hojas	Cierre de estomas	Células oclusivas
	Óvulo	Estimula la formación de yemas latentes Inhibe la germinación	Extremo del tallo Cubierta de la semilla
Citocininas	Punta de la raíz	Estimula la división celular	Punta del tallo, yemas laterales
		Inhibe la senescencia (envejecimiento)	Hojas
Etileno	Tejido dañado o envejecido	Inhibe la elongación celular	Tallo



**A** Un coleoptilo detiene el crecimiento después que se elimina su punta productora de auxinas. Un bloque de agar que absorbe auxinas de la punta aislada puede estimular a que un coleoptilo sin punta reanude su crecimiento.



**B** Si un bloque de agar que contiene auxinas es colocado en un lado de la punta cortada, el coleoptilo continuará creciendo, pero se doblará conforme crece.

### Figura 27.13 Animada

Un coleoptilo se alarga en respuesta a las auxinas producidas en su punta.

**Ácido abscísico** El **ácido abscísico (ABA)** es una hormona vegetal que fue mal nombrada; inhibe el crecimiento y en realidad tiene muy poco que ver con la abscisión. El ABA es parte de una respuesta al estrés que causa que los estomas se cierren, como aprendiste en la sección 26.5. También diverge los productos fotosintéticos desde las hojas hasta las semillas, un efecto que prosigue a los efectos estimulantes del crecimiento de otras hormonas cuando finaliza la estación de crecimiento. El ABA es responsable de la inhibición de la germinación de la semilla en algunas especies, como la manzana. Las semillas de la manzana no germinan antes de que la mayor cantidad de ABA que contienen se degrade a causa de un periodo prolongado de condiciones húmedas y frías.

**Citocininas** Las **citocininas** vegetales se forman en las raíces y viajan por el xilema hacia los brotes, en donde inducen la división celular de los meristemos apicales. Estas hormonas también liberan a las yemas laterales de la dominancia apical e inhiben el proceso

**ácido abscísico** Hormona vegetal que estimula el cierre y la apertura de los estomas en respuesta al estrés por falta de agua; induce la latencia en las yemas y las semillas.

**auxina** Hormona vegetal que estimula la división celular y la elongación.

**citocinina** Hormona vegetal que promueve la división celular. Libera las yemas laterales de la dominancia apical.

**etileno** Hormona vegetal gaseosa que inhibe la división celular en los tallos y las raíces; también promueve la maduración del fruto.

**giberelina** Hormona vegetal; induce la elongación del tallo, ayuda a romper la latencia de las semillas. Participa en la floración de algunas especies.

**hormona** Molécula de señalización que es liberada al cuerpo por un tipo de célula y que altera la actividad de otras células.

### Tabla 27.2 Algunos usos comerciales de las hormonas vegetales

**Giberelinas** Aumentan el tamaño del fruto; retardan la maduración del fruto de los cítricos.

**Auxinas sintéticas** Promueven la formación de la raíz en los esquejes; inducen la producción de frutos sin semilla antes de la polinización; mantienen los frutos maduros en los árboles hasta el tiempo de cosecha; son utilizadas como herbicidas.

**ABA** Induce al stock del vivero a entrar en latencia antes de su embarque para minimizar daños durante el manejo.

**Citocininas** Propagación de cultivo de tejidos; prolonga la vida de anaquel de las flores cortadas.

**Etileno** Permite el envío de frutos verdes, todavía duros (minimiza el daño y la pudrición). La aplicación de dióxido de carbono detiene la maduración del fruto en tránsito hacia el mercado, luego se aplica etileno para madurar rápidamente la fruta distribuida.

de envejecimiento de las hojas. Las citocininas señalan a los brotes que las raíces están sanas y activas. Cuando las raíces dejan de crecer, se detiene la producción de citocininas, de forma que el crecimiento se vuelve lento y las hojas comienzan a deteriorarse.

**Etileno** La única hormona gaseosa, el **etileno**, es producido por células que han sido dañadas. También se produce en el otoño en las plantas deciduas, o al final del ciclo de vida como parte del proceso normal de envejecimiento de la planta. El etileno inhibe la división celular en los tallos y en las raíces. También induce que los frutos y las hojas maduren y se caigan. Suele ser utilizado para madurar los frutos de manera artificial permitiendo que se cosechen cuando todavía están verdes (tabla 27.2).

### Otras moléculas de señalización

Como ya sabemos, otras moléculas señalizadoras tienen participación en varios aspectos del desarrollo vegetal. Por ejemplo, los brassinosteroides estimulan la división y la elongación celular, de tal modo que en su ausencia los tallos permanecen cortos. Los jasmonatos derivados de los ácidos grasos interactúan con otras hormonas para inhibir la germinación y el crecimiento de la raíz, y en la defensa de los tejidos. La proteína FT es parte de una ruta de señalización en la formación de la flor. El ácido salicílico, una molécula similar a la aspirina, interactúa con el óxido nítrico para regular la transcripción de algunos productos génicos que ayudan a las plantas a resistir el ataque por patógenos. La sistemina es un polipéptido que se forma cuando los insectos se alimentan de los tejidos vegetales; induce la transcripción de genes que codifican toxinas contra los insectos.

### Para repasar en casa ¿Cómo es controlado el desarrollo por las plantas?

- Las hormonas vegetales son moléculas de señalización que afectan el desarrollo vegetal.
- Las cinco clases principales de hormonas vegetales son las giberelinas, las auxinas, el ácido abscísico, las citocininas y el etileno.
- Las interacciones entre hormonas y otro tipo de moléculas señalizadoras estimulan o inhiben la división celular, la elongación, la diferenciación y otros procesos.



- › Las plantas alteran el crecimiento en respuesta al estímulo ambiental. Las hormonas suelen formar parte de este efecto.
- ◀ Vínculos a Plástidos 4.9, Citoesqueleto 4.10, Pigmentos 6.2

Las plantas responden al estímulo ambiental ajustando el crecimiento de las raíces y de los brotes. Estas respuestas se conocen como tropismos y suelen estar mediadas por las hormonas. Por ejemplo, una raíz o un tallo se doblan debido a las diferencias en la concentración de auxinas. La auxina que se acumula en las células del lado de un tallo causa que estas células se alarguen más que las células del otro lado (figura 27.13B). El resultado es que los tallos se doblan por el lado contrario a donde hay más cantidad de auxina. La auxina tiene un efecto opuesto en las raíces: inhibe la elongación de las células de la raíz. Por lo tanto, una raíz en crecimiento se dobla hacia el lado que contiene más auxina.

**Respuestas a la gravedad** Cuando una semilla germina, su raíz principal siempre crece hacia abajo, y su tallo primario siempre crece hacia arriba. Aun si una plántula es volteada hacia abajo después de la germinación, la raíz principal y el brote se curvarán, de modo que la raíz crece hacia abajo y el tallo hacia arriba (figura 27.14). Cualquier respuesta de crecimiento a la gravedad se llama **geotropismo**.

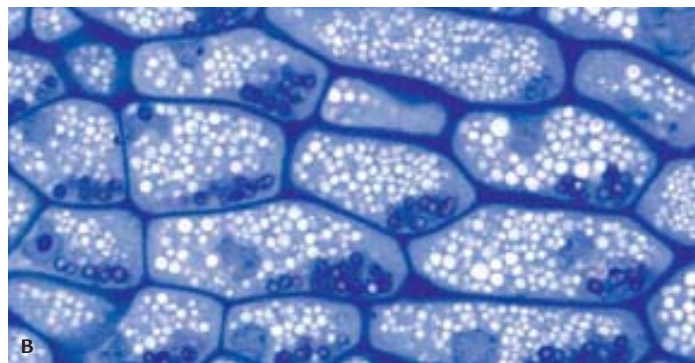
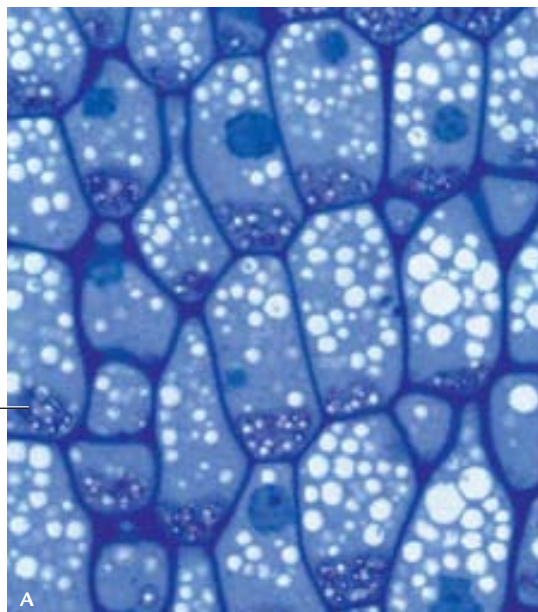
Los mecanismos de percepción de la gravedad de muchos organismos están basados en estatolitos. Los estatolitos vegetales son plástidos repletos de gránulos de almidón densos dentro de las células de la cápsula de la raíz, y también en células especializadas que se localizan en la periferia de los tejidos vasculares en el tallo. Los gránulos de almidón son más pesados que el citoplasma, por lo que los estatolitos tienden a depositarse en la región más baja de la célula, cualquiera que ésta sea (figura 27.15). El cambio causa que la auxina se redistribuya hacia la parte que ve hacia abajo tanto en las raíces como en los tallos.



**Figura 27.14 Animada** Geotropismo. **A** Sin importar cómo se oriente una semilla de maíz en el suelo, la raíz principal de la plántula crece hacia abajo y su tallo primario crece hacia arriba.

**B** Después de su germinación, estas plántulas giraron 90° en sentido contrario a las manecillas del reloj. La planta se ajusta al cambio en la redistribución de auxinas y la dirección del crecimiento cambia. **C** En presencia de inhibidores del transporte de auxinas, las plántulas no pueden ajustar su dirección de crecimiento después de una rotación de 90°. Las mutaciones en los genes que codifican para proteínas de transporte de auxinas tienen el mismo efecto.

**Respuestas a la luz** El flujo de luz que proviene de una sola dirección logra que un tallo se curve hacia su fuente. Esta respuesta, el **fototropismo**, orienta ciertas partes de la planta en la dirección que maximiza la cantidad de luz interceptada por sus células fotosintéticas. El fototropismo en las plantas ocurre en respuesta a la luz azul. Los pigmentos no fotosintéticos conocidos como fototropinas absorben la luz azul y usan su energía para



**Figura 27.15 Animada** Gravedad, estatolitos y auxina.

**A** Esta micrografía muestra estatolitos pesados empaquetados de almidón y depositados en la zona inferior de las células que sienten la gravedad en la cápsula de una raíz de maíz.

**B** Esta micrografía se tomó 10 minutos después de que la raíz en **A** se girara 90°. Los estatolitos se están depositando en la nueva "zona inferior" de las células.

›› **Adivina:** ¿En qué dirección fue girada esta raíz?  
 Respuesta: En contra de las manecillas del reloj

estatolitos —



**A** La luz del sol incide únicamente en un lado del coleoptilo. **B** Se produce más cantidad de auxina en el lado sombreado, de modo que las células de ese lado se alargan más rápido.

**Figura 27.16 Animada** Fototropismo. Las diferencias en la elongación celular mediada por la cantidad de auxinas entre dos lados de un coleoptilo inducen el curvamiento del tallo hacia la fuente de luz. La foto del lado derecho muestra la respuesta fototrópica de un trébol (*Oxalis*) en floración.

iniciar una cascada de señales intracelulares. El efecto último de esta cascada es que se produce más auxina en el lado más oscuro de un tallo o coleoptilo. Como resultado, las células del lado oscurecido se alargan más rápido que las células del lado iluminado. Las diferencias en las tasas de crecimiento entre las células en los lados opuestos de un tallo o coleoptilo provocan que toda la estructura se curve hacia la luz (figura 27.16).

En una respuesta llamada **seguimiento solar**, una hoja o una flor cambian de posición en respuesta al cambio de ángulo del sol durante el día. El mecanismo de seguimiento solar no está bien entendido, pero podría ser similar al fototropismo porque se ha observado que coincide con el crecimiento diferencial de los tallos, y ello también ocurre en respuesta a la luz azul.

**Respuestas al contacto** El contacto de una planta con un objeto podría resultar en un cambio en la dirección de su crecimiento, una respuesta llamada **tigmotropismo** (en griego, *tigma* significa tocar). El mecanismo que origina esta respuesta no está



bien entendido, pero involucra iones calcio y los productos de al menos cinco genes que se llaman *TOUCH* (del inglés "tocar").

Podemos apreciar el tigmotropismo cuando la extensión de una enredadera toca un objeto (recuadro). Las células cercanas al área de contacto dejan de alargarse, y las células del lado opuesto del tallo siguen alargándose. Las tasas de crecimiento desigual de las células en los

**fototropismo** Cambio en la dirección del movimiento celular o el crecimiento en respuesta a la fuente de luz.

**geotropismo** Crecimiento vegetal direccional influido por la gravedad.

**seguimiento solar** Partes de una planta que cambian de posición en respuesta al cambio de ángulo del sol durante el día.

**tigmotropismo** Crecimiento direccional de una planta en respuesta al contacto con un objeto sólido.



lados opuestos del tallo hacen que se enrollen alrededor del objeto. Un mecanismo similar hace que las raíces crezcan lejos del contacto, como si tuvieran la capacidad de sentir el camino entre las rocas y otros objetos infranqueables en el suelo. El estrés mecánico, así como la exposición al viento, inhibe el alargamiento del tallo en una respuesta relacionada con el tigmotropismo (figura 27.17).



**Figura 27.17** Efecto del estrés mecánico en plantas de tomate. **A** Esta planta de control no se sacudió. **B** Cada día, durante 28 días, esta planta fue sacudida mecánicamente por 30 segundos. **C** Esta planta tuvo dos sacudidas por día.

### Para repasar en casa ¿Cómo responden las plantas a su ambiente?

- Las plantas ajustan la dirección y la tasa de crecimiento por medio de hormonas vegetales. Ajustan la dirección y la velocidad de crecimiento en respuesta a la gravedad, la luz, el contacto, el estrés mecánico y otros estímulos ambientales.

## 27.9 Percepción de cambios ambientales recurrentes

- Los cambios estacionales en la temperatura, la luz y la duración de la noche inducen cambios estacionales en el desarrollo vegetal.
- Vínculos a Fotosíntesis 6.5 y 6.7, Expresión génica 9.2 y 10.2, Genes maestros en la floración 10.4

### Relojes biológicos

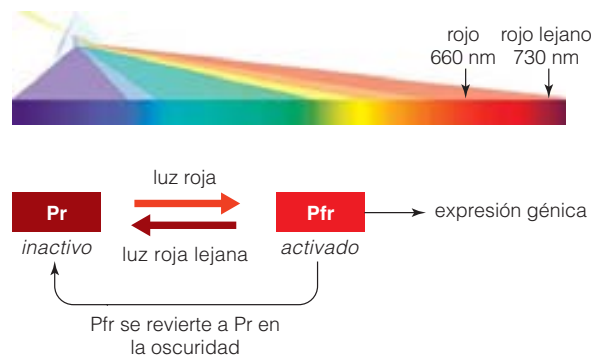
La mayoría de los organismos tienen un **reloj biológico**, el cual es un mecanismo interno que gobierna la sincronización de los ciclos rítmicos de actividad. Por ejemplo, las hojas de una planta de frijol se mantienen en posición horizontal durante el día, pero se “cierran” y se aproximan al tallo durante la noche. Una planta expuesta a luz u oscuridad constantes por algunos días continuará moviendo sus hojas dentro y fuera de la posición de “dormir” al amanecer y al atardecer (figura 27.18). La respuesta podría ayudar a reducir la pérdida del calor por la noche, cuando el aire se enfría, y de este modo mantener la temperatura interna de la planta.

Los movimientos rítmicos de las hojas de una planta de frijol son un ejemplo del **ritmo circadiano**, el cual es un ciclo de actividad biológica que inicia de nuevo aproximadamente cada 24 horas. Circadiano significa “alrededor de un día”. Mecanismos similares provocan que las flores de algunas plantas se abran en ciertos periodos del día. Por ejemplo, las flores de muchas plantas polinizadas por murciélagos se abren, secretan néctar y liberan fragancias sólo en la noche. Cerrar las flores de manera periódica protege las partes reproductoras delicadas cuando la probabilidad de polinización es más baja.

### Ajuste del reloj

De la misma manera que un reloj mecánico, un reloj biológico puede ser restablecido. La luz del sol restablece los relojes biológicos de las plantas al activar o desactivar a los fotorreceptores llamados **fitocromos**. Estos pigmentos verde-azules absorben la luz roja en 660 nanómetros y la luz roja lejana en 730 nanómetros. Las cantidades relativas de estas longitudes de onda de la luz solar que alcanza un ambiente dado varían durante el día y la estación. La luz roja hace que los fitocromos cambien de una forma inactiva a una forma activa. La luz roja lejana los regresa a su forma inactiva (figura 27.19).

Los fitocromos activos inducen la transcripción de muchos genes, incluyendo algunos de los componentes de la rubisco, del



**Figura 27.19 Animada** Fitocromos. La luz roja cambia la estructura de un fitocromo de una forma inactiva (Pr) a una activa (Pfr); la luz roja lejana lo regresa a la forma inactiva. Los fitocromos activados controlan procesos importantes como la germinación y la floración.

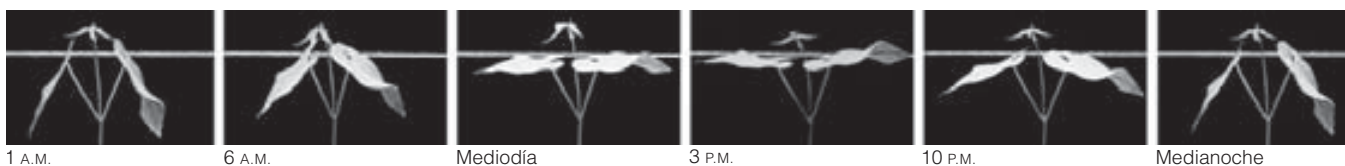
fotosistema II, de la ATP sintasa y de otras proteínas que participan en la fotosíntesis; la fototropina para respuestas fototrópicas; y las moléculas involucradas en la floración, el geotropismo y la germinación.

### ¿Cuándo florecer?

El **fotoperiodo** se refiere a la respuesta de un organismo que cambia de acuerdo con la duración de la noche y del día. Excepto en el ecuador, la duración de la noche varía con la estación del año. Las noches son más largas en el invierno que en el verano, y esa diferencia aumenta gradualmente con la latitud (figura 27.20A).

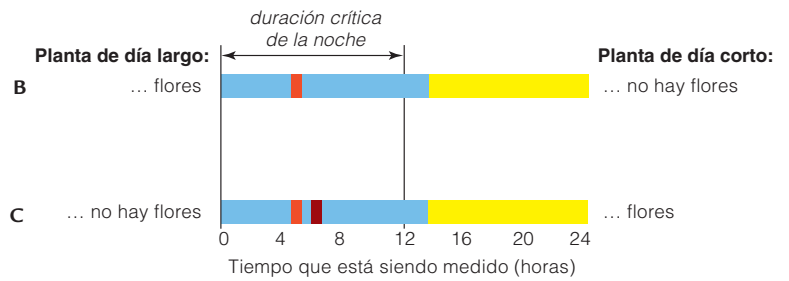
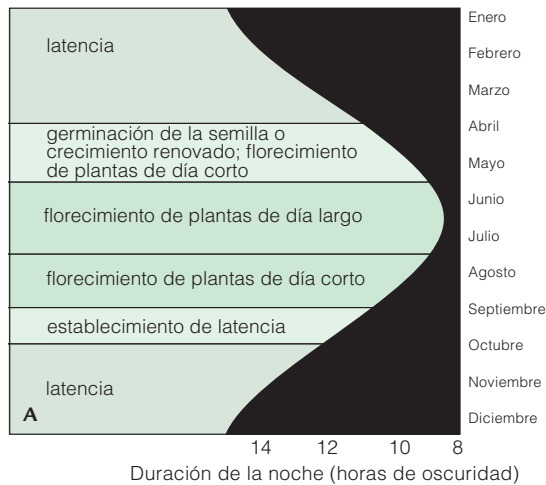
Tal vez has notado que diferentes especies de plantas florecen en distintas épocas del año. En estas plantas, la floración es fotoperiódica. Las plantas de días largos, como las de iris, florecen sólo cuando las horas de oscuridad caen por debajo de un valor crítico. Los crisantemos y otras plantas de días cortos florecen solamente cuando las horas de oscuridad son mayores que cierto valor crítico. Los girasoles y otras plantas de días neutros florecen cuando maduran sin importar la duración de la noche.

La figura 27.20B,C muestra dos experimentos que demostraron cómo los fitocromos tienen un papel en el fotoperiodo. En el primer experimento, una planta de día largo y una planta de día corto se expusieron a “noches” largas, interrumpidas por pulsos breves de luz roja,



**Figura 27.18 Animada** Movimientos rítmicos de la hoja en una planta joven de frijol (*Phaseolus*). El fisiólogo Frank Salisbury mantuvo esta planta en la oscuridad durante 24 horas. A pesar de la falta del estímulo de la luz, siguió plegando y desplegando sus hojas al amanecer (6:00 A.M.) y al atardecer (6:00 P.M.).





**Figura 27.20 Animada** El fotoperíodo y la floración. **A** El crecimiento y el desarrollo de una planta correlacionó con cambios de clima estacionales en las zonas templadas del Norte. **B,C** Dos experimentos que muestran cómo especies de plantas distintas florecen en respuesta a diferentes longitudes de onda. Cada barra horizontal representa 24 horas.

**>> Adivina:** ¿Cuál es la duración crítica de la noche que dispara la respuesta de floración en una planta de día corto en los experimentos mostrados en **B**?

Respuesta: 12 horas

lo que activa el fitocromo. Ambas plantas siguieron su patrón típico de respuesta a las noches cortas. En el segundo experimento, el pulso de luz roja que activa el fitocromo fue seguido por un pulso de luz roja, lo que desactiva el fitocromo. Ambas plantas siguieron su patrón típico de respuesta a una estación de noches largas.

Las hojas detectan la duración de la noche y producen señales que viajan a toda la planta. En un experimento, una sola hoja fue dejada en un cadillo, una planta de día corto. La hoja fue protegida de la luz durante 8.5 horas cada día, la cual es la cantidad umbral de oscuridad requerida para la floración en plantas de días cortos. La planta floreció. Más tarde, la hoja fue injertada en otra planta de cadillo que no había sido expuesta a un largo periodo de oscuridad. Después de injertarla, la planta receptora también floreció.

¿Cómo una hoja puede enviar una señal a otra parte de la planta para iniciar la formación de una flor? En la respuesta a la duración de la noche y a otros estímulos, las células acompañantes del floema de la hoja transcriben más o menos de un gen llamado *locus de floración T*, o *FT*. Las células exportan el producto del gen, la proteína FT, en los tubos de la criba, por donde migran desde las hojas hasta las puntas de los brotes. La proteína interactúa con un factor de transcripción para comenzar la transcripción de genes de iden-

tidad floral (sección 10.4) en las células que se están diferenciando detrás del meristemo.

La duración de la noche no es el único estímulo para la floración. Algunas plantas sólo florecen después de una exposición a las temperaturas frías del invierno (figura 27.21), un proceso llamado **vernalización** (del latín *vernalis*, "hacer primavera"). En estas plantas, la expresión del gen *FT* es inactivada por un represor. El represor deja de ser producido después de que la planta es expuesta a un periodo de temperaturas frías.

**Figura 27.21** Efecto local del frío sobre las yemas latentes de las lilas (*Syringa*). En este experimento realizado durante el invierno, una sola rama de la planta permaneció fuera del invernadero mientras el resto estaba adentro, a salvo del frío. Sólo las yemas expuestas a las bajas temperaturas a la intemperie crecieron y florecieron al llegar la primavera.



**fitocromo** Pigmento sensible a la luz que ayuda a establecer los ritmos circadianos en las plantas de acuerdo con la duración de la noche.

**fotoperíodo** Respuesta biológica a cambios estacionales en las duraciones del día y de la noche.

**reloj biológico** Mecanismo de medición interna del tiempo por el cual los individuos ajustan sus actividades de manera estacional, diaria, o de ambas, en respuesta a estímulos ambientales.

**ritmo circadiano** Actividad biológica que se repite cada 24 horas.

**vernalización** Estimulación de la floración en la primavera por las bajas temperaturas del invierno.

### Para repasar en casa ¿Poseen las plantas un reloj biológico?

- Algunas plantas responden a los estímulos cíclicos del ambiente con ciclos recurrentes de actividad, como los movimientos rítmicos de las hojas.
- El principal estímulo ambiental para la floración es la duración de la noche y del día, la cual varía de acuerdo a la estación en la mayoría de los lugares. Las temperaturas bajas del invierno estimulan la formación de las flores de muchas especies vegetales durante la primavera.

- El desprendimiento de las partes de una planta y la latencia son disparados por cambios estacionales en las condiciones ambientales.
- ◀ Vínculos a Paredes celulares de las plantas y matriz extracelular 4.11, Rubisco 6.7, Simbiontes de la raíz 26.3

A diferencia de los animales, las plantas no pueden huir de los ataques de los predadores. Sin embargo, aun los individuos que están firmemente enraizados también se protegen. Muchos tipos de plantas tienen espinas o sustancias de sabor desagradable que ahuyentan a los herbívoros (animales que se alimentan de plantas). Algunos incluso obtienen ayuda de las avispas. El daño a la hoja, como ocurre cuando un insecto la muerde, activa una respuesta de estrés en la planta. La herida resulta en el rompimiento de ciertos polipéptidos (como la sistemina) en las células del mesófilo. Una vez activados, los polipéptidos estimulan la síntesis de jasmonatos, los cuales, a su vez, intensifican la transcripción de una diversidad de genes.

Algunos de los productos génicos producidos degradan moléculas usadas en las actividades normales, como la rubisco, de tal forma que el crecimiento se vuelve más lento por un tiempo. Otros productos génicos producen sustancias que la planta libera al aire. Estas sustancias son detectadas por avispas que parasitan a insectos herbívoros (figura 27.22). La señalización es bastante específica: una hoja libera un conjunto distinto de sustancias dependiendo de qué tipo de herbívoro se esté alimentando de

ella. Ciertas especies de avispas reconocen estas sustancias como una señal que las conduce a su presa preferida. Los insectos siguen los gradientes de concentración de las sustancias en dirección de la planta, donde atacan a los herbívoros invasores.

Los jasmonatos también son parte de las respuestas sistémicas que ayudan a las plantas a defenderse de los patógenos. La presencia de un virus, de una bacteria o de un hongo en una región de la planta incrementa la resistencia de toda la planta. Por ejemplo, la infección de las raíces de la planta por una bacteria fijadora de nitrógeno benéfica o por un hongo micorrízico provoca que las partes aéreas de la planta lleguen a ser más resistentes a la infección.

Una respuesta de larga duración que involucra a todo el cuerpo de una planta es llamada **resistencia sistémica adquirida**. Algunas respuestas por lo general se inician cuando un tejido está sujeto al ataque de un patógeno; por ejemplo, después de que una infección fúngica mata a las células de la hoja. El tejido afectado libera señales moleculares aún desconocidas que viajan a otras partes de la planta, en donde inducen a las células a producir compuestos como peróxido de hidrógeno, ácido salicílico y jasmonatos. Las células de las plantas responden a estos compuestos modificando sus paredes celulares y produciendo proteínas antivirales y antifúngicas. Ambas actividades aumentan la resistencia de la planta al ataque patogénico.

## Senescencia

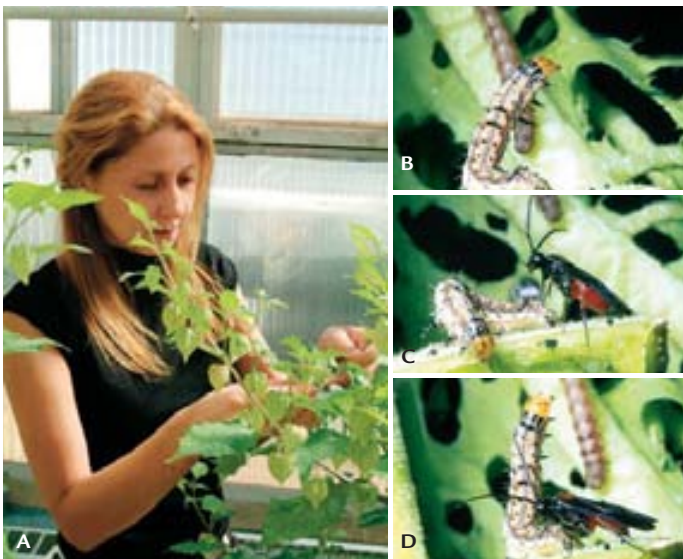
Las moléculas que una planta produce cuando está sufriendo el ataque podrían causar que la planta desprendiera sus hojas. El proceso por el cual las hojas u otras partes son arrojadas es llamado **abscisión**. La abscisión podría ser inducida por cualquier tipo de estrés: infección, daño, deficiencia de agua o de nutrientes, o altas temperaturas. También sucede en el ciclo de vida normal de las plantas con flores, como parte de la senescencia. La **senescencia** es la fase del ciclo de vida vegetal entre la madurez total y la muerte. Algunas plantas responden a condiciones que varían estacionalmente con ciclos recurrentes de crecimiento y de inactividad. Las plantas que periódicamente tiran sus hojas por lo común son endémicas de las regiones que son demasiado secas o demasiado frías para su óptimo crecimiento durante una etapa del año.

La abscisión en el ciclo de vida normal de una planta es mediada por hormonas, un mecanismo distinto que en las respuestas al estrés. Tomemos un árbol frutal decíduo como ejemplo. Conforme las hojas y los frutos crecen al inicio del verano, sus células producen auxinas. La auxina se mueve hacia los tallos, en donde ayuda a mantener el crecimiento. A la mitad del verano, las noches son más largas. El árbol comienza a divergir los nutrientes lejos de sus hojas, tallos y raíces hacia flores, frutos y semillas.

**abscisión** Proceso por el cual partes de una planta son arrojadas en respuesta al cambio estacional, la sequía, el daño o la deficiencia de nutrientes.

**resistencia sistémica adquirida** En las plantas, periodo de larga duración de resistencia sistémica a los patógenos.

**senescencia** Fase en el ciclo de vida que va desde la madurez hasta la muerte.



**Figura 27.22** Jasmonatos en las defensas vegetales.

**A** Consuelo De Moraes estudia la señalización química en las plantas.

**B** Una oruga que se alimenta de una hoja de tabaco (*Nicotiana*) desencadena una respuesta de estrés en las células de la hoja. Estas células liberan ciertas sustancias al aire.

**C,D** Una avispa parasitoide rastrea las sustancias en dirección de las hojas estresadas; enseguida ataca a la oruga y deposita un huevecillo en el interior de ella. Cuando el huevecillo eclosiona, sale una larva de avispa. De Moraes descubrió que tales interacciones son altamente específicas: las células de las hojas liberan sustancias distintas en respuesta a diferentes especies de orugas. Cada sustancia atrae únicamente a las avispas que parasitan la oruga que activó la liberación de ese químico en particular.



**Figura 27.23** Abscisión de las hojas del castaño de caballo (*Aesculus hippocastanum*). Izquierda, las hojas cambian de color en el otoño, antes de ser desprendidas. Derecha, una cicatriz en el tronco es todo lo que queda de una zona de abscisión que se formó antes que las hojas se desprendieran del tallo. El castaño de caballo recibe este nombre porque esta cicatriz parece la huella de una herradura.

Conforme la estación de crecimiento se aproxima, los nutrientes son distribuidos hacia las ramas, los tallos y las raíces, y la producción de la auxina declina en las hojas y en los frutos.

Las estructuras privadas de las auxinas liberan etileno que se difunde a las ramas más cercanas, los peciolos y los pedúnculos de los frutos. El etileno es una señal para que las células de estas zonas de abscisión produzcan enzimas que digieran sus propias paredes celulares. Las células crecen en volumen conforme sus paredes se suavizan y se separan unas de otras a medida que se disuelve la matriz extracelular que las mantiene unidas. El tejido en la zona de abscisión se debilita y la estructura sostenida por este tejido se cae (figura 27.23).

Para muchas especies, el crecimiento se detiene durante el otoño, cuando una planta entra en latencia. Las noches largas, las temperaturas frías y la sequía, así como los suelos pobres en nitrógeno, son estímulos intensos que inducen a muchas plantas a entrar en latencia. Los estímulos que rompen la latencia en muchas plantas generalmente operan entre el otoño y el invierno.

Las plantas latentes no reinician el crecimiento hasta que las condiciones del ambiente sean más favorables. Algunas especies requieren exposición a muchas horas de frío. Los estímulos más comunes incluyen el retorno de temperaturas más favorables y una mayor provisión de agua y de nutrientes. Con la presencia de condiciones favorables, los ciclos de vida comienzan una vez más cuando las yemas reanudan el crecimiento.

### Para repasar en casa ¿Por qué las plantas con flores tiran sus hojas?

- › Las plantas producen compuestos en respuesta al ataque por herbívoros o patógenos. La abscisión podría ocurrir durante este tipo de respuestas al estrés.
- › En algunas plantas, la abscisión y la latencia son activadas por factores ambientales como los cambios estacionales.

## Situación difícil para las abejas melíferas (una vez más)

Nuevas investigaciones sobre el trastorno del colapso de las colonias han revelado que, en general, las abejas de las colmenas afectadas tienen grandes cantidades de fragmentos de ARN ribosómico en sus intestinos. Esto significa que la capacidad de las abejas para hacer proteína está en una situación comprometida, lo que podría explicar su reducida tasa de sobrevivencia.

Las abejas que no pueden elaborar proteínas no se pueden defender contra las infecciones causadas por bacterias u hongos y también se vuelven vulnerables a la falta de alimento. La fuente de los segmentos de ARN en los intestinos de las abejas todavía no ha sido determinada, pero los investigadores sospechan de los virus tipo picorna, los cuales secuestran la maquinaria de síntesis de proteínas de las abejas. Estos virus interfieren la traducción normal del ARNm de las células, de manera que los ribosomas de las células del intestino sólo traducen el ARN viral. Los ribosomas incapaces de realizar su función normal deberían ser degradados. Los picornavirus, que incluyen al virus israelí de la parálisis aguda, son transmitidos por ácaros que parasitan a las abejas.



**¿Cómo votarías?** Los pesticidas sistémicos son fáciles de aplicar y son efectivos por largos periodos. También penetran hasta el néctar y el polen de la planta de los cuales se alimentan las abejas melíferas. ¿Debería restringirse el uso de estos pesticidas sobre las plantas en floración para proteger a las abejas y a otros polinizadores? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Sección 27.1** El trastorno del colapso de la colonia está matando a las abejas melíferas. La disminución en las poblaciones de abejas y de otros **polinizadores** afecta en forma negativa a las poblaciones vegetales, así como a otras especies de animales que dependen de las plantas.



**Sección 27.2** Las **flores** se forman a partir de hojas modificadas (sépalos, pétalos, **estambres** y **carpelos**) en las puntas de ramas especializadas de los esporofitos de las angiospermas. Un óvulo se desarrolla a partir de una masa de tejido de la pared del **ovario** dentro de los carpelos. Las esporas producidas por meiosis en los **óvulos** se desarrollan en gametofitos femeninos; las producidas en las anteras se desarrollan en gametofitos masculinos inmaduros (granos de polen). La forma, el patrón, el color y la fragancia de una flor reflejan una relación evolutiva con un vector de polinización animal. Los polinizadores suelen recibir una recompensa cuando visitan una flor.



**Sección 27.3** La meiosis de células diploides en el interior de los sacos polínicos de las anteras produce **microsporas** haploides. Cada microspora se desarrolla en un grano de polen que es liberado por los sacos polínicos después de un periodo de **latencia**. La mitosis y la división citoplasmática de una célula en un óvulo producen cuatro **megasporas**, una de las cuales origina al gametofito femenino. Una de las siete células del gametofito es el óvulo y otra es la célula madre del endospermo.



La **polinización** se lleva a cabo cuando un grano de polen se deposita en un estigma receptivo. El grano de polen germina y forma un tubo polínico que contiene dos células espermáticas. El tubo crece a través de los tejidos del carpelo hasta llegar al óvulo. En la **doble fertilización**, una de las células espermáticas del tubo polínico fertiliza el óvulo para formar un cigoto; la otra se fusiona con la célula madre del endospermo y da lugar al **endospermo**.



**Sección 27.4** Conforme el cigoto se desarrolla en un embrión, el endospermo colecta los nutrientes de la planta madre y las capas protectoras del óvulo desarrollan la cubierta de la semilla. Una **semilla** es un óvulo maduro: un esporofito embrionario y un endospermo son encerrados por la cubierta de la semilla. Los nutrientes en el endospermo o en los cotiledones hacen de las semillas una fuente alimenticia nutritiva.

Conforme el esporofito embrionario se desarrolla, la pared del ovario (y a veces otros tejidos) madura en un **fruto** que contiene a las semillas. Las especializaciones de los frutos son adaptaciones para que las semillas sean dispersadas por vectores específicos. Un fruto es clasificado por el origen de sus tejidos, por su composición y dependiendo de si es seco o carnoso.



**Sección 27.5** Muchas especies de plantas con flores son capaces de reproducirse asexualmente por medio de la **reproducción vegetativa**. La reproducción asexual produce clones a partir de la planta original. Muchas plantas que son valiosas en la agricultura se reproducen mediante esquejes, injertos y a través de la **propagación por cultivo de tejidos**.

Conforme el esporofito embrionario se desarrolla, la pared del ovario (y a veces otros tejidos) madura en un **fruto** que contiene a las semillas. Las especializaciones de los frutos son adaptaciones para que las semillas sean dispersadas por vectores específicos. Un fruto es clasificado por el origen de sus tejidos, por su composición y dependiendo de si es seco o carnoso.



**Sección 27.6** La expresión génica y los factores ambientales coordinan el desarrollo vegetal, el cual consiste en la formación y el crecimiento de los tejidos y todas sus partes. La **germinación** es un proceso del desarrollo de las plantas.



**Sección 27.7** Las **hormonas** secretadas por un tipo de célula alteran la actividad de una célula distinta. Las **giberelinas** inducen la elongación de los tallos, el rompimiento de la latencia de las yemas y semillas, e inducen la floración. Las **auxinas** elongan los coleótilos, los tallos y las raíces promoviendo el elongamiento celular. Las **citocininas** estimulan la división celular, liberan a las yemas laterales de la dominancia apical e inhiben la senescencia. El **etileno** promueve la senescencia (envejecimiento) y la abscisión. También inhibe el crecimiento de las raíces y de los tallos. El **ácido abscísico** promueve la gemación y la latencia de las semillas, y disminuye la pérdida de agua al provocar que los estomas se cierren.



**Sección 27.8** Las plantas ajustan la dirección y la tasa de su crecimiento en respuesta a factores ambientales. En el **geotropismo**, las raíces crecen hacia abajo y los tallos crecen hacia arriba en respuesta a la gravedad. En el **fototropismo** y el **seguimiento solar**, las partes de una planta se curvan en dirección de la luz. Algunas plantas responden al contacto (**tigmotropismo**) o al estrés mecánico.



**Sección 27.9** Los mecanismos de sincronización del tiempo interno como los **relojes biológicos** (incluyendo a los **ritmos circadianos**) son establecidos por variaciones en las condiciones ambientales diarias y estacionales. Los **fotoperiodos** son respuestas (mediadas por **fitocromos**) a los cambios en la duración de la noche y la duración del día.

La **vernalización** es el proceso de floración inducido por el clima frío.



**Sección 27.10** La **resistencia sistémica adquirida** se refiere a las defensas de una planta que son de larga duración contra los patógenos. La **abscisión** puede ocurrir durante la respuesta al estrés. También es activada por cambios estacionales durante la **senescencia**.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El \_\_\_\_\_ de una flor tiene uno o más ovarios en donde se desarrollan los óvulos, ocurre la fertilización y maduran las semillas.
  - tubo polínico
  - carpelo
  - receptáculo
  - sépalos
- Menciona una recompensa que pueda ser obtenida por un polinizador al visitar la flor de una planta coevolucionada.
- La meiosis de las células en el tubo del saco polínico forma \_\_\_\_\_ haploides.
  - megasporas
  - microsporas haploides
  - estambres
  - esporofitos
- La meiosis en un óvulo produce \_\_\_\_\_ megasporas.
  - dos
  - cuatro
  - seis
  - ocho
- Las semillas son \_\_\_\_\_ maduros; los frutos son \_\_\_\_\_ maduros.
  - ovarios; óvulos
  - óvulos; estambres
  - óvulos; ovarios
  - estambres; ovarios
- La cubierta de la semilla se forma a partir de \_\_\_\_\_.
  - integumentos
  - coleótilos
  - endospermo
  - sépalos
- Una nueva planta es formada a partir del fragmento de un tallo de la planta madre. Esto es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - partenogénesis
  - exocitosis
  - reproducción vegetativa
  - crecimiento nodal
- Los cotiledones se desarrollan como parte de \_\_\_\_\_.
  - carpelos
  - frutos accesorios
  - esporofito embrionario
  - peciolos
- Las hormonas vegetales \_\_\_\_\_.
  - tienen múltiples efectos
  - son activas en el desarrollo de los embriones vegetales
  - son activas en las plantas adultas
  - todas las anteriores
- \_\_\_\_\_ es el estímulo que induce el fotoperiodo.
  - La luz roja
  - La luz roja lejana
  - La luz verde
  - La luz azul
- La luz solar restablece los relojes biológicos de las plantas activando e inactivando \_\_\_\_\_.
  - las fototropinas
  - las fitocromos
  - los fotoperiodos
  - la luz roja lejana
- El seguimiento solar es similar al \_\_\_\_\_.
  - fototropismo
  - geotropismo
  - fotoperiodo
  - tigmotropismo
- En algunas plantas, la floración es una respuesta \_\_\_\_\_.
  - fototrópica
  - geotrópica
  - fotoperiódica
  - tigmotrópica

## Actividades de análisis de datos

**Búsqueda de polinizadores** La *Massonia depressa* es una planta suculenta de lento crecimiento nativa del desierto de Sudáfrica. Las flores de color opaco de esta monocotiledónea se desarrollan a nivel del suelo, tienen pétalos diminutos, emiten un aroma a levadura y producen un néctar denso parecido a un gel. Estas características llevaron a los investigadores a sospechar que los roedores del desierto como los jerbos polinizaban esta planta (figura 27.24).

Para probar su hipótesis, los investigadores atraparon a varios roedores en las áreas en las que crece la *M. depressa* y buscaron polen en sus cuerpos. También colocaron algunas plantas en jaulas de alambre para impedir el contacto con los mamíferos, pero no con los insectos, a fin de observar si los frutos y las semillas podían formarse en ausencia de los roedores. Los resultados se muestran en la figura 27.25.

1. ¿Cuántos de los 13 roedores capturados presentaron alguna evidencia de polen de *M. depressa*?
2. ¿Debería esta sola evidencia ser suficiente para concluir que los roedores son los polinizadores principales de esta planta?
3. ¿Cómo se compara el número promedio de semillas producidas por las plantas enjauladas con el de las plantas de control?
4. ¿Estos datos apoyan la hipótesis de que se requieren roedores para polinizar *M. depressa*? ¿Por qué?

**Figura 27.25 Derecha**, resultados de experimentos que prueban la polinización de la *M. depressa* por los roedores. **A** Evidencia de las visitas de los roedores a *M. depressa*. **B** La producción de frutos y semillas de *M. depressa* con y sin visitas de los mamíferos. Los mamíferos se excluyeron de tener contacto con las plantas que se colocaron dentro de las jaulas, que tenían aberturas de tamaño suficiente para permitir el paso de los insectos. Fueron analizadas 23 plantas en cada grupo.



**Figura 27.24** Las flores de color opaco, sin pétalos y a nivel del suelo de la *Massonia depressa* son accesibles a los roedores, que presionan sus cabezas contra los estambres para alcanzar el néctar del fondo de las copas florales.

Tipo de roedor	Roedores atrapados	# con polen en el hocico	# con polen en las heces
Rata de roca Namaqua	4	3	2
Ratón espinoso del Cabo	3	2	2
Jerbo con pelo en las patas	4	2	4
Jerbo de orejas cortas del Cabo	1	0	1
Ratón pigmeo africano	1	0	0

**A**

	Mamíferos con acceso a las plantas	Mamíferos excluidos de las plantas
Porcentaje de plantas que produjeron frutos	30.4	4.3
Número promedio de frutos por planta	1.39	0.47
Número promedio de semillas por planta	20.0	1.95

**B**

14. Relaciona cada observación con la acción de una hormona.

- |                     |   |
|---------------------|---|
| ___ etileno         | a. Tus plantas de col forman pedúnculos florales alargados.                                 |
| ___ citocinina      | b. El filodendro de tu recámara se está curvando hacia la ventana.                          |
| ___ auxina          | c. La última de tus manzanas se está volviendo una papilla.                                 |
| ___ giberelina      | d. Tu compañera de cuarto no puede hacer germinar sus semillas de marihuana de ningún modo. |
| ___ ácido abscísico | e. Las yemas laterales de tu planta <i>Ficus</i> están generando brotes de ramificación.    |

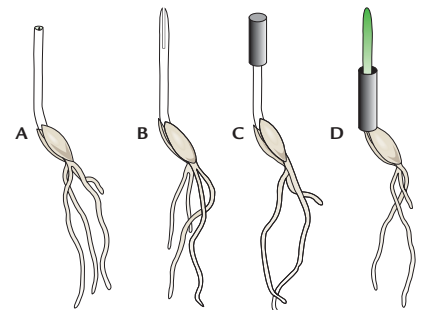
15. Relaciona los términos con la descripción más conveniente.

- |                                 |  |
|---------------------------------|--|
| ___ óvulo                       | a. tubo polínico con sus contenidos  |
| ___ receptáculo                 | b. saco embrionario de siete células, una con dos núcleos                    |
| ___ doble fertilización         | c. comienza como una masa celular en el ovario; muchos llegan a ser semillas |
| ___ antera                      | d. estigma, estilo y ovario  |
| ___ carpelo                     | e. sacos de polen en el interior   |
| ___ gametofito femenino maduro  | f. base del brote floral   |
| ___ gametofito masculino maduro | g. formación del cigoto y de la primera célula del endospermo                |

Preguntas adicionales están disponibles en CENGAGENOW\*.

## Pensamiento crítico

1. Los coleoptilos de avena de la *derecha* han sido modificados: seccionados o colocados en un tubo para impedir el paso de la luz. ¿Cuáles de ellos todavía podrán curvarse en dirección de la fuente de luz?



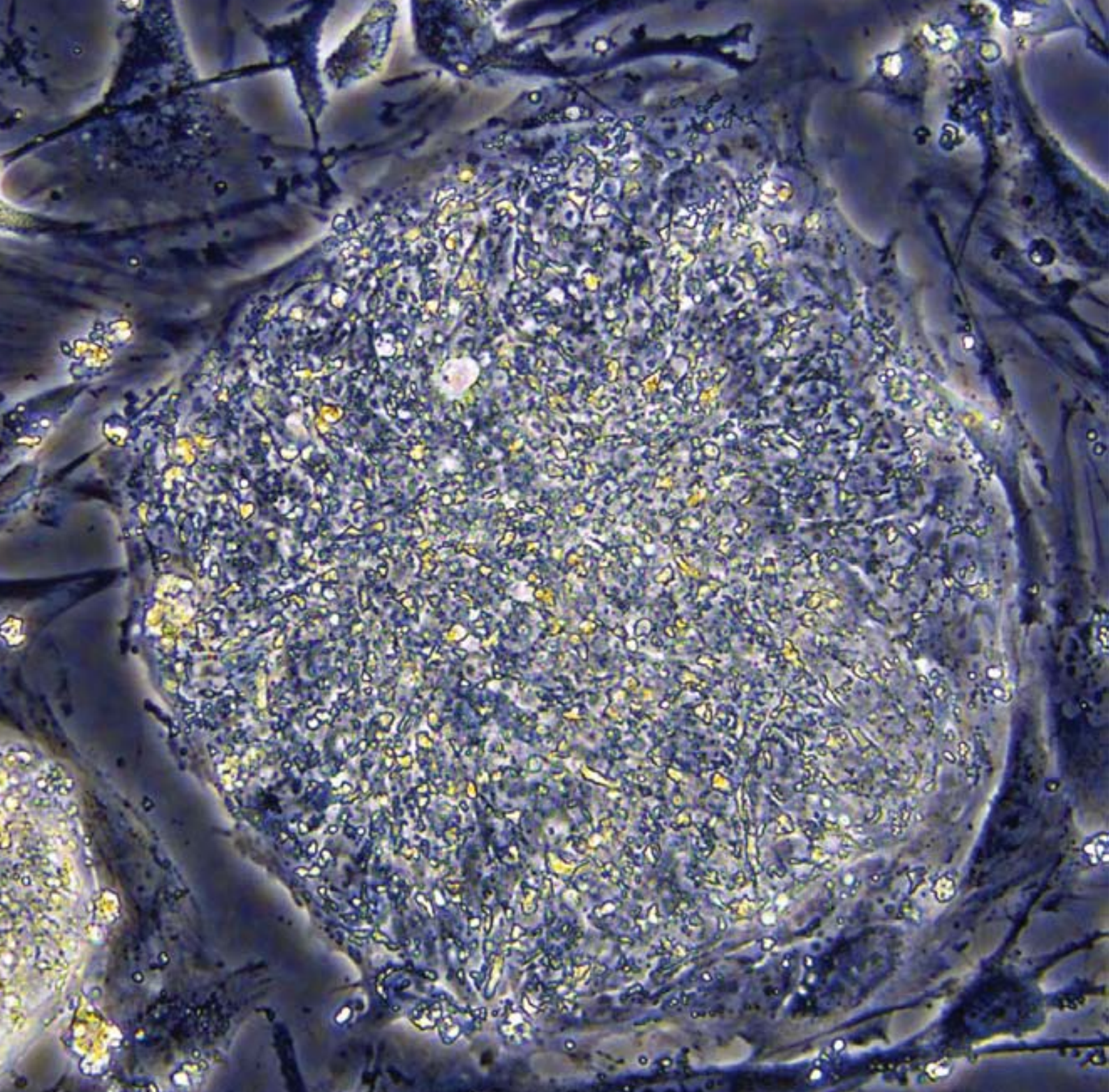
2. Científicos belgas descubrieron que ciertas mutaciones en la planta de *Arabidopsis thaliana* causan un exceso en la producción de auxinas. Predice el impacto de las mutaciones en el fenotipo de la planta.

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

► Estructura de la flor; Ciclo de vida de las plantas con flores; Ciclo de vida de una dicotiledónea; Desarrollo del embrión de una dicotiledónea; Crecimiento y desarrollo de monocotiledóneas y dicotiledóneas; Experimentos de trasplante de coleoptilos; Gravedad y estatolitos; Fototropismo; Ritmo circadiano en las plantas; Fitocromo.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





## UNIDAD 6 CÓMO FUNCIONAN LOS ANIMALES

◀ Vínculos a conceptos anteriores

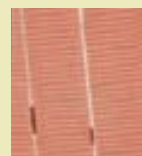
### Conceptos clave

Los capítulos de esta unidad se enfocan en la estructura y el funcionamiento de los cuerpos de los animales. En este capítulo aplicarás lo aprendido sobre los niveles de organización (sección 1.2) en los cuerpos de los animales, así como en la naturaleza de los planos corporales pluricelulares (23.2). Quizá desees repasar las uniones celulares (4.11), la relación entre superficie y volumen (4.2), las proteínas de difusión y transporte (5.6, 5.7), la respiración aerobia (7.2) y las vías para la conversión de la energía (7.7).



#### Organización de los cuerpos de los animales

En la mayoría de los cuerpos de los animales, las células están organizadas en tejidos, órganos y sistemas de órganos. La estructura de los cuerpos de los animales ha derivado de la selección natural, pero como la evolución modifica las estructuras existentes, los planos corporales a menudo son inferiores a lo óptimo.



#### Tejidos animales

Los tejidos epiteliales cubren las superficies externas y recubren las cavidades y tubos. El tejido conectivo sirve de enlace, soporte, refuerzo y protección, y además aísla a otros tejidos. La contracción del tejido muscular permite el movimiento de las partes del organismo. El tejido nervioso proporciona líneas de comunicación local y a larga distancia.



# 28 Tejidos, órganos y sistemas animales

## 28.1 Células madre

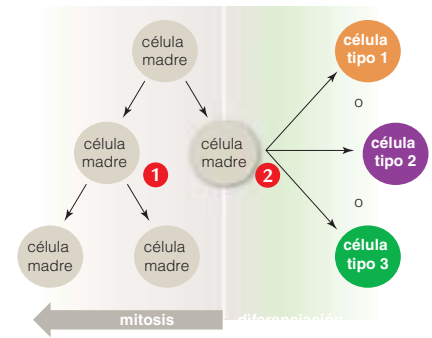
Es probable que algún día la manipulación de células madre nos permita formar nuevas partes del cuerpo para reemplazar las que se han perdido por accidente o enfermedad. Las células madre son células que tienen la capacidad de autorregenerarse (figura 28.1). Una célula madre se puede dividir y producir más células madre **1**, o puede diferenciarse en una de las células especializadas que caracterizan a determinadas partes del cuerpo **2**. Todas las células del cuerpo se derivan de las **células madre**.

Las células madre embrionarias se forman poco después de la fertilización, cuando las divisiones celulares producen un nuevo grupo de células. Antes de que el grupo se implante en la pared del vientre materno, cada célula puede desarrollarse como uno de los distintos tipos de células que encontramos en el cuerpo adulto.

En contraste, las células madre presentes en los adultos están especializadas. Las células descendientes que producen sólo se pueden diferenciar dentro de una variedad limitada de células. Por ejemplo, las células madre de la médula ósea de los adultos pueden transformarse en células sanguíneas, pero no en células musculares ni en células nerviosas.

Las células que tu cuerpo reemplazará muchas veces a lo largo de tu vida, por ejemplo las células de la piel y las células sanguíneas, provienen de células madre adultas. Sin embargo, los adultos tienen pocas células madre capaces de fabricar células musculares o nerviosas. De este modo, a diferencia de la piel y la sangre, los nervios y los músculos no son reemplazados cuando se dañan o mueren. Es por esto que una lesión en los nervios de la médula espinal puede provocar una parálisis permanente. Es imposible que crezcan nuevos nervios para reemplazar los dañados.

En teoría, las células madre embrionarias podrían emplearse para producir nuevas células nerviosas. Los primeros estudios clínicos para probar la factibilidad de este tipo de tratamientos están llevándose a cabo en la actualidad. Uno de los estudios de este tipo consiste en inyectar células madre a los pacientes que recién se han lesionado la médula espinal. Otros estudios se están empleando células madre para salvar la vista de personas con una afección degenerativa común que produce ceguera. Los tratamientos con células madre embrionarias también podrían ser útiles en personas con afecciones nerviosas y musculares, como enfermedades cardíacas, distrofia muscular o mal de Parkinson.



**Figura 28.1** Células madre. Cada célula madre puede dividirse para formar nuevas células madre o diferenciarse para dar lugar a tipos de células especializadas.

*Página opuesta:* una colonia de células madre embrionarias humanas creciendo en el laboratorio en la Universidad de Pittsburgh.

A pesar de lo prometedor de tratamientos con células madre embrionarias, algunas personas se oponen a ellos porque para obtener este tipo de células es necesario destruir embriones humanos no implantados. Quienes se oponen a las investigaciones con células madre embrionarias opinan que los científicos deben centrar su atención en las células madre adultas.

Hace poco los científicos descubrieron que podían coaccionar a algunas células adultas para que regresaran el reloj. Al inyectar genes o proteínas a las células, lograron que se asemejaran a las células madre embrionarias. ¿De verdad estas células adultas modificadas serán equivalentes a las células madre embrionarias? ¿Será posible emplearlas para no tener que cultivar células madre embrionarias? Tal vez sea así, aunque hay muchas preguntas sin resolver. Aún desconocemos si las células madre tratadas pueden trasplantarse con seguridad al cuerpo humano, o si se comportarán del mismo modo que las células embrionarias en ese contexto.

Por ahora, los científicos mantienen abiertas diversas opciones. Algunos desarrollan y prueban tratamientos con células madre embrionarias, mientras que otros buscan la manera de hacer que las células adultas funcionen como un sustituto seguro y eficaz de las células madre embrionarias.

**célula madre** Célula capaz de dividirse para producir más células madre o diferenciarse en tipos especializados de células.



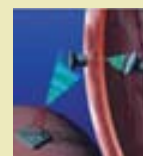
### Órganos y sistemas de los animales

Las cavidades del cuerpo de los vertebrados contienen muchos de los órganos del cuerpo. Estos órganos funcionan de manera coordinada para realizar tareas esenciales para la supervivencia y la reproducción. Todos los vertebrados tienen el mismo conjunto de sistemas de órganos.



### Piel

La piel humana es un ejemplo de sistema de órganos. Tiene capas epiteliales, tejido conectivo, tejido adiposo, glándulas, vasos sanguíneos y receptores sensoriales. Protege al cuerpo contra las lesiones e infecciones, detecta los estímulos externos y ayuda a la conservación de agua y al control de la temperatura.



### Actividades de integración

La retroalimentación negativa ayuda a la homeostasis del cuerpo. La comunicación intracelular hace posible que las diversas partes del cuerpo cooperen en las tareas. Este tipo de comunicación a menudo incluye mensajes químicos que se enlazan con receptores de membrana y modifican el comportamiento de las células.

## 28.2 Organización del cuerpo de los animales

- › La mayoría de los cuerpos de los animales tiene niveles múltiples de organización, con células organizadas en tejidos, órganos y sistemas de órganos.
- › Las restricciones físicas y la historia evolutiva influyen en la estructura y el funcionamiento de las partes del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Niveles de organización de la vida 1.2, Uniones celulares 4.11, Difusión 5.6, Adaptación a la vida terrestre 24.4

### Niveles de organización

En todos los animales, el desarrollo da lugar a un cuerpo con células de diversos tipos (figura 28.2A). En la mayoría de los animales, las células de diferentes tipos, y a menudo la matriz extracelular, forman tejidos (figura 28.2B). Las uniones celulares de los tipos descritos en la sección 4.11 suelen conectar a las células en un tejido. Mantienen a las células en su sitio y les permiten cooperar para efectuar diversas tareas específicas.

En el cuerpo de todos los vertebrados se observan cuatro tipos de tejidos:

1. El tejido epitelial cubre las superficies del cuerpo y recubre las cavidades internas como el intestino.
2. El tejido conectivo mantiene unidas las partes del cuerpo y les da apoyo estructural.
3. El tejido muscular mueve el cuerpo o sus partes.
4. El tejido nervioso detecta los estímulos y transmite información.

Diferentes tipos de células caracterizan a los diversos tejidos. Por ejemplo, en el tejido muscular hay células contráctiles, pero no se observa su presencia en el tejido nervioso ni en el tejido epitelial.

En general, los tejidos animales están organizados en órganos. Un órgano es una unidad estructural formada por dos o más

tejidos organizados de manera específica, y que es capaz de llevar a cabo una determinada tarea. Por ejemplo, el corazón humano es un órgano, e incluye los cuatro tipos de tejidos (figura 28.2C). La pared del corazón está constituida en su mayor parte por el tejido muscular cardíaco. Hay una cubierta de tejido conectivo alrededor del corazón, y las cámaras internas del mismo están recubiertas de tejido epitelial. El tejido nervioso conduce señales al corazón y procedentes de él.

En los sistemas de órganos, dos o más órganos y otros componentes tienen interacciones químicas, físicas o de ambos tipos para realizar una tarea común. Por ejemplo, la fuerza generada por el corazón al latir desplaza la sangre por el sistema de vasos sanguíneos que se extiende por todo el cuerpo (figura 28.2D). Múltiples sistemas de órganos sostienen al organismo (figura 28.2E).

### El ambiente interno

La mayor parte del cuerpo del animal consta de agua con sales, proteínas y otros solutos disueltos en ella. La masa principal de este líquido corporal reside en el interior de las células. Lo restante constituye el **líquido extracelular (LE)**, el cual funciona como ambiente interno del organismo. El líquido extracelular baña las células y les suministra las sustancias necesarias para que permanezcan vivas. También recibe los desechos y desperdicios celulares. En los vertebrados, el líquido extracelular está compuesto de **líquido intersticial** (líquido en los espacios entre las células) y **plasma** (la parte líquida de la sangre).

Las células sólo pueden sobrevivir si las concentraciones de soluto y la temperatura del ambiente interno permanecen dentro de cierto rango. Mantener las condiciones del ambiente interno dentro de este rango es un aspecto importante del proceso llamado homeostasis.

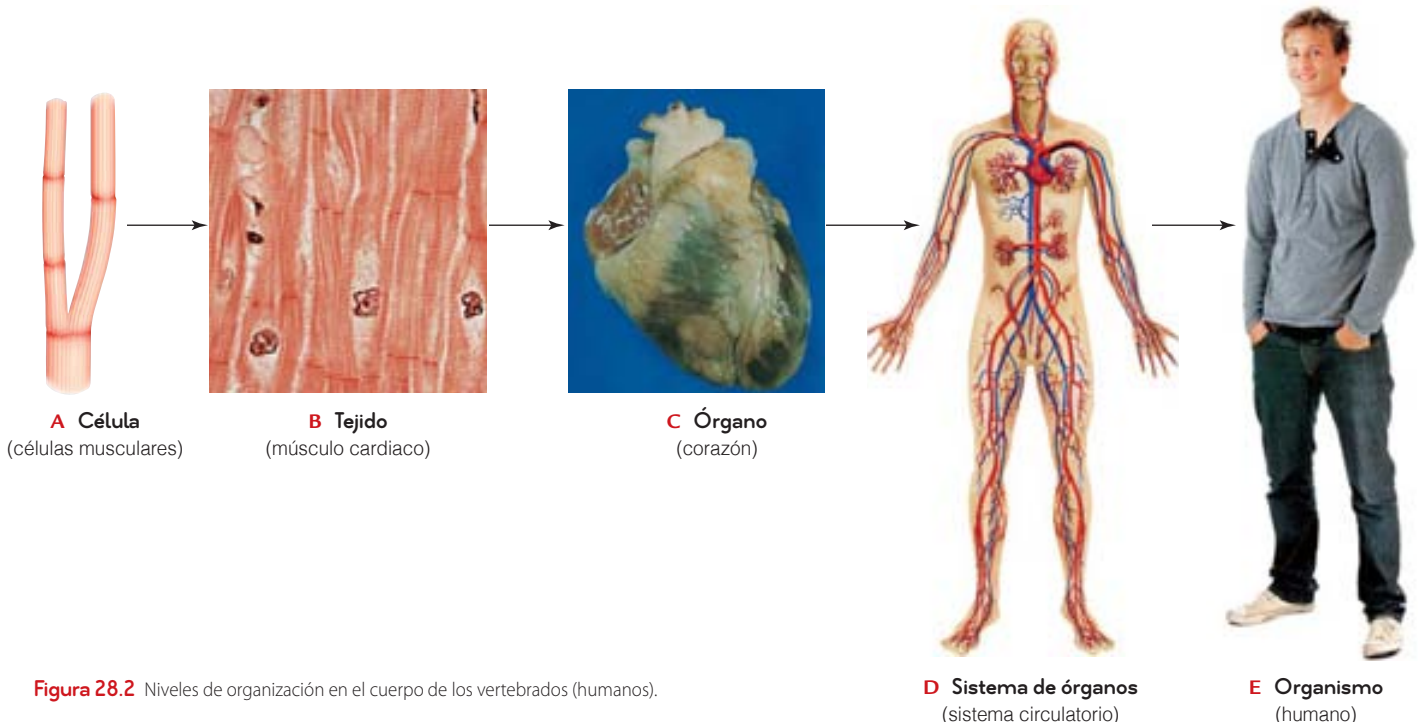


Figura 28.2 Niveles de organización en el cuerpo de los vertebrados (humanos).

## Evolución de la estructura de los animales

Los rasgos estructurales de un animal (su anatomía) evolucionan a la par que sus rasgos funcionales (su fisiología). Ambos tipos de rasgos están determinados genéticamente y varían entre los individuos. En cada generación, los rasgos que ayudan a los mejores individuos a sobrevivir y reproducirse en su ambiente se transmiten de manera preferente. Con el transcurso de las generaciones, estos rasgos se optimizan en formas que reflejan su función en un ambiente específico.

Las leyes físicas restringen la evolución de la estructura corporal. Por ejemplo, las sustancias disueltas viajan por el líquido extracelular mediante difusión. La difusión por sí sola no podría mantener un cuerpo grande o grueso, porque los gases, nutrientes y desechos no se desplazarían por el cuerpo con suficiente rapidez para mantener su metabolismo celular. De este modo, evolucionaron mecanismos que aceleran la distribución de materiales al aumentar el tamaño corporal. En los vertebrados, el sistema circulatorio sirve para este fin. Este sistema incluye una red de vasos sanguíneos muy ramificados que se extienden por todo el cuerpo (figura 28.3A). Todas las células vivas se encuentran tan cerca de un vaso sanguíneo que pueden intercambiar sustancias con él por difusión.

Otro ejemplo son los animales que evolucionaron en el agua y afrontaron nuevos retos físicos al salir a tierra (sección 24.4). Los gases sólo pueden entrar o salir del cuerpo del animal por difusión a través de una superficie húmeda. En los organismos acuáticos, las superficies del cuerpo siempre están húmedas, pero en tierra la evaporación ocasiona que las superficies se sequen. La evolución de pulmones hizo posible que los animales terrestres intercambiaran gases con la atmósfera a través de una superficie húmeda dentro de su cuerpo (figura 28.3B).

Los pulmones no son branquias de peces modificadas, sino que evolucionaron a partir de bolsas del intestino en los peces ancestros de los vertebrados terrestres. Como ilustra este ejemplo, la evolución no suele producir tejidos u órganos del todo nuevos, sino que modifica la estructura y las funciones de los ya existentes.

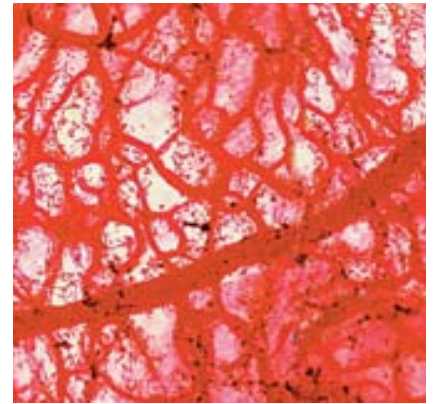
Como sabe cualquiera que haya remodelado su casa, modificar una estructura que ya existe en vez de diseñar y construir una nueva requiere de ciertos compromisos. De manera similar, detectamos evidencia de compromisos evolutivos en muchos rasgos estructurales de los animales. Por ejemplo, como legado de la conexión ancestral entre los pulmones y el intestino, la garganta humana conecta tanto con las vías digestivas como con las vías respiratorias. Como resultado, en ocasiones el alimento se introduce donde debería ir sólo aire y la persona se asfixia. Sería más seguro si el alimento y el aire entraran al cuerpo por vías separadas. Sin embargo, como la evolución modifica estructuras ya existentes, a menudo no produce el plan corporal óptimo.

**líquido extracelular** En un organismo pluricelular, líquido que se encuentra fuera de las células; sirve como ambiente interno del cuerpo.

**líquido intersticial** En un organismo pluricelular, líquido corporal en los espacios entre las células.

**plasma** Parte líquida de la sangre.

**A** Los vasos ramificados del sistema circulatorio de un vertebrado distribuyen las sustancias esenciales a las células en un cuerpo de gran tamaño.



**B** Los pulmones tienen superficie interna húmeda y constituyen un sitio donde los gases se disuelven para entrar y salir del cuerpo humano.



Figura 28.3 Soluciones anatómicas para los retos fisiológicos en el cuerpo humano.

### Para repasar en casa ¿Cómo están organizados los cuerpos de los animales?

- En la mayoría de los animales, las células están organizadas en tejidos. Cada tejido está conformado por células de un tipo específico que cooperan para llevar a cabo una determinada tarea. Los tejidos están organizados en órganos, que a su vez son componentes de los sistemas de órganos.
- Gran parte del cuerpo del animal consta de líquido, y la mayor parte del mismo se encuentra dentro de las células. El líquido fuera de las células (líquido extracelular) constituye el ambiente interno del cuerpo. Una faceta importante de la homeostasis es preservar las concentraciones de solutos y la temperatura de este líquido.
- Muchos rasgos anatómicos evolucionaron como soluciones a retos físicos. Sin embargo, estas soluciones a menudo son imperfectas, porque la evolución modifica estructuras existentes en vez de formar un plan corporal desde cero.



## 28.3 Tejido epitelial

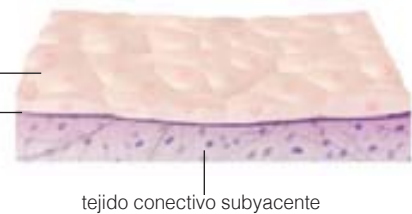
- La mayor parte de lo que observas al verte al espejo, como tu piel, tu cabello y tus uñas, consiste en tejido epitelial o en estructuras derivadas del mismo. El epitelio también recubre los conductos y cavidades internas del cuerpo, como vasos sanguíneos e intestino.
- ◀ Vínculos a Cilios 4.10, Uniones celulares 4.11

### Características generales

El **epitelio**, o tejido epitelial, es un tejido similar a una capa conformado por células con poco material extracelular entre ellas. Una superficie libre queda expuesta al ambiente o algún líquido corporal (figura 28.4). En la superficie opuesta, las secreciones de las células epiteliales forman una **membrana basal** no celular que mantiene unido el epitelio con algún tejido subyacente. No hay vasos sanguíneos atravesando el epitelio, de modo que los nutrientes llegan a las células por difusión de los vasos en algún tejido adyacente.

Las uniones estrechas (sección 4.11) sólo se encuentran en el tejido epitelial. Unen las membranas plasmáticas adyacentes de modo tan firme que el líquido no puede pasar entre ellas. Un epitelio con uniones estrechas puede mantener el líquido dentro de determinado compartimento del cuerpo. Por ejemplo, las uniones estrechas unen las células epiteliales que recubren el intestino.

superficie libre de un epitelio simple  
membrana basal (material secretado por las células epiteliales)



**Figura 28.4 Animada** Estructura general de un epitelio. Este tejido tiene una superficie libre expuesta al ambiente externo o a algún líquido interno del organismo. Una capa basal no celular secretada por las células epiteliales une el epitelio con otra capa de tejido, la mayoría de las veces con tejido conectivo, como veremos en la próxima sección.

Este epitelio sirve como barrera y evita que el ácido secretado en el estómago escape y dañe el tejido subyacente.

Los tejidos epiteliales sujetos a esfuerzos mecánicos, como la piel, presentan muchas uniones adherentes. Éstas tienen una función similar a los botones para cerrar una camisa. Conectan las membranas plasmáticas de las células en determinados puntos, pero sin formar un sello apretado.

### Tipos de epitelio

El tejido epitelial varía tanto en el número de capas de células como en la forma de las células. El epitelio simple tiene una sola célula de grosor, mientras que el epitelio estratificado tiene múltiples capas de células. Las células del epitelio escamoso son aplanadas o similares a escamas (*Squama* es la palabra en latín para escama). Las células del epitelio cúbico son cilindros cortos similares a cubos cuando se observan en corte transversal. Las células del epitelio cilíndrico son más altas que anchas. En la figura 28.5 se muestran los tres tipos de epitelio simple.

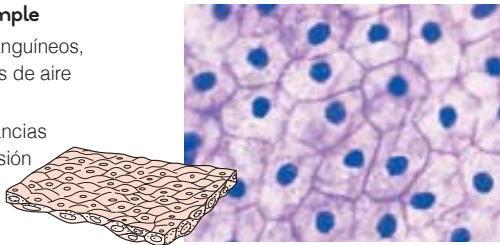
El número de capas afecta la función del epitelio. El epitelio escamoso simple tiene funciones de intercambio de materiales. Es el tipo de epitelio más delgado, y los gases y los nutrientes se difunden con facilidad a través de él. Este tipo de epitelio recubre los vasos sanguíneos y la superficie interna de los pulmones. En contraste, el epitelio escamoso estratificado es más grueso y tiene una función protectora. Este tipo de tejido constituye la capa más externa de la piel humana.

Las células del epitelio cúbico y cilíndrico tienen funciones de absorción y secreción. En algunos tejidos, como el recubrimiento renal y del intestino delgado, hay proyecciones similares a dedos llamadas **microvellos** que se extienden desde la superficie libre de las células epiteliales. Estas proyecciones aumentan el área superficial a través de la cual se pueden absorber sustancias.

En otros tejidos, como en vías respiratorias superiores y oviductos, la superficie libre del epitelio tiene cilios. La acción de los cilios en las vías respiratorias desplaza la mucosidad con partículas inhaladas, alejándola de los pulmones. La acción de los cilios en los oviductos impulsa al óvulo hacia el útero (la matriz).

#### Epitelio escamoso simple

- Recubre los vasos sanguíneos, el corazón y los sacos de aire en los pulmones
- Permite que las sustancias lo atraviesen por difusión



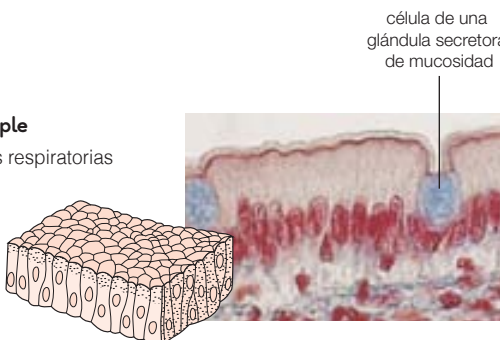
#### Epitelio cúbico simple

- Recubre los túbulos renales, los conductos de algunas glándulas y el tracto reproductivo
- Tiene funciones de absorción y secreción; desplazamiento de materiales

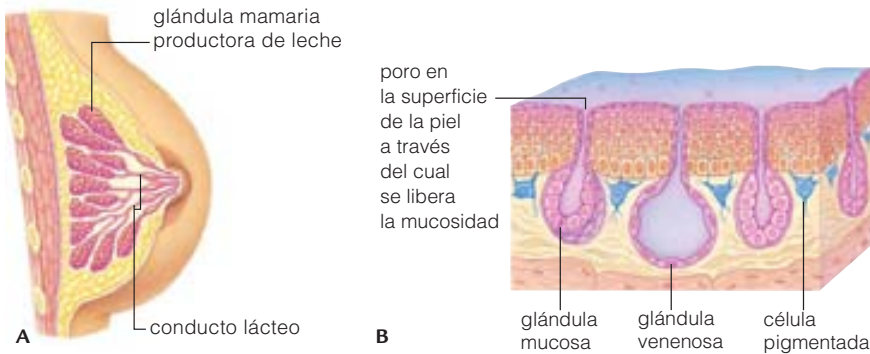


#### Epitelio cilíndrico simple

- Recubre algunas vías respiratorias y partes del intestino
- Tiene funciones de absorción, secreción y protección



**Figura 28.5** Micrografías y dibujos de tres tipos de epitelios simples, con ejemplos de sus funciones y su ubicación.



**Figura 28.6** Epitelio glandular. **A** Mama de mujer en periodo de lactancia. Se observan las glándulas mamarias que producen leche. Estas glándulas y los conductos lácteos que llevan la leche a la superficie del cuerpo son de tejido epitelial. **B** Epitelio glandular de una rana tropical (*Dendrobates azureus*) que secreta un veneno paralizante. La piel de todas las ranas venenosas, rica en pigmentos, tiene colores y patrones vívidos que evolucionaron como señal de advertencia. En esencia, dicen a los depredadores, "Ni se te ocurra atacarme".

Sólo el tejido epitelial contiene células glandulares. Estas células secretan algunas sustancias con funciones fuera de la célula. En la mayoría de los animales, algunas células secretoras se agrupan formando glándulas pluricelulares que liberan sustancias sobre la piel, o hacia alguna cavidad o líquido del cuerpo.

Las **glándulas exocrinas** tienen conductos o tubos para transmitir sus secreciones hacia una superficie interna o externa. Las secreciones exocrinas incluyen mucosidad, saliva, lágrimas, enzimas digestivas, cera de los oídos y leche materna (figura 28.6A). En algunos animales, como las ranas venenosas, se observan conductos exocrinos que secretan un veneno que protege al animal contra los depredadores (figura 28.6B).

Las **glándulas endocrinas** carecen de conductos. Liberan moléculas señalizadoras, llamadas hormonas, hacia algún líquido corporal. Con mayor frecuencia, las hormonas entran al torrente sanguíneo para ser distribuidas a todo el cuerpo.

Las garras, las uñas, las pezuñas, la piel, el pelo, los picos y las plumas se derivan todos del epitelio. Estas estructuras se forman cuando células epiteliales especializadas producen grandes cantidades de la proteína llamada queratina. La parte visible de una pezuña, del pelo o de las plumas está formada por los restos de las células de este tipo (figura 28.7).

### Carcinomas: células cancerosas epiteliales

Los animales adultos producen pocas células musculares o nerviosas nuevas, pero renuevan sus células epiteliales de manera constante. Por ejemplo, todos los días el cuerpo humano pierde células de la piel y vuelve a producir otras nuevas para reempla-

**glándula endocrina** Molécula que se compone principalmente de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en una proporción de 1:2:1.

**glándula exocrina** Glándula que secreta leche, sudor, saliva o alguna otra sustancia a través de un conducto.

**membrana basal** Capa de secreciones que une a un epitelio con un tejido subyacente.

**microvellos** Delgadas proyecciones de la membrana plasmática; aumentan el área superficial de algunas células epiteliales.

**tejido epitelial** Tejido animal similar a una capa que cubre las superficies externas del cuerpo y recubre los tubos y cavidades internos.

**Figura 28.7** Las plumas de esta ave y la cubierta callosa de su pico son estructuras ricas en queratina producidas por un epitelio. El pelo, la piel, las garras y las pezuñas también se derivan del epitelio.



zarlas. Un adulto pierde alrededor de 0.7 kilogramos de piel al año. De manera similar, tu recubrimiento intestinal es reemplazado cada cuatro a seis días. Todas estas divisiones celulares aumentan la posibilidad de que haya errores en la replicación del ADN que pueden causar cáncer. Como resultado, el epitelio es el tejido animal que tiene más probabilidades de presentar cáncer.

Un cáncer de célula epitelial recibe el nombre de carcinoma. Cerca de 95 por ciento de los cánceres cutáneos son carcinomas. Los cánceres de mama suelen ser carcinomas de células epiteliales que recubren los conductos lácteos o del epitelio glandular de la mama. La mayoría de los cánceres pulmonares se derivan del epitelio de recubrimiento pulmonar.

### Para repasar en casa ¿Qué funciones tiene el tejido epitelial?

- Los epitelios son tejidos similares a capas que recubren la superficie del cuerpo y sus cavidades, conductos y tubos. Tienen funciones de protección, absorción y secreción. Algunos epitelios presentan cilios o microvellos en la superficie.
- Las glándulas son órganos secretorios derivados del epitelio. Las glándulas exocrinas secretan el material a través de un conducto sobre una superficie corporal o una cavidad del cuerpo. Las glándulas endocrinas secretan hormonas hacia la sangre.
- Las células epiteliales especializadas que producen gran cantidad de la proteína queratina, y son la fuente del pelo, las uñas, las pezuñas y las plumas.
- Los tejidos epiteliales experimentan un recambio continuo y son los sitios donde se presenta el cáncer con mayor frecuencia.

## 28.4 Tejidos conectivos

- Los tejidos conectivos sirven como “conectores” en el organismo. Tienen funciones estructurales de soporte, enlace y separación, y en ciertos casos aíslan otros tejidos. Son los tejidos más abundantes y están distribuidos por todo el cuerpo.
- Vínculos a Síntesis de grasas 7.7, Matriz extracelular 4.11

El **tejido conectivo** está formado por células dispersas dentro de una matriz extracelular hecha de sus propias secreciones. Este tejido se describe por el tipo de células que contiene y la composición de su matriz extracelular. Hay dos tipos de tejido conectivo blando: laxo y denso. El cartílago, el tejido óseo, el tejido adiposo y la sangre son tejidos conectivos especializados.

### Tejidos conectivos blandos

Los tejidos conectivos laxo y denso tienen los mismos componentes pero en diferentes proporciones y ordenamientos. En ambos, las células más abundantes son los fibroblastos, los cuales secretan carbohidratos complejos y fibras de las proteínas estructurales colágeno y elastina.

El tipo más común de tejido conectivo en el cuerpo de los vertebrados es el **tejido conectivo laxo**. Mantiene los órganos y los epitelios en su sitio, y sus fibroblastos y fibras se encuentran dispersos a través de la matriz (**figura 28.8A**).

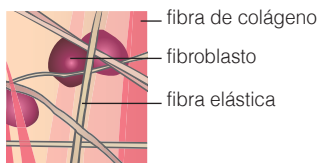
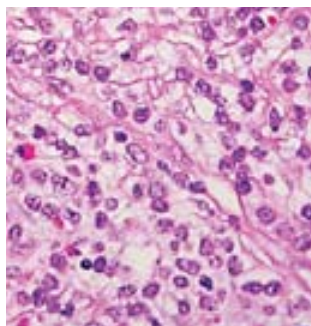
En el **tejido conectivo denso irregular**, la matriz está llena de fibroblastos y fibras de colágeno orientadas de diversos modos, como se observa en la **figura 28.8B**. El tejido conectivo denso irregular constituye las capas de la piel profunda. Da apoyo a los

músculos intestinales y también forma cápsulas alrededor de los órganos que no se estiran, como los riñones.

El **tejido conectivo denso regular** tiene fibroblastos en filas ordenadas entre los macizos paralelos y fuertemente empacados de las fibras (**figura 28.8C**). Esta organización ayuda a impedir que el tejido se rompa cuando sufre tensiones mecánicas. Los tendones y ligamentos están conformados más que nada de tejido conectivo denso regular. Los tendones conectan el músculo esquelético con los huesos. Los ligamentos unen los huesos entre sí y se estiran más que los tendones. Las fibras elásticas en la matriz del ligamento facilitan su movimiento en torno a las articulaciones.

### Tejido conectivo especializado

El **cartílago** tiene una matriz de fibras de colágeno y glucoproteínas de consistencia elástica y resistente a la compresión. Las células secretan la matriz que las aprisiona (**figura 28.8D**). Los tiburones tienen un esqueleto cartilaginoso. En los embriones humanos, el cartílago constituye el modelo para el esqueleto en desarrollo, y más adelante el hueso lo reemplaza casi en su totalidad. Después del nacimiento, el cartílago sigue sosteniendo el oído externo, la nariz y la garganta. Sirve de amortiguador en las articulaciones y absorbe los choques entre las vértebras. Los vasos sanguíneos no penetran al cartílago, como ocurre con otros tejidos conectivos. Como resultado, es preciso que los nutrientes y el oxígeno se difundan desde los vasos sanguíneos de tejidos cercanos. Las células del cartílago no suelen dividirse en la etapa adulta. Por lo tanto, el cartílago lesionado no se repara por sí mismo, como ocurre con otros tipos de tejido conectivo.

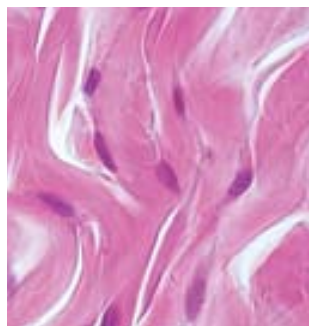


#### A Tejido conectivo laxo

Los fibroblastos y otras células se encuentran dispersas en esta matriz fangosa con no muchas fibras

**Ubicaciones comunes** Por debajo de la piel y la mayoría de los epitelios

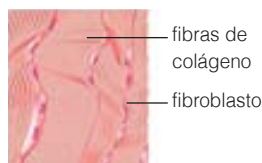
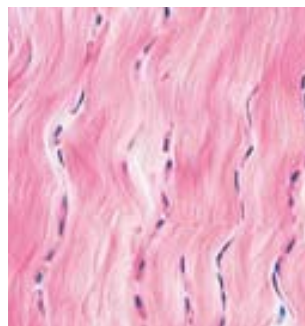
**Funciones** Elasticidad, difusión



**B Tejido conectivo denso irregular** Contiene fibroblastos en una matriz semisólida con muchas fibras de colágeno entretejidas con ellos

**Ubicaciones comunes** En la piel y en las cápsulas en torno a algunos órganos

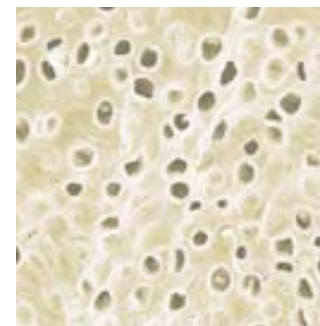
**Funciones** Apoyo estructural



**C Tejido conectivo denso regular** Contiene fibroblastos en filas entre los macizos paralelos y apretados de muchas fibras de colágeno

**Ubicaciones comunes** Tendones y ligamentos

**Funciones** Fuerza, elasticidad



**D Cartílago** Contiene condrocitos y fibras de colágeno en una matriz elástica

**Ubicaciones comunes** La nariz, los extremos de los huesos largos, las vías respiratorias, el esqueleto de los peces cartilagosos, el embrión de los vertebrados

**Funciones** Soporte y protección; constituye una superficie de baja fricción para el movimiento de las articulaciones

**Figura 28.8 Animada** Tejidos conectivos.



El **tejido adiposo** es el principal depósito de energía del cuerpo. La mayoría de las células puede transformar el exceso de azúcares y lípidos en pequeñas gotas de grasa (sección 7.7). Sin embargo, sólo las células de este tejido se abultan con la grasa almacenada hasta el grado en que el núcleo queda a un lado y aplanado (**figura 28.8E**). Las células adiposas tienen poca matriz entre ellas. Los pequeños vasos sanguíneos que corren a través del tejido conducen las grasas desde y hacia las células. Además de su papel de almacenamiento de energía, el tejido adiposo sirve de amortiguador y protege partes del cuerpo, mientras que la capa de dicho tejido bajo la piel tiene funciones aislantes para mantener la temperatura interna del cuerpo dentro de un rango óptimo.

El **tejido óseo** es un tejido conectivo con células vivas apriionadas en sus propias secreciones de calcio endurecidas (**figura**

**28.8F**). Es el principal tejido que constituye los huesos, que son órganos que interaccionan con los músculos para mover el cuerpo. Los huesos también dan soporte y protección a los órganos internos blandos. Las células de la sangre se forman en el interior esponjoso de algunos huesos.

La **sangre** es considerada tejido conectivo porque sus componentes celulares (eritrocitos, leucocitos y plaquetas) descienden de las células madre en el hueso (**figura 28.8C**). Los eritrocitos llenos de hemoglobina transportan el oxígeno. Los leucocitos defienden al cuerpo contra los patógenos. Las plaquetas tienen funciones de formación de coágulos. Los componentes celulares de la sangre viajan flotando en el plasma, una matriz de líquido extracelular que consiste en agua con proteínas, nutrientes, gases y otras sustancias disueltas en ella.

**cartílago** Tejido conectivo con células rodeadas de una matriz de consistencia elástica hecha de sus propias secreciones.

**sangre** Tejido conectivo líquido que consta de plasma y células que se forman dentro de los huesos.

**tejido adiposo** Tejido conectivo que se especializa en el almacenamiento de grasa.

**tejido conectivo** Tejido animal con matriz extracelular extensa; tiene funciones estructurales y de soporte.

**tejido conectivo denso irregular** Tejido conectivo con fibras arregladas de forma asimétrica y fibroblastos dispersos entre ellas.

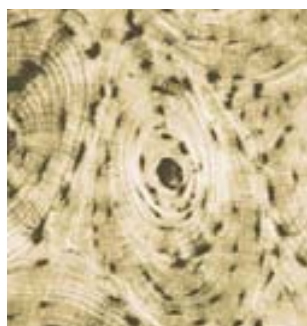
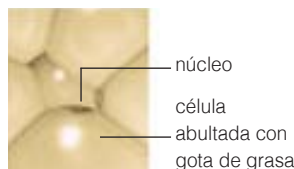
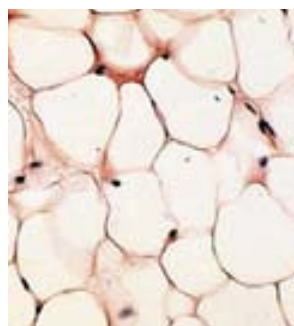
**tejido conectivo denso regular** Tejido conectivo con fibroblastos ordenados entre arreglos paralelos de fibras.

**tejido conectivo laxo** Tejido conectivo con relativamente pocos fibroblastos y fibras dispersos en su matriz.

**tejido óseo** Tejido conectivo con células rodeadas de una matriz endurecida con minerales de sus propias secreciones.

### Para repasar en casa ¿Qué es el tejido conectivo?

- ▶ El tejido conectivo da apoyo y protección, organiza y aísla a otros tejidos. Está conformado por células dentro de una matriz extracelular. Con excepción de la sangre, los otros tipos de tejido conectivo contienen fibroblastos.
- ▶ La matriz del tejido conectivo laxo contiene fibroblastos y fibras en proporciones y ordenamientos característicos.
- ▶ El cartílago, el hueso, el tejido adiposo y la sangre son tejidos conectivos especializados. El cartílago y el hueso son ambos materiales estructurales. El tejido adiposo es un depósito de energía almacenada. La sangre es tejido conectivo líquido y transporta materiales.



**E Tejido adiposo** Células grasas grandes, firmemente empacadas y con poca matriz extracelular

**Ubicación común** Bajo la piel, por alrededor del corazón y los riñones

**Funciones** Almacenamiento de energía, aislamiento, acolchonamiento

**F Tejido óseo** Formado por fibras de colágeno, osteocitos en el interior de cámaras dentro de una extensa matriz extracelular endurecida por calcio

**Ubicación** Constituye el esqueleto de los vertebrados

**Funciones** Movimiento, soporte, protección

**G Sangre** Plasma líquido rico en proteínas con componentes celulares

**Ubicación** Dentro de los vasos sanguíneos

**Funciones** Distribuye gases y nutrientes esenciales, y retira los desechos

- › Los vertebrados tienen tres tipos de tejido muscular: músculo esquelético, músculo cardíaco y músculo liso. Cada tipo tiene propiedades singulares que reflejan sus funciones.
- ◀ Vínculo a Uniones de espacios 4.11

En los tejidos musculares, las células se contraen (se acortan) en respuesta a un estímulo, y después se relajan y se alargan de manera pasiva. Las contracciones coordinadas de capas o anillos de músculo permiten el movimiento del cuerpo o la transferencia de material por todo el organismo. Hay tejido muscular en casi todos los animales, pero de momento nos concentraremos en el ordenamiento de este tipo de tejido en los vertebrados.

### Músculo esquelético

El **tejido muscular esquelético**, compañero funcional del hueso (o el cartílago), ayuda a mover y mantener la posición del cuerpo y sus partes. El tejido de músculo esquelético tiene arreglos paralelos de fibras musculares largas y cilíndricas (**figura 28.9A**). Las fibras no son células únicas. Se forman durante el desarrollo embrionario, cuando los grupos de células se fusionan. Cada fibra contiene núcleos múltiples entre largas tiras con filamentos y filamentos de unidades contráctiles. Estas filamentos dotan al músculo esquelético de una apariencia estriada o similar a tiras.

El tejido de músculo esquelético constituye alrededor de 40 por ciento del peso de un ser humano promedio. Se activa a través de reflejos, pero también podemos hacer que se contraiga de manera voluntaria. Por eso los músculos esqueléticos suelen llamarse músculos “voluntarios”.

### Músculo cardíaco

El **tejido del músculo cardíaco** se encuentra sólo en la pared del corazón (**figura 28.9B**). Al igual que el músculo esquelético, tiene apariencia estriada, pero a diferencia de éste tiene células en forma ramificada. Las células del tejido del músculo cardíaco se unen por los extremos, y las uniones adherentes impiden que

éstos se separen durante las fuertes contracciones. Las señales para la contracción atraviesan con rapidez de una célula a otra a través de uniones de espacios a todo lo largo de las mismas. Las señales hacen que todas las células del tejido del músculo cardíaco se contraigan como una unidad.

Se dice que el músculo cardíaco y el músculo liso son músculos “involuntarios”, porque la mayoría de las personas no puede hacer que éstos se contraigan por voluntad propia.

### Músculo liso

Encontramos capas de **tejido muscular liso** en la pared de algunos vasos sanguíneos y de algunos órganos internos blandos, como el estómago, el útero y la vejiga. Las células no ramificadas de este tejido contienen un núcleo en el centro y se estrechan en ambos extremos (**figura 28.9C**). Las unidades contráctiles no están dispuestas de forma repetida y ordenada, de modo que el tejido de músculo liso no tiene apariencia estriada. El músculo liso se contrae más despacio que el músculo esquelético, pero sus contracciones pueden sostenerse más tiempo. Las contracciones del músculo liso impulsan el material por el intestino, ajustan el diámetro de algunos vasos sanguíneos y cierran los esfínteres. El esfínter es un anillo de músculo en un órgano tubular.

**tejido del músculo cardíaco** Músculo de la pared del corazón.

**tejido muscular esquelético** Músculo que interacciona con el hueso para desplazar las partes del cuerpo; se encuentra bajo control voluntario.

**tejido muscular liso** Músculo que recubre los vasos sanguíneos y forma la pared de los órganos huecos.

### Para repasar en casa ¿Qué es el tejido muscular?

- › El tejido muscular está conformado por células que se contraen al recibir un estímulo.
- › El músculo esquelético está unido con los huesos y sirve para moverlos. El músculo cardíaco sólo se encuentra en las paredes del corazón. Los vasos sanguíneos y muchos órganos internos blandos tienen músculo liso en sus paredes.



#### A Músculo esquelético

- Células largas, multinucleadas y cilíndricas con tiras visibles (estrías)
- Interaccionan con el hueso para producir el movimiento y mantener la postura
- Se activa de manera refleja, pero también se encuentra bajo control voluntario

#### B Músculo cardíaco

- Está formado por células estriadas unidas extremo con extremo, y cada una presenta un núcleo único
- Sólo se encuentra en las paredes del corazón
- Las contracciones del mismo no se realizan en forma voluntaria

#### C Músculo liso

- Presenta células con núcleo único, extremos que se estrechan y sin estrías
- Se encuentra en las paredes de algunos vasos sanguíneos, en vías digestivas, vías reproductivas, la vejiga y otros órganos huecos
- Su contracción no se encuentra bajo control voluntario

**Figura 28.9 Animada** Tejido muscular.

## 28.6 Tejido nervioso

- El tejido nervioso detecta cambios del ambiente interno o externo, integra información y controla la actividad de músculos y glándulas.

El **tejido nervioso** está hecho de células señalizadoras especializadas, llamadas **neuronas**, y las células que les dan apoyo. Una neurona tiene un cuerpo celular con un núcleo y otros organelos (figura 28.10). Proyectándose del cuerpo de las células se observan largas extensiones del citoplasma que le permiten recibir y enviar señales electroquímicas.

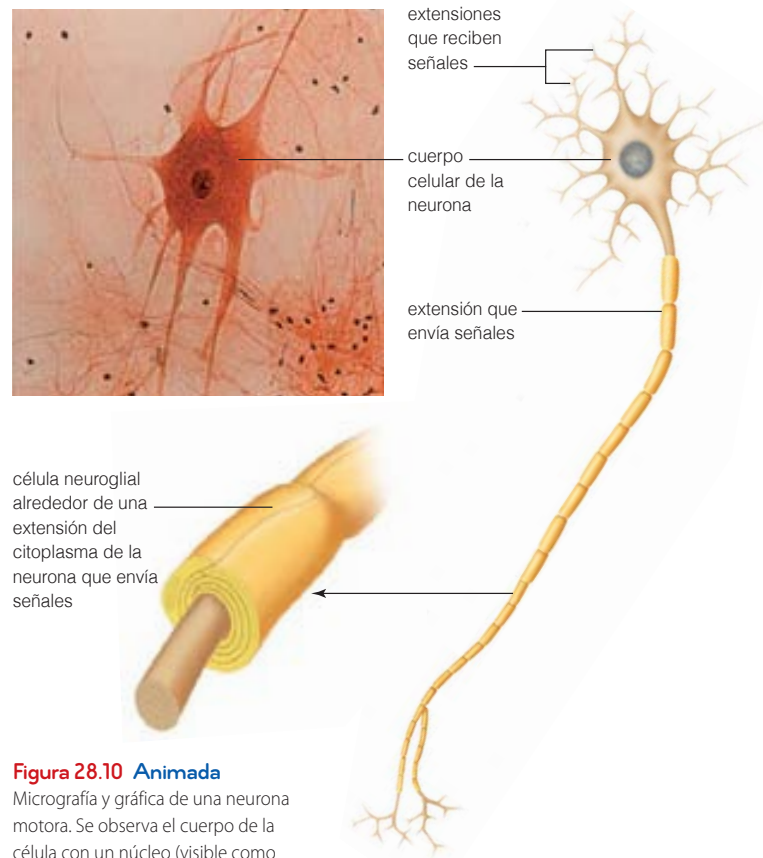
Cuando la neurona recibe un estímulo suficiente, una señal eléctrica viaja a lo largo de su membrana plasmática hasta los extremos de ciertas extensiones del citoplasma. En este sitio, la señal eléctrica provoca la liberación de moléculas señalizadoras químicas. Estas moléculas se difunden a través de un pequeño espacio hasta una neurona, fibra muscular o célula de una glándula adyacente, y modifican el comportamiento de las mismas.

Tu sistema nervioso tiene más de 100 mil millones de neuronas. Hay tres tipos de las mismas. Las neuronas sensoriales se excitan por estímulos específicos como la luz o la presión. Las interneuronas reciben e integran la información sensorial. Almacenan información y coordinan las respuestas a los estímulos. En los vertebrados, las interneuronas suelen encontrarse en el cerebro y la médula espinal. Las neuronas motoras transmiten órdenes del cerebro y la médula espinal a las glándulas y células musculares (figura 28.11).

Las células neurogliales, llamadas también neuroglía, mantienen a las neuronas ubicadas en el sitio correcto y les dan apoyo metabólico. Constituyen una porción significativa del tejido nervioso. Más de la mitad del volumen del cerebro son neuroglía. Las células neurogliales también se encuentran alrededor de las extensiones de citoplasma que envían señales en la mayoría de las neuronas motoras. Actúan como aislante y aceleran la velocidad a la cual viajan las señales.

**neurona** Una de las células que constituyen las líneas de comunicación del sistema nervioso; transmite señales eléctricas a lo largo de su membrana plasmática y se comunica con otras células mediante mensajes químicos.

**tejido nervioso** Tejido animal formado por neuronas y células de apoyo; detecta los estímulos y controla las respuestas a los mismos.



**Figura 28.10 Animada**

Micrografía y gráfica de una neurona motora. Se observa el cuerpo de la célula con un núcleo (visible como mancha oscura) y extensiones del citoplasma. Cierta tipo de célula neuroglial recubre y aísla la extensión emisora de señales.

### Para repasar en casa ¿Qué es el tejido nervioso?

- El tejido nervioso está conformado por neuronas y células de apoyo. Los diversos tipos de neuronas detectan estímulos específicos, integran información y emiten o transmiten órdenes a otros tejidos.
- Las células de apoyo en el tejido nervioso son llamadas células neurogliales o neuroglía. Constituyen gran parte del volumen del tejido nervioso.



**Figura 28.11** Ejemplo de la interacción coordinada entre el tejido del músculo esquelético y el tejido nervioso.

Las interneuronas del cerebro de este camaleón calculan la distancia y dirección del vuelo de la apetitosa mosca.

En respuesta a ese estímulo, las señales de las interneuronas fluyen a lo largo de ciertas neuronas motoras y llegan a las fibras musculares ubicadas en la larga lengua de este animal. La lengua se desenrolla con rapidez y precisión para llegar al punto exacto donde se encuentra la mosca.

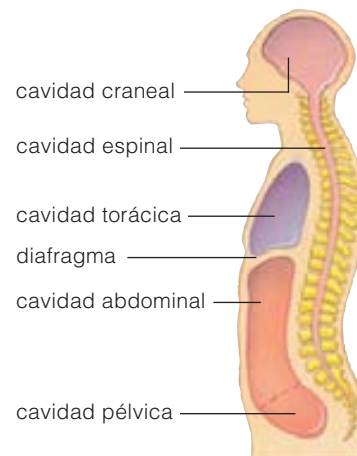


## 28.7 Órganos y sistemas de órganos

- › Los órganos suelen estar constituidos por los cuatro tipos de tejidos y son los componentes de un sistema de órganos.
- ◀ Vínculo a Planos corporales de los animales 23.2

### Órganos en cavidades corporales

Muchos órganos humanos están ubicados dentro de las cavidades del cuerpo. Al igual que otros vertebrados, los humanos son bilaterales y tienen una cavidad corporal recubierta, conocida como celoma (sección 23.2). Una capa de músculo liso llamada diafragma divide el celoma humano en la cavidad torácica superior y la cavidad torácica inferior, que contiene la región abdominal y la pélvica (figura 28.12). El corazón y los pulmones se encuentran en la cavidad torácica. Los órganos digestivos como el estómago, los intestinos y el hígado se encuentran en la cavidad abdominal. La vejiga y los órganos reproductivos se encuentran en la cavidad pélvica. La cavidad craneal de la cabeza contiene el cerebro, y la cavidad espinal de la espalda contiene la médula espinal. Estas dos últimas cavidades no se derivan del celoma.



**Figura 28.12** Principales cavidades del cuerpo que contienen a los órganos del ser humano.

›› **Adivina:** ¿Cuáles órganos se encuentran en cavidades corporales que no forman parte del celoma?

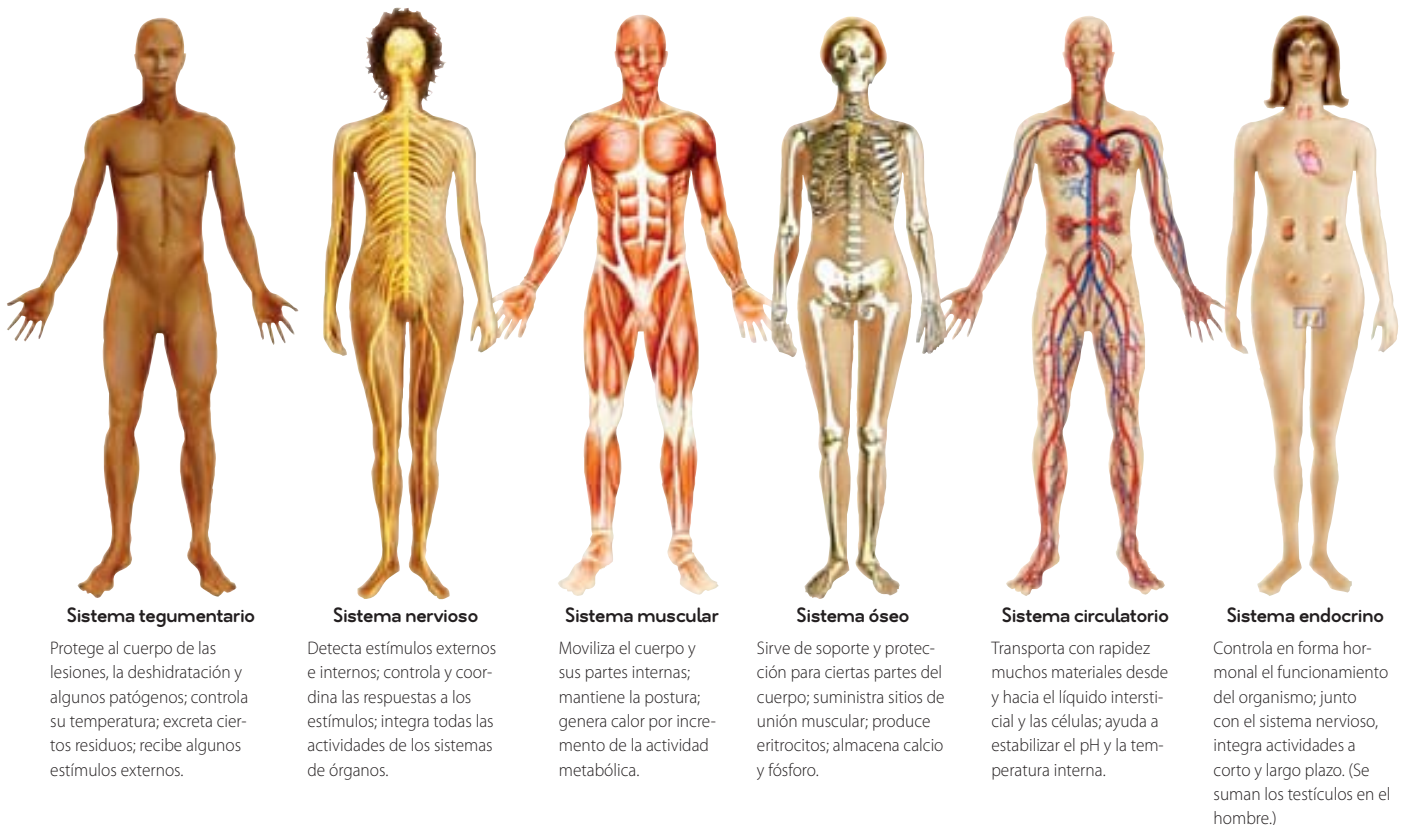
Respuesta: La médula espinal y el cerebro

### Sistemas de órganos de los vertebrados

En la figura 28.13 se presentan los 11 sistemas de órganos del cuerpo humano. Otros vertebrados tienen los mismos sistemas, que llevan a cabo las mismas funciones. De manera colectiva, los sistemas de órganos del cuerpo del vertebrado presentan división de trabajo, o comparten funciones.

Los sistemas de órganos realizan diversas tareas de manera coordinada. Por ejemplo, diversos sistemas de órganos interactúan para suministrar a las células materia prima esencial y retirar sus desechos (figura 28.14). El alimento y el agua entran al cuerpo a través del sistema digestivo, que incluye órganos digestivos como

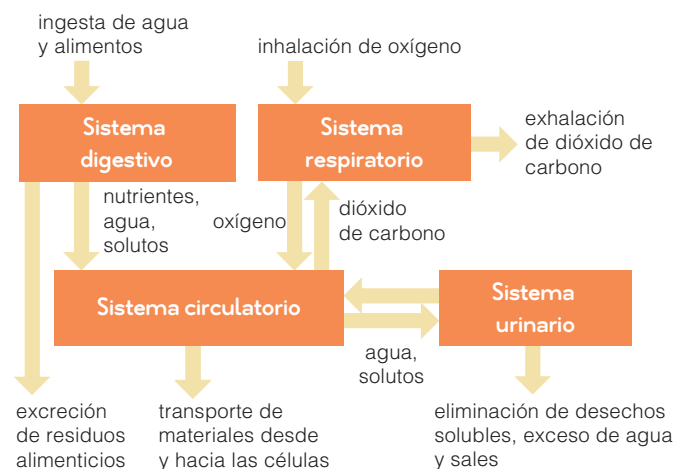
**Figura 28.13 Animada** Abajo, los sistemas de órganos del cuerpo humano y sus funciones.



el estómago y el intestino, y también órganos que ayudan a la digestión como el páncreas y la vesícula biliar. El aparato digestivo también elimina los desechos no digeridos.

El oxígeno penetra al organismo a través del sistema respiratorio, que incluye los pulmones y las vías respiratorias que conducen a ellos. El corazón y los vasos sanguíneos del sistema circulatorio aportan nutrientes y oxígeno a las células, y retiran desechos de dióxido de carbono y solutos de ellas. El sistema circulatorio aporta dióxido de carbono al aparato respiratorio, el cual lo elimina. El aparato circulatorio también desplaza el exceso de agua, sales y desechos solubles al sistema urinario. Los órganos del sistema urinario incluyen los riñones, que filtran los desechos sanguíneos y producen orina, y la vejiga, que almacena la orina hasta que es eliminada del cuerpo.

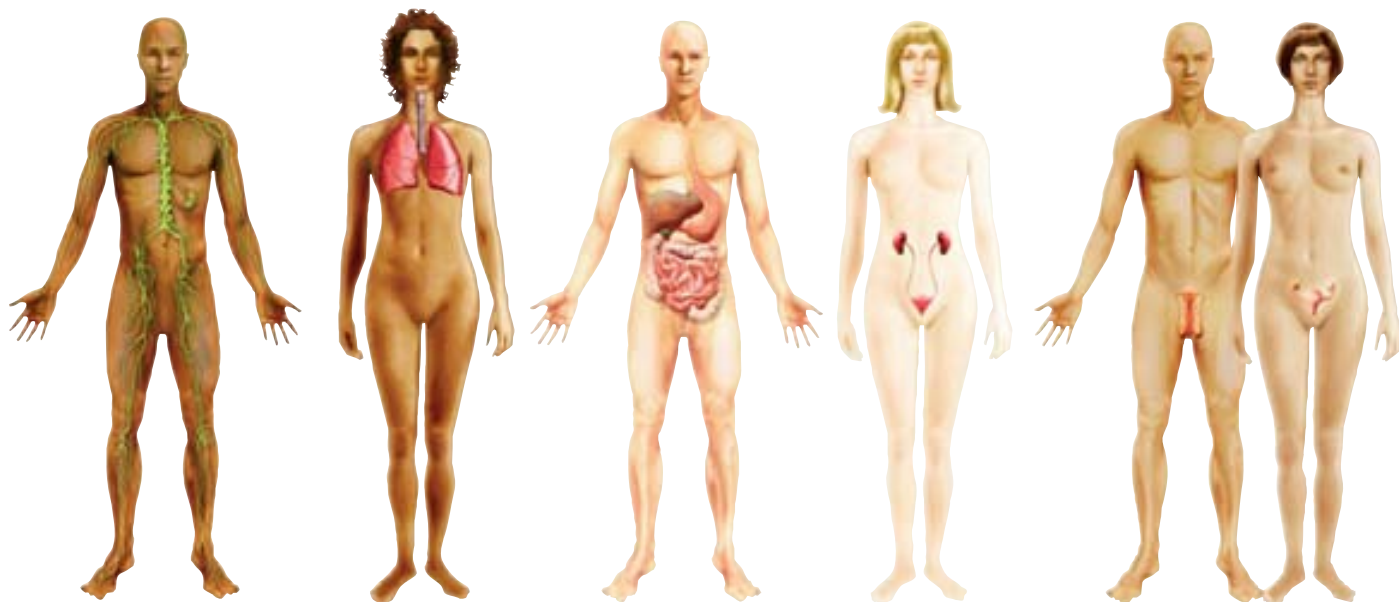
La **figura 28.14** no incluye el sistema nervioso, endocrino, muscular y óseo, pero éstos también ayudan a los vertebrados a obtener ciertas sustancias esenciales y eliminar desechos. Por ejemplo, el sistema nervioso detecta cambios en los niveles internos de agua, solutos y nutrientes. Las señales que envían el sistema nervioso y el sistema endocrino a los riñones, alientan la conservación o eliminación de agua. Las señales del sistema nervioso también producen movimiento, por ejemplo cuando el músculo esquelético interactúa con los huesos para desplazarte hacia una fuente de alimento o agua.



**Figura 28.14** Algunas de las maneras en que los sistemas de órganos interactúan para mantener el aporte de sustancias esenciales al cuerpo y eliminar los desechos indeseables. Otros sistemas de órganos que no se muestran también participan en estas tareas.

### Para repasar en casa ¿Qué son los órganos y los sistemas de órganos?

- ▶ Los órganos están conformados por tejidos múltiples y son los componentes de los sistemas de órganos. El funcionamiento coordinado de los sistemas de órganos mantiene vivo al cuerpo.



#### Sistema linfático

Recolecta y devuelve parte del líquido tisular al torrente sanguíneo; defiende al cuerpo contra infecciones y daños a los tejidos.

#### Sistema respiratorio

Aporta con rapidez oxígeno al líquido tisular que baña todas las células vivas; retira el dióxido de carbono desechado por las células; ayuda a regular el pH.

#### Sistema digestivo

Sirve para ingerir alimentos y agua; descompone de manera mecánica y química los alimentos, y absorbe pequeñas moléculas hacia el ambiente interno; elimina los residuos de los alimentos.

#### Sistema urinario

Mantiene el volumen y la composición del ambiente interno; excreta el exceso de líquidos y los desechos de la sangre.

#### Sistema reproductivo

Femenino: produce óvulos; tras la fertilización, proporciona un entorno protegido al feto y nutrientes para su desarrollo.  
Masculino: produce y transfiere espermatozoides a la mujer. Las hormonas de ambos sistemas también influyen en otros sistemas de órganos.

## 28.8 Descripción detallada de un órgano: la piel humana

- › En los vertebrados, el sistema tegumentario está conformado por la piel, las estructuras que se derivan de la piel y una capa subyacente de tejido conectivo y adiposo.
- ◀ Vínculo a Adaptaciones a la vida terrestre 24.4

De todos los órganos de los vertebrados, la superficie externa del cuerpo, llamada piel, es la que tiene una mayor área superficial. La piel tiene dos capas, la epidermis superior, que es delgada, y la dermis, que se encuentra debajo de ella (figura 28.15). La dermis conecta con la hipodermis, una capa de tejido conectivo y adiposo.

La piel de los vertebrados tiene muchas funciones. Contiene receptores sensoriales que mantienen al cerebro informado de las condiciones externas. La piel sirve como barrera para mantener fuera a los patógenos y ayuda a controlar la temperatura interna. En los vertebrados terrestres, la piel también ayuda a la conservación de agua. En los humanos, la vitamina D se produce mediante reacciones que se realizan en la piel.

### Estructura de la piel

La **epidermis** es epitelio escamoso estratificado con abundantes uniones adherentes y sin matriz extracelular. La epidermis humana está formada en su mayor parte de queratinocitos, células que fabrican la proteína llamada queratina, que es repelente al agua.

Las divisiones de las células por mitosis en las capas profundas de la epidermis producen de manera continua nuevos queratinocitos que desplazan a las células más antiguas hacia arriba, es decir, hacia la superficie de la piel. A medida que las células ascienden, se aplanan, pierden su núcleo y mueren. Las células muertas en la superficie de la piel forman una capa resistente a las abrasiones que ayuda a evitar las pérdidas de agua.

Los melanocitos, otro tipo de célula de la epidermis, fabrican pigmentos llamados melaninas y se los donan a los queratinocitos.

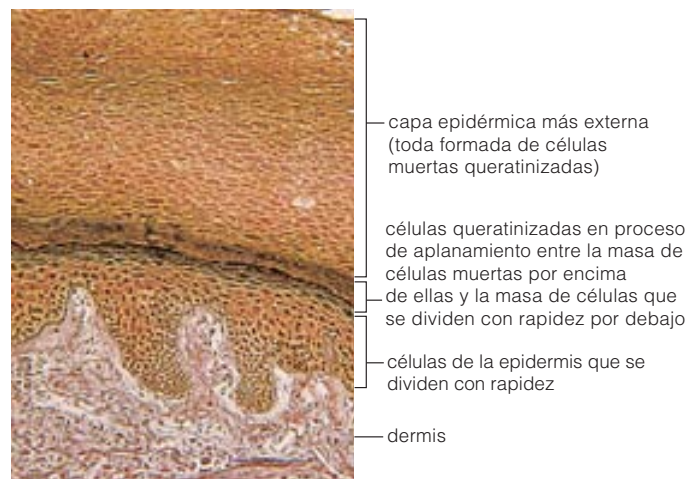
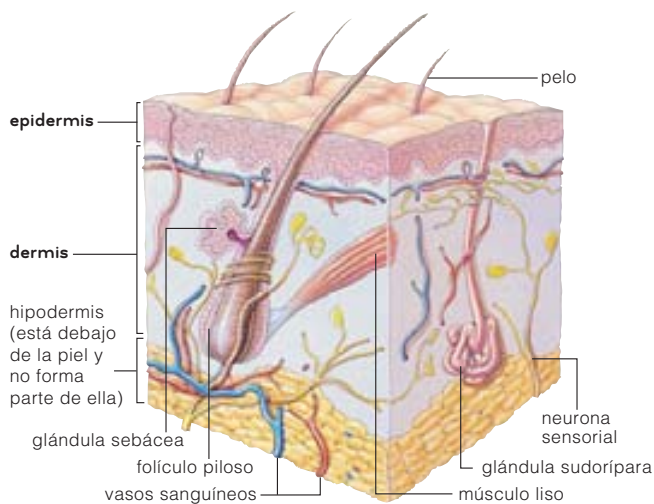
Las variaciones en el color de la piel se deben a diferencias en la distribución y actividad de los melanocitos, y en el tipo de melanina que producen. Una melanina es de marrón a negra, mientras que otra es de roja a amarilla. El efecto de los melanocitos se observa en la enfermedad llamada vitiligo, un trastorno de la piel en el cual la destrucción de estas células da lugar a parches cutáneos claros (figura 28.16).

La mayor parte de la **dermis** está hecha de tejido conectivo denso con fibras de elastina resistentes a la elongación y fibras de colágeno de apoyo. Los vasos sanguíneos, los vasos linfáticos y los receptores sensoriales están entretejidos en la dermis. La dermis es mucho más gruesa que la epidermis, y más resistente a los desgarres. El cuero es dermis de animales que ha sido tratada con productos químicos para preservarla.

Las glándulas sudoríparas constan de células de la epidermis que emigraron a la dermis durante el desarrollo temprano. El sudor que se cretan es más que nada agua. La evaporación de sudor ayuda a enfriar la superficie del cuerpo cuando la temperatura es alta.

El tejido epitelial incrustado en la dermis también forma folículos pilosos. La base de un folículo piloso contiene células vivas de pelo. Éstas se dividen cada 24 a 72 horas, por lo que están entre las células del cuerpo que se dividen con mayor rapidez. A medida que se dividen, empujan a las células por encima de ellas, alargando el pelo. La parte del pelo que se extiende más allá de la superficie de la piel está formada por restos de células muertas ricos en queratina. Hay un músculo liso unido a cada pelo. El pelo toma una posición vertical cuando el músculo se contrae de manera refleja en respuesta al frío o al miedo.

Las secreciones de la glándula sebácea que se encuentra junto a cada folículo capilar mantienen el pelo y la piel que lo rodea suaves y sedosos. Las glándulas sebáceas también constan de tejido epitelial que emigró hacia la dermis durante el desarrollo.



A

B

**Figura 28.15 Animada** **A** Estructura de la piel. Sus diversos componentes, como las glándulas, difieren de una región del cuerpo a otra. **B** Sección a través de la piel humana.



## Efectos de la luz solar en la piel

La melanina que produce la piel tiene funciones de filtro solar, absorbiendo las radiaciones ultravioleta (UV) que de lo contrario dañarían las capas subyacentes de la piel. Cuando una parte de piel queda expuesta a la luz solar, los melanocitos de esa zona fabrican una mayor cantidad de melanina, un pigmento de color marrón negruzco, por lo que la piel se “broncea”.

Es bueno que la piel tenga un poco de exposición a la luz UV, pues esto estimula la producción de una molécula que el cuerpo convierte más tarde en vitamina D. El cuerpo necesita esta vitamina para absorber los iones calcio de los alimentos. Sin embargo, la exposición UV también provoca la descomposición de folato, una de las vitaminas D. Entre otros problemas, la deficiencia de folato durante el desarrollo daña el sistema nervioso.

Es probable que las variaciones en el color de la piel entre las poblaciones humanas hayan evolucionado como adaptaciones a diferencias en la exposición a la luz solar. La especie humana surgió en el África ecuatorial, sitio donde los rayos solares son intensos y la duración del día no se reduce tanto en el invierno. En este ambiente, la piel, rica en melanina, protegía al folato y aún fabricaba suficiente vitamina D. Después algunos humanos se desplazaron a regiones más al norte, donde la luz solar es menos intensa, los días son cortos en el invierno y la gente pasa más tiempo en el interior o cubierta de ropa. En estas circunstancias, la piel con menos melanocitos resulta una ventaja. Este tipo de piel permite que el organismo reciba suficiente luz solar como para realizar una producción adecuada de vitamina D, incluso durante los inviernos fríos y oscuros.

Las personas de piel clara a menudo sufren quemaduras de sol antes de broncearse. La piel oscura confiere mejor protección que la piel clara, pero en cualquier persona la exposición prolongada o repetida a rayos UV daña el colágeno y provoca que las fibras de elastina formen grupos. La piel bronceada de manera crónica se hace menos resistente y comienza a adquirir apariencia de cuero para calzado. La luz UV daña el ADN, y esto incrementa el riesgo de cáncer de la piel. El melanoma, que es el cáncer más peligroso de la piel, surge cuando los melanocitos se dividen sin control.

## Efectos de la edad

A medida que las personas envejecen, las células de su epidermis se dividen con menor frecuencia. Las secreciones glandulares que mantenían a la piel suave y flexible se reducen. El grosor y la elasticidad de la dermis declinan a medida que el colágeno y las fibras de elastina escasean. Aparecen arrugas permanentes en sitios donde las expresiones faciales sólo producían pliegues temporales.

Como hemos señalado, el bronceado excesivo acelera el envejecimiento de la piel. El tabaquismo ejerce un efecto parecido: reduce el flujo de sangre a la piel, privándola de oxígeno y nutrientes. Los efectos nocivos del sol se manifiestan en las regiones expuestas a la luz solar, pero el tabaquismo daña la piel de todo el cuerpo.

**dermis** Capa profunda de la piel que consta de tejido conectivo y tiene nervios y vasos sanguíneos que la irrigan.

**epidermis** Capa de tejido más externa; en los animales, la capa epitelial de la piel.



**Figura 28.16** Vitiligo. Lee Thomas, un reportero de televisión afroamericano, padece vitiligo. La muerte de los melanocitos ha hecho que sus manos adquieran apariencia blanquecina y que aparezcan zonas blancas en su cara y en sus brazos.

## Cultivo de piel

La piel es el único órgano que se cultiva de forma artificial para emplearlo en diversas aplicaciones en medicina. Los sustitutos de piel cultivada se preparan usando el prepucio de lactantes que se obtiene en las circuncisiones rutinarias. El prepucio (tejido que cubre la punta del pene) constituye una fuente rica en queratinocitos y fibroblastos. Estas células se hacen crecer en un medio de cultivo con otros materiales biológicos, y los productos resultantes se emplean para cerrar heridas, ayudar a que las quemaduras sanen y cubrir llagas de pacientes con trastornos cutáneos.

A diferencia de la piel natural, los sustitutos de piel cultivados no tienen melanocitos, glándulas sudoríparas, glándulas sebáceas ni otras estructuras diferenciadas. El uso de células madre de la epidermis de adultos quizá algún día permita producir piel cultivada tan compleja como la piel real.

Los investigadores también tienen la ambiciosa esperanza de fabricar células madre a partir de la piel adulta. La manipulación de células cutáneas para que pierdan su diferenciación podría suministrar material inicial para reemplazar otros tipos de tejidos sin la controversia ocasionada por el uso de células madre embrionarias.

### Para repasar en casa ¿Qué es la piel y qué funciones tiene?

- › La piel es un componente del sistema tegumentario. Consta de una epidermis de tejido epitelial y una dermis de tejido conectivo denso con vasos sanguíneos y nervios que la recorren.
- › La piel tiene receptores sensoriales que informan al cerebro acerca del ambiente. También sirve como barrera contra los patógenos, ayuda a la producción de vitamina D y tiene funciones de regulación de temperatura.

- › Un sistema de retroalimentación negativa que incluye múltiples sistemas de órganos permite que el cuerpo mantenga su temperatura interna.
- › La comunicación entre las células es fundamental para la homeostasis.
- ◀ Vínculo a Calor metabólico 7.5

### Detección y respuesta al cambio

Como hemos explicado, la homeostasis es el proceso que permite mantener las condiciones del cuerpo dentro de ciertos límites. En los vertebrados, la homeostasis incluye interacciones entre los receptores sensoriales, el cerebro y los músculos y glándulas. Un **receptor sensorial** es una célula o componente celular que detecta un estímulo específico. Los receptores sensoriales que participan en la homeostasis tienen funciones similares a las de guardias internos, pues monitorean el cuerpo para detectar cambios, mientras que la información fluye de los receptores sensoriales de todo el cuerpo al centro integrador. En los vertebrados, el cerebro suele tener las funciones de integrador. Evalúa la información que recibe y envía señales a los efectores (músculos y glándulas) para que lleven a cabo cualquier acción necesaria para mantener al cuerpo funcionando de manera adecuada.

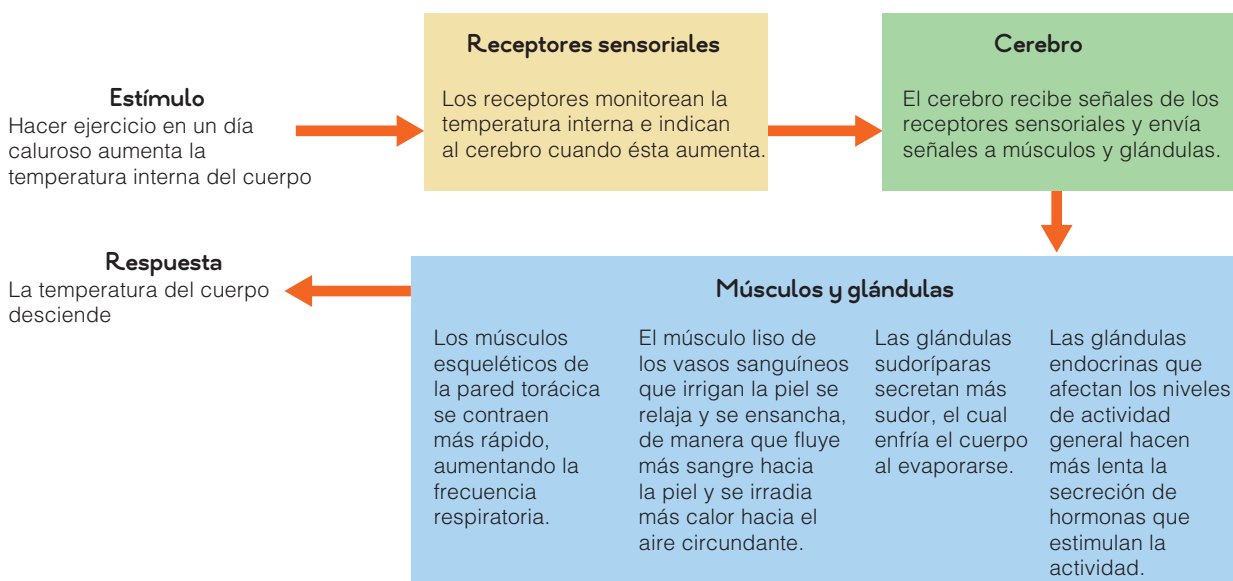
### Control de la temperatura corporal por retroalimentación negativa

La homeostasis suele involucrar una **retroalimentación negativa**, es decir, un proceso en el cual un cambio provoca una respuesta que contrarresta dicho cambio. Un ejemplo no biológico de retroalimentación negativa muy conocido es la manera en que funciona un calefactor con termostato. La persona fija en el termostato la temperatura que desea. Cuando la temperatura desciende por debajo del punto preestablecido, el calefactor se enciende y

emite calor. Cuando la temperatura llega al nivel deseado, el termostato apaga el calefactor. De manera similar, un mecanismo de retroalimentación negativa mantiene la temperatura interna de tu cuerpo en alrededor de 37 °C (98.6 °F).

Piensa en lo que ocurre cuando te ejercitas en un día caluroso. La actividad muscular genera calor y la temperatura interna del cuerpo se eleva (figura 28.17). Los receptores sensoriales de la piel detectan el incremento y envían señales al cerebro. El cerebro envía señales que provocan una respuesta del cuerpo. El flujo sanguíneo cambia, de modo que fluye más sangre desde el interior caliente del cuerpo hacia la piel. Este cambio maximiza la cantidad de calor que se desprende al aire circundante. De manera simultánea, las glándulas sudoríparas de la piel aumentan su producción. La evaporación de sudor ayuda a que la superficie del cuerpo se enfríe. Tu respiración es más rápida y profunda, acelerando la transferencia de calor desde la sangre en los pulmones hacia el aire. Los cambios hormonales hacen que te sientas más lento(a). A medida que tu nivel de actividad disminuye y la velocidad de pérdida de calor aumenta, tu temperatura desciende.

Los receptores de la piel también notifican al cerebro cuando hace frío en el ambiente. Entonces el cerebro envía señales que provocan la desviación del flujo sanguíneo, el cual se aleja de la piel y reduce las transferencias de calor a la superficie del cuerpo, pues en ese sitio se liberaría calor hacia el aire circundante. Al mismo tiempo, las contracciones reflejas del músculo liso de la piel provocan que el vello cutáneo quede erecto, dando lugar a la “piel de gallina”. El vello erecto aísla mejor al cuerpo que el vello aplanado. Cuando el frío se prolonga, el cerebro ordena a los músculos esqueléticos que se contraigan de 10 a 20 veces por segundo. Esta respuesta de tiritar aumenta en forma considerable la producción de calor por parte de los músculos.



**Figura 28.17 Animada** Mecanismo de retroalimentación negativa que reduce la temperatura corporal cuando ésta aumenta.

## Comunicación intercelular

Para que el cuerpo funcione como un todo integrado, las células deben comunicarse con sus vecinas, y a menudo con otras células más distantes. Las uniones de espacios permiten que las sustancias se transmitan con rapidez entre células adyacentes. Para la comunicación entre células más distantes, se emplean señales moleculares especiales. Algunas de estas señales se difunden por el líquido intersticial hacia las células cercanas, mientras que otras, como las hormonas, recorren largas distancias a través de los vasos sanguíneos.

La señalización intracelular suele llevarse a cabo en tres pasos. Primero, una molécula señalizadora se enlaza en forma reversible con un receptor. A menudo, los receptores son proteínas de membrana. Segundo, las señales son transducidas, lo que significa que se convierten en una forma que actúa dentro de la célula que recibe la señal. Tercero, la célula responde a la señal.

Por ejemplo, la **apoptosis** es un proceso de muerte celular programada y se inicia cuando las señales moleculares se enlazan con receptores en la superficie de la célula (figura 28.18). El enlace pone en movimiento una cadena de reacciones que dan lugar a la activación de enzimas autodestructivas. Algunas de estas enzimas destruyen proteínas estructurales como las proteínas del citoesqueleto y las histonas que organizan el ADN. Otras enzimas destruyen los ácidos nucleicos. Como resultado de estas actividades, la célula muere.

Durante el desarrollo, la apoptosis ayuda a esculpir las partes del cuerpo. Por ejemplo, algunas células mueren en las manos del feto mientras éste se desarrolla. Una mano embrionaria tiene apariencia similar a una pala; más adelante, la apoptosis de las células divide dicha pala para dar lugar a los dedos (figura 28.19).

**apoptosis** Mecanismo de muerte celular programada.

**receptor sensorial** Célula o componente celular que detecta un estímulo específico.

**retroalimentación negativa** Cambio que provoca una respuesta que contrarresta dicho cambio; mecanismo importante de la homeostasis.

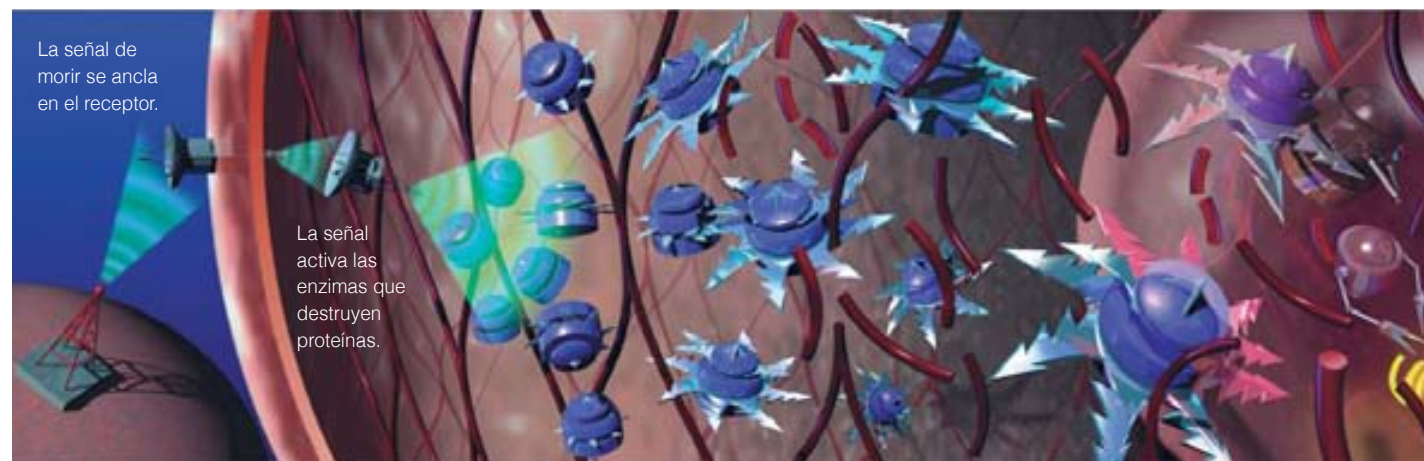


Figura 28.18 Ilustración artística de la apoptosis, que representa a las enzimas como hojas de cuchilla.

## Células madre (una vez más)

La fertilización *in vitro*, el proceso de unir óvulos con espermatozoides fuera del cuerpo humano, es una práctica común en las clínicas de fertilidad. Una vez efectuada la fertilización, algunas divisiones celulares dan lugar a un grupo de células más pequeño que un grano de arena. Este grupo se implanta en el útero de la madre o se congela para su uso posterior. En la actualidad se estima que hay alrededor de 500 mil embriones preimplantados de este tipo congelados. Muchos no serán implantados en el vientre de su madre, pero pueden ser fuente potencial de células madre, o de un niño si alguna mujer está dispuesta a llevar el embrión a término.

**¿Cómo votarías?** ¿Debería permitirse que los científicos iniciaran nuevos linajes de células madre embrionarias a partir de grupos de células humanas en etapa primaria producidos en clínicas de fertilidad pero que no se emplearán? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

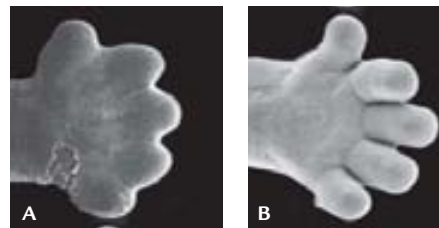


Figura 28.19 Animada Cómo se forman los dedos humanos. **A** A los 48 días de la fertilización, los dedos embrionarios están conectados por pliegues interdigitales. **B** Tres días más tarde, tras la apoptosis de las células que constituyen los pliegues membranosos, los dedos se separan.

## Para repasar en casa ¿Cómo mantiene el cuerpo la homeostasis y funciona como un todo integrado?

- La retroalimentación negativa impide que las condiciones dentro del cuerpo humano se desvíen demasiado de las condiciones óptimas.
- Las células del cuerpo se comunican entre sí mediante las Gap y produciendo moléculas señalizadoras que son enviadas a cortas, y mayores distancias.



## Resumen



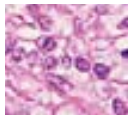
**Sección 28.1** Una **célula madre** puede dividirse para formar más células madre o diferenciarse para formar células especializadas. Las células madre embrionarias pueden producir cualquier tipo de célula del organismo. Después del nacimiento, las células madre son menos versátiles y sólo pueden formar determinados tipos de células. Los investigadores están probando diversos métodos para hacer que las células madre puedan formar tejidos que no se regeneran.



**Sección 28.2** La mayoría de los animales tienen cuatro tipos de tejidos que se organizan formando órganos y sistemas de órganos. El líquido **extracelular** sirve como ambiente interno del cuerpo. En los humanos, está formado por **líquido intersticial** y **plasma**. Las estructuras de los animales se han definido a partir de las restricciones físicas y la historia evolutiva.



**Sección 28.3** El **epitelio** tiene una superficie libre y la otra superficie secreta es la **membrana basal**. Algunas células epiteliales tienen cilios o **microvellos** en su superficie libre. Las glándulas están formadas por tejido epitelial. Las **glándulas endocrinas** no tienen conductos y secretan hormonas a la sangre. Las **glándulas exocrinas** secretan productos como la leche o las enzimas digestivas a través de conductos.



**Sección 28.4** Los **tejidos conectivos** “conectan” los tejidos entre sí, tanto de manera funcional como estructural. Los diversos tipos de este tejido mantienen unidos, organizan, dan apoyo, refuerzan, protegen y aíslan a otros tejidos. Todos los tipos de tejido conectivo contienen células dispersas en una matriz extracelular hecha de sus propias secreciones.

El **tejido conectivo laxo**, el **tejido conectivo denso regular** y el **tejido conectivo denso irregular**, tienen los mismos componentes pero en distinta proporción. Se clasifican como tejidos conectivos blandos. El **cartílago**, el **tejido óseo**, el **tejido adiposo** y la **sangre** se clasifican como tejidos conectivos especializados.



**Sección 28.5** El tejido muscular se contrae (se acorta) al percibir un estímulo. Esto ayuda a mover el cuerpo y las partes que lo componen. Los tres tipos de tejido muscular son **músculo esquelético**, **músculo cardíaco** y **músculo liso**. El músculo esquelético y el músculo cardíaco tienen apariencia estriada. Sólo el músculo esquelético se encuentra bajo control voluntario.



**Sección 28.6** Las **neuronas** del **tejido nervioso** forman líneas de comunicación por todo el cuerpo. Los diferentes tipos de neuronas detectan, integran y evalúan la información sobre las condiciones internas y externas, y llevan órdenes a los músculos y glándulas que efectúan respuestas. El tejido nervioso también contiene células neurogliales o neuroglía. Estas células protegen y dan apoyo a las neuronas.



**Sección 28.7** Un sistema de órganos consta de dos o más órganos que interactúan de manera química, física, o de ambos tipos en diversas tareas que ayudan a funcionar a las células individuales y a todo el cuerpo. Todos los vertebrados tienen el mismo conjunto de sistemas de órganos. Muchos órganos internos residen dentro de una cavidad

corporal derivada del celoma. Los sistemas de órganos interactúan para suministrar a las células los materiales que necesitan y liberar al cuerpo de desechos.



**Sección 28.8** El sistema tegumentario tiene funciones de protección, control de la temperatura, detección de cambios en las condiciones externas, producción de vitamina D y defensa. Consta de la piel (la **epidermis**, o capa externa, y la **dermis**, o capa más profunda), estructuras que se derivan de la piel (como el pelo), y el tejido conectivo y adiposo subyacentes.



**Sección 28.9** La homeostasis requiere de **receptores sensoriales** que detectan cambios, de un centro integrador (el cerebro) y de **efectores** (músculos y glándulas) que producen respuestas. La **retroalimentación negativa** a menudo tiene una función en la homeostasis: un cambio provoca que el cuerpo responda contrarrestando dicho cambio. Las señales intercelulares permiten al cuerpo comportarse de manera integrada, por ejemplo, cuando provocan la **apoptosis**, o muerte celular programada.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

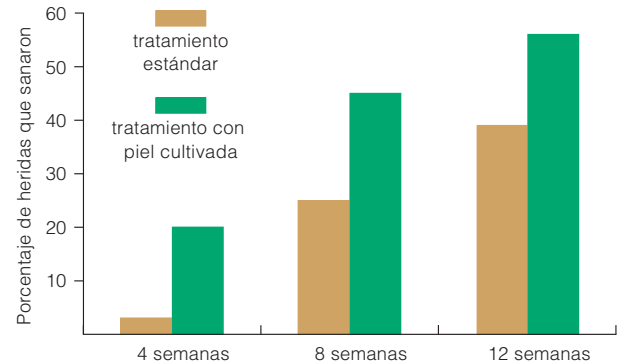
- Los tejidos \_\_\_\_\_ son similares a una capa con una superficie libre.
  - epiteliales
  - conectivos
  - nerviosos
  - musculares
- \_\_\_\_\_ conforman un sello a prueba de agua entre las células.
  - Las uniones estrechas
  - Las uniones adherentes
  - Las uniones de espacios
  - Todas las anteriores
- Las glándulas se derivan de tejido \_\_\_\_\_.
  - epitelial
  - conectivo
  - muscular
  - nervioso
- La mayoría de \_\_\_\_\_ tienen mucho colágeno y fibras de elastina.
  - los tejidos epiteliales
  - los tejidos conectivos
  - los tejidos musculares
  - los tejidos nerviosos
- \_\_\_\_\_ es más que nada plasma.
  - El tejido adiposo
  - La sangre
  - El cartílago
  - El hueso
- El cuerpo transforma el exceso de carbohidratos y proteínas en grasas. \_\_\_\_\_ se especializa en el almacenamiento de grasas.
  - El tejido epitelial
  - El tejido conectivo denso
  - El tejido adiposo
  - b y c
- Las células \_\_\_\_\_ pueden acortarse (contraerse).
  - del tejido epitelial
  - del tejido conectivo
  - del tejido muscular
  - del tejido nervioso
- El tejido muscular \_\_\_\_\_ tiene una apariencia estriada y se encuentra bajo control voluntario.
  - esquelético
  - liso
  - cardíaco
  - a y c
- \_\_\_\_\_ detecta e integra información sobre cambios y controla las respuestas a los mismos.
  - El tejido epitelial
  - El tejido conectivo
  - El tejido muscular
  - El tejido nervioso

## Actividades de análisis de datos

**Cultivo de piel para tratar heridas** La diabetes es un trastorno en el cual el nivel de azúcar en la sangre se encuentra fuera de control. Entre otras complicaciones, este trastorno reduce el flujo sanguíneo en las piernas y los pies. Como resultado, cerca de 3 millones de pacientes diabéticos tienen úlceras (heridas abiertas que no sanan) en los pies. Cada año, cerca de 80 mil diabéticos requieren de amputaciones.

Es posible cultivar fibroblastos y queratinocitos para producir un sustituto de piel cultivada que se coloca sobre este tipo de heridas para ayudarlas a sanar. En la **figura 28.20** se muestra el resultado de un experimento clínico en el cual se comparó el efecto de un producto de piel cultivada contra un tratamiento estándar para lesiones de pie diabético. Los pacientes fueron asignados de manera aleatoria al grupo de tratamiento experimental o al grupo de control y su progreso fue monitoreado durante 12 semanas.

1. ¿Qué porcentaje de heridas había sanado en la octava semana cuando se trató de la manera estándar? ¿Y cuando se trató con la piel cultivada?
2. ¿Qué porcentaje de heridas había sanado en la semana 12 cuando se trató de la manera estándar? ¿Y cuando se trató con la piel cultivada?
3. ¿A partir de qué momento fue evidente la diferencia de cicatrización entre el grupo de control y el grupo con tratamiento?



**Figura 28.20** Resultados de un estudio de comparación del tratamiento estándar para úlceras en pie diabético con el uso de piel cultivada. Las barras muestran el porcentaje de pies ulcerados que sanaron en su totalidad. La foto de la *derecha* muestra un pedazo de piel cultivada.



10. La piel se oscurece cuando se expone a la luz solar porque \_\_\_\_\_ producen más pigmento.
  - a. los melanocitos
  - b. los queratinocitos
  - c. las células neurogliales
  - d. las neuronas
11. El corazón y los pulmones se encuentran en la cavidad \_\_\_\_\_.
  - a. torácica
  - b. pélvica
  - c. craneal
  - d. abdominal
12. En la retroalimentación negativa, un cambio induce una respuesta que \_\_\_\_\_ dicho cambio.
  - a. aumenta
  - b. contrarresta
13. La piel y las uñas son estructuras ricas en queratina formadas por el tejido \_\_\_\_\_.
  - a. muscular
  - b. nervioso
  - c. epitelial
  - d. conectivo
14. Relaciona las moléculas con sus características.

___ glándula exocrina	a. fuerte, flexible, elástico
___ glándula endocrina	b. secreción a través de un conducto
___ cartílago	c. capa de piel profunda
___ dermis	d. se contrae, no tiene estrías
___ músculo liso	e. tendones y ligamentos
___ hueso	f. cáncer de células epiteliales
___ carcinoma	g. recubrimiento de los pulmones
___ sangre	h. células en una matriz endurecida
___ tejido adiposo	i. tejido conectivo líquido
___ tejido conectivo denso regular	j. secreción sin conducto
___ epitelio escamoso simple	k. almacena grasa

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. Muchas personas se oponen al uso de animales para probar la seguridad de los cosméticos. Argumentan que existen métodos alternativos de prueba, como el uso de tejidos cultivados en el laboratorio. A partir de lo aprendido en este capítulo, evalúa las ventajas y desventajas de las pruebas en las que se emplean tejidos específicos cultivados en el laboratorio y aquellas en que se emplean animales vivos.
2. La radiación y los fármacos de la quimioterapia matan de forma preferente a las células que se dividen con mayor frecuencia, en particular las células cancerosas. Estos tratamientos para el cáncer también ocasionan que el cabello de la persona se caiga. ¿A qué se debe esto?
3. Cada nivel de organización biológica tiene propiedades emergentes que se derivan de la interacción de las partes que lo componen. Por ejemplo, las células tienen capacidad para la herencia, de la cual carecen las moléculas que las constituyen. ¿Puedes mencionar una propiedad emergente de algún tejido? ¿Y de un órgano que contenga dicho tejido?
4. La micrografía de la *derecha* muestra las células del recubrimiento de vías respiratorias que conducen a los pulmones. Las células de color *dorado* son ciliadas y las de color *marrón* más oscuras secretan mucosidad. ¿Qué tipo de tejido es este? ¿Cómo lo sabes?



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Funciones de los sistemas de órganos de los vertebrados; Estructura de la piel humana; Apoptosis durante el desarrollo de una mano



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

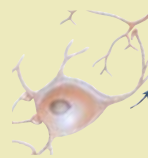
En este capítulo reforzarás tus conocimientos sobre energía potencial (sección 5.2), difusión y gradientes de concentración (5.6), transporte pasivo y activo (5.7) y exocitosis (5.8). Repasarás el plan de organización corporal de algunos invertebrados (23.2, 23.5, 23.6) y de algunos vertebrados (24.2). También ampliarás tus conocimientos acerca del tejido nervioso (28.6) y recordarás los efectos negativos del alcohol (5.1) y la promesa que albergan las investigaciones con células madre (28.1).



### Sistemas nerviosos

Las células excitables llamadas neuronas constituyen las líneas de comunicación en los sistemas nerviosos de los animales.

Las neuronas de los animales con simetría radial se conectan formando una red nerviosa. Las neuronas de los animales con simetría bilateral se concentran en la cabeza y uno o más cordones nerviosos corren a lo largo del cuerpo.



### Cómo funcionan las neuronas

Los mensajes fluyen a lo largo de la membrana celular de la neurona, de la zona de entrada a la zona de salida.

Los mensajes son breves inversiones autopropagables de la distribución de la carga eléctrica de la membrana. En la zona de salida se envían señales químicas a otras neuronas, músculos o glándulas.



# 29 Control neural

## 29.1 En busca del éxtasis

El éxtasis es una droga ilegal que puede hacer que te sientas socialmente aceptado, así como menos nervioso y más alerta a los estímulos del ambiente y estímulos sensoriales; pero también puede enviarte moribundo al hospital, sangrando por todos los orificios de tu organismo mientras tu temperatura asciende en forma incontrolable. Puede hacer que tus familiares y amigos entren en una espiral de horror e incredulidad mientras observan que dejas de respirar. La vida de Lorna Spinks terminó de ese modo cuando tenía tan sólo 19 años. Sus angustiados padres publicaron las fotografías de la **figura 29.1** porque quieren que otras personas sepan lo que su hija no sabía: que el éxtasis te puede matar.

El éxtasis es una droga psicoactiva, lo que significa que altera el funcionamiento cerebral. Su ingrediente activo, MDMA (3,4-metilendioxitmetanfetamina), es un tipo de anfetamina que provoca la liberación excesiva de la molécula señalizadora serotonina. La serotonina se enlaza con receptores de membrana de otras células del cerebro sobreestimándolas.

La abundancia de serotonina promueve sentimientos de energía, empatía y euforia. Quienes usan esta droga de manera recreativa lo hacen para disfrutar de estas sensaciones. Sin embargo, el MDMA también tiene efectos indeseables, ya que incrementa la frecuencia cardíaca y respiratoria, dilata los ojos, hace que los músculos se acalambren y restringe la formación de orina. Esto provoca que la presión arterial se eleve en forma desmesurada y, en ocasiones, la temperatura interna del cuerpo quede fuera de control. La joven Spinks estuvo mareada, con rubor y se expresaba en forma incoherente después de haber ingerido dos tabletas de éxtasis. Murió porque la temperatura de su cuerpo quedó fuera de control, lo que hizo que sus sistemas de órganos dejaran de funcionar.

La sobredosis por éxtasis casi nunca produce la muerte. Los efectos más comunes a corto plazo incluyen ataques de pánico y psicosis pasajera. Además, los investigadores han comenzado a descubrir algunos efectos desagradables a largo plazo. Muchos estudios en animales han demostrado que las dosis múltiples de MDMA alteran la estructura de las neuronas que secretan serotonina y reducen su número. Los usuarios de éxtasis presentan alteración de la memoria verbal, y a medida que usan más droga, esta alteración empeora.



**Figura 29.1** Lorna Spinks en vida (*izquierda*), y justo después de morir por los efectos secundarios del éxtasis (*derecha*). Si crees que alguien está experimentando una mala reacción por haber ingerido éxtasis o cualquier otra droga, solicita ayuda médica de inmediato e indica con honestidad la causa del problema. La intervención médica oportuna e informada podría salvar una vida.

Es difícil realizar un estudio controlado de una droga ilegal que puede dañar el cerebro. Sin embargo, los investigadores de Ámsterdam resolvieron esa dificultad permitiendo que algunos sujetos se inscribieran al grupo experimental o al grupo de control por voluntad propia. Los investigadores iniciaron su estudio escaneando el cerebro de unas 200 personas que nunca habían usado éxtasis pero se mostraban inclinadas a probarlo. Dos años más tarde, los investigadores volvieron a escanear los cerebros de esos sujetos. En esa época, algunos de ellos habían comenzado a usar éxtasis y sirvieron como grupo experimental, mientras que otros aún no habían probado la droga y sirvieron como grupo de control. Los escaneos cerebrales del grupo de control no mostraron cambios. Sin embargo, los escaneos de los nuevos usuarios de éxtasis indicaron que el patrón de flujo sanguíneo cerebral se había modificado en forma significativa. Aún se está investigando si el cambio en el flujo sanguíneo que se observó afecta en forma negativa el funcionamiento cerebral.

A medida que conozcas más acerca del sistema nervioso, podrás entender mejor los efectos de las drogas psicoactivas, tanto legales como ilegales. Lo que aquí aprendas te ayudará a tomar decisiones informadas sobre cómo cuidar tu cerebro.



### Señalizaciones alteradas

Algunos trastornos neurológicos comunes provocan síntomas al interferir con el flujo de señales en el sistema nervioso. Las drogas psicoactivas también afectan la actividad del sistema nervioso elevando o reduciendo la cantidad de sustancias químicas señalizadoras en el cerebro.



### Sistema nervioso de los vertebrados

El sistema nervioso central de los vertebrados está conformado por el cerebro y la médula espinal. El sistema nervioso periférico incluye muchos pares de nervios que conectan el cerebro y la médula espinal con el resto del cuerpo.



### Acercamiento al cerebro humano

La corteza cerebral es la parte del cerebro que evolucionó recientemente. En los humanos, rige el comportamiento consciente e interacciona con el sistema límbico para formar y recuperar recuerdos.

- › En la mayoría de los animales, las señales se mueven con rapidez a través de la comunicación entre neuronas.
- ◀ Vínculos a Plan de organización corporal de los animales 23.2, Cnidarios 23.5, Plelmintos 23.6, Características de los cordados 24.2, Tejido nervioso 28.6

De todos los organismos pluricelulares, los animales son los que responden más rápido a los estímulos externos. La clave de estas rápidas respuestas son las células especializadas llamadas neuronas. Como se explicó en la sección 28.6, una **neurona** es una célula que transmite señales eléctricas a lo largo de su membrana plasmática y se comunica con otras células mediante mensajes químicos. Las **células neurogliales** proporcionan apoyo estructural y funcional a las neuronas.

### Red nerviosa de los cnidarios

Los cnidarios, como las hidras y las medusas, tienen una **red nerviosa**, una malla de neuronas interconectadas (figura 29.2A). La información fluye en cualquier sentido entre las células de la red nerviosa y no hay un órgano centralizado de control que funcione como cerebro. Al provocar que las células de la pared corporal se contraigan, la red nerviosa puede alterar el tamaño de la boca del animal, cambiar la forma del cuerpo o la posición de sus tentáculos. La red nerviosa permite que los cnidarios reaccionen a los alimentos o las amenazas que perciben en cualquier dirección.

### Invertebrados cefalizados bilaterales

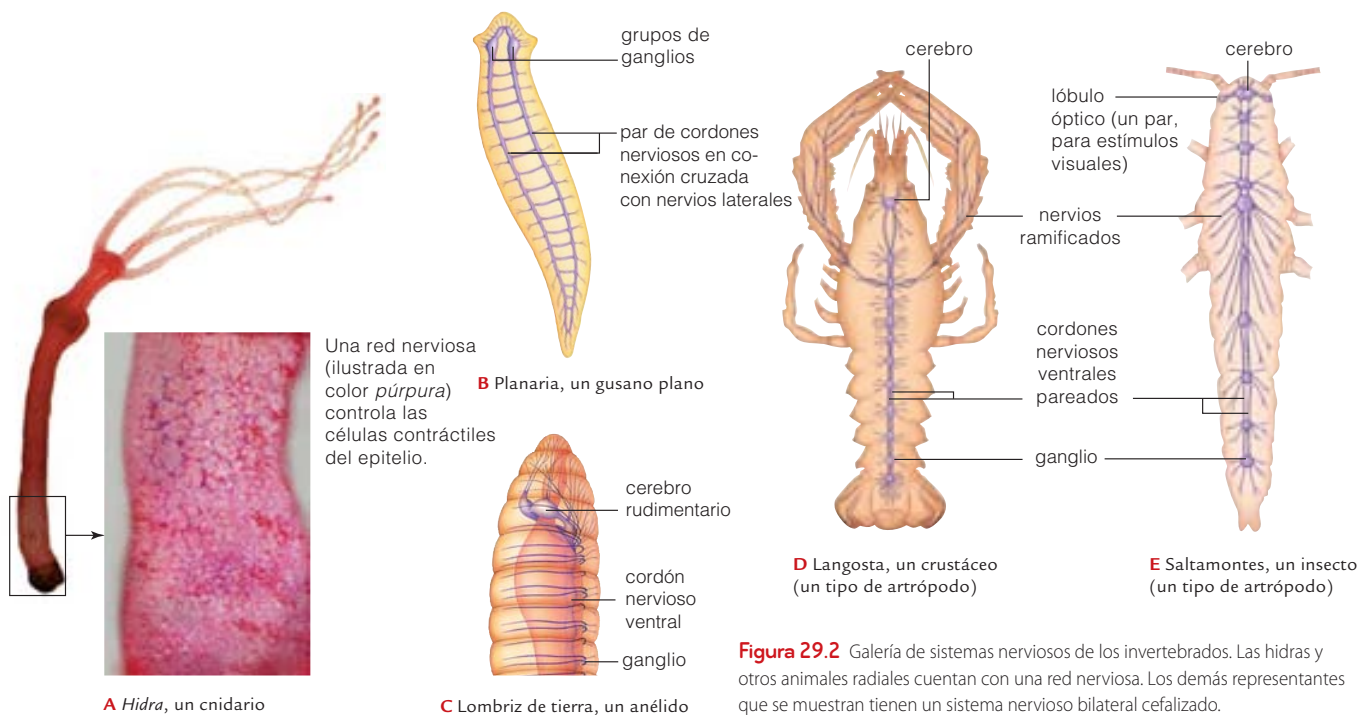
La mayoría de los animales son bilaterales, con pares de órganos ordenados a ambos lados del eje principal del cuerpo (sección 23.2). La evolución del plan corporal de los animales bilaterales

está relacionada con la cefalización: las neuronas que detectan y procesan información quedaron concentradas en el extremo anterior del cuerpo, o “cabeza”.

Los animales con plan corporal bilateral cefalizado tienen tres tipos de neuronas. Las **neuronas sensoriales** perciben estímulos específicos como la luz, el tacto o el calor, y envían señales a las interneuronas o neuronas motoras. Las **interneuronas** integran las señales de las neuronas sensoriales y otras interneuronas, y envían sus propias señales a las neuronas motoras. Las **neuronas motoras** controlan los músculos y las glándulas.

Las planarias son animales bilaterales con sistema nervioso simple. Un par de ganglios en la cabeza sirve como centro integrador (figura 29.2B). Cada **ganglio** consiste en un grupo de cuerpos de células neuronales. (El cuerpo de la célula es la parte de la neurona que contiene el núcleo y otros organelos.) Los ganglios reciben señales de manchas oculares y células que detectan estímulos químicos en la cabeza de la planaria. También conectan con un par de cordones nerviosos que corren a lo largo de la superficie ventral (inferior) del animal. Cada **cordón nervioso** está formado de fibras nerviosas (extensiones del citoplasma) de muchas neuronas que corren a lo largo del cuerpo. Los nervios se ramifican desde el cordón nervioso y cruzan el cuerpo. Un **nervio** está formado por fibras nerviosas cubiertas por tejido conectivo.

Los anélidos y los artrópodos tienen cordones nerviosos pareados que corren a lo largo de la superficie ventral (inferior) y conectan con un cerebro simple (figura 29.2C–E). En cada segmento, hay un par de ganglios que controla los músculos de ese segmento.



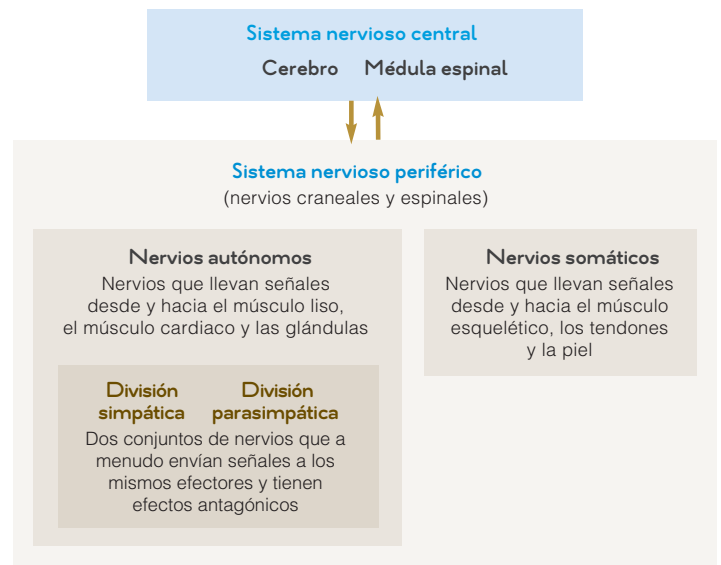
**Figura 29.2** Galería de sistemas nerviosos de los invertebrados. Las hidras y otros animales radiales cuentan con una red nerviosa. Los demás representantes que se muestran tienen un sistema nervioso bilateral cefalizado.

## Sistema nervioso de los vertebrados

El **tubo nervioso dorsal** es una de las características diagnósticas de los cordados (sección 24.2). En los vertebrados, el tubo nervioso dorsal evolucionó formando el cerebro y la médula espinal, que en conjunto constituyen el **sistema nervioso central** del animal (figura 29.3). La mayoría de las interneuronas reside en el sistema nervioso central. Los nervios que se extienden del sistema nervioso central a todo el resto del cuerpo constituyen el **sistema nervioso periférico**. Los nervios del sistema periférico se dividen en dos categorías funcionales: los nervios autónomos monitorean y regulan el estado interno del cuerpo; controlan el músculo liso, el músculo cardíaco y las glándulas. Los nervios somáticos monitorean la posición del cuerpo, el ambiente externo y controlan el músculo esquelético.

El sistema nervioso periférico consta de 12 nervios craneales que conectan con el cerebro y 31 nervios espinales que conectan con la médula espinal (figura 29.4). La mayoría de los nervios craneales y todos los nervios espinales incluyen fibras de neuronas tanto sensoriales como motoras. Por ejemplo, el nervio ciático corre desde la región sacra de la médula espinal, pasando por los glúteos y descendiendo por la pierna. Cuando a alguien le tocan el muslo, el nervio ciático lleva las señales de los receptores cutáneos a la

médula espinal. Cuando mueves tu pierna, el nervio ciático lleva los órdenes para el movimiento desde la médula espinal hasta los músculos de la pierna.

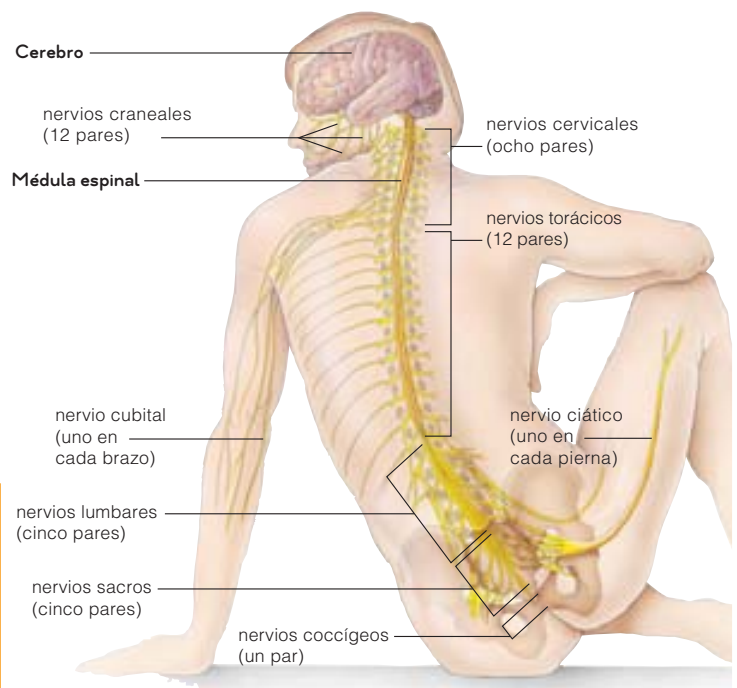


**Figura 29.3** Divisiones funcionales de los sistemas nerviosos de los vertebrados. Las divisiones simpática y parasimpática del sistema autónomo se estudiarán en la sección 29.8.

- célula neuroglial** Célula que da apoyo a las neuronas.
- cordón nervioso** Haz de fibras nerviosas que corre a lo largo del cuerpo.
- ganglio** Conjunto de cuerpos neuronales.
- interneurona** Neurona que recibe señales de otras neuronas y que, a su vez, envía señales hacia las motoras.
- nervio** Fibras neuronales que forman un haz dentro de una funda de tejido conectivo.
- neurona** Célula que transmite señales eléctricas a lo largo de su membrana y envía mensajes químicos a otras células.
- neurona motora** Neurona que recibe señales de otra neurona y envía señales a un músculo o una glándula.
- neurona sensorial** Neurona que responde a un estímulo interno o externo específico y envía señales a otra neurona.
- red nerviosa** En los cnidarios, una malla de neuronas que interactúan sin un cerebro integrador.
- sistema nervioso central** Cerebro y médula espinal.
- sistema nervioso periférico** Nervios que se extienden por todo el cuerpo y llevan señales desde y hacia el sistema nervioso central.
- tubo nervioso dorsal** Los vertebrados tienen un haz de fibras nerviosas hueco de posición dorsal protegido por la columna vertebral.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características de los sistemas nerviosos de los animales?

- › Los cnidarios tienen una red nerviosa, un arreglo similar a una red de neuronas sin un punto de control central.
- › Los animales bilaterales suelen estar cefalizados, con ganglios o un cerebro en la cabeza. Los invertebrados bilaterales suelen tener un par de cordones nerviosos ventrales. En contraste, los cordados tienen un tubo nervioso dorsal.
- › El sistema nervioso de los vertebrados incluye un cerebro bien desarrollado, una médula espinal y nervios periféricos.



**Figura 29.4** Algunos de los principales nervios del sistema nervioso humano.



## 29.3 Neuronas: comunicadoras

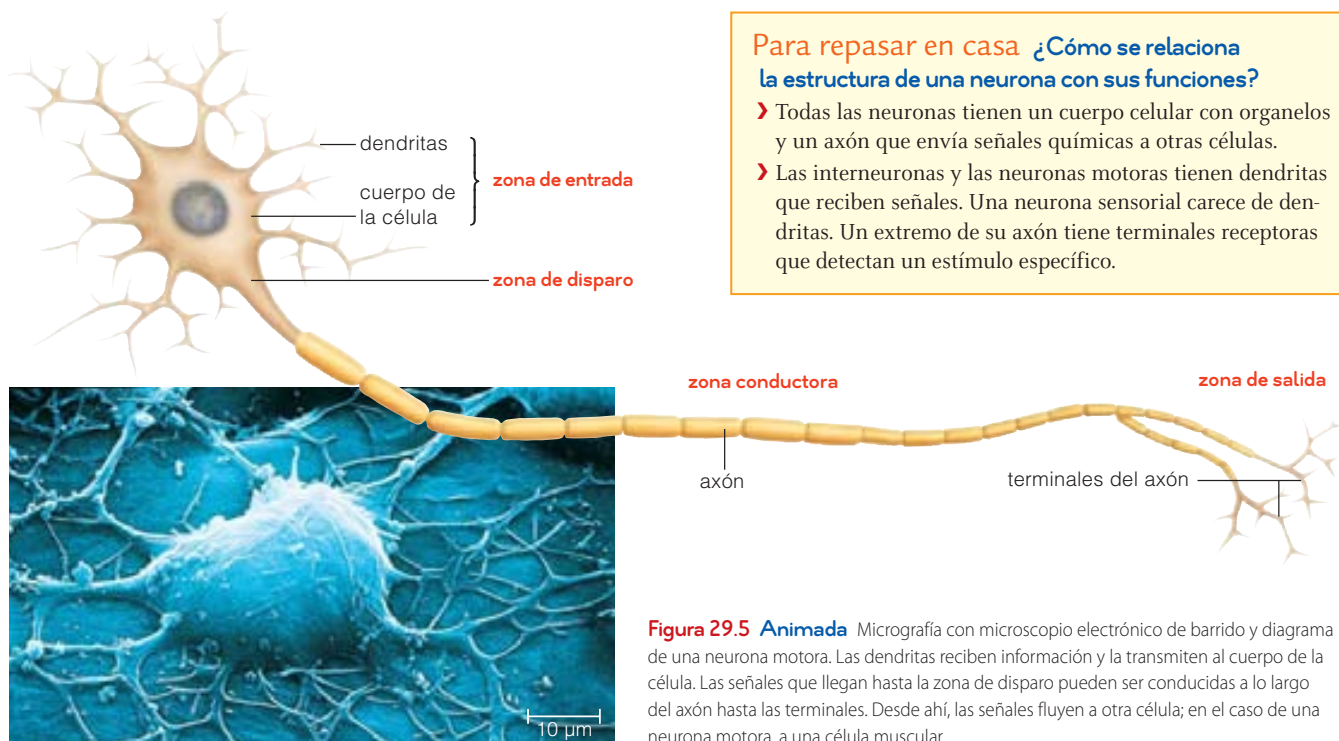
- › La estructura de las neuronas refleja sus funciones como bloques constitutivos de los sistemas nerviosos.
- ◀ Vínculo a Tejido nervioso 28.6

Las neuronas son células señalizadoras del sistema nervioso. En la **figura 29.5** se muestra la estructura de una neurona motora, célula que controla un músculo o una glándula. El núcleo y otros organelos de la neurona se encuentran en el cuerpo de la célula. Las extensiones del citoplasma permiten que la neurona reciba y envíe mensajes. Las **dendritas** son ramificaciones del citoplasma que reciben las señales químicas que envían otras neuronas. En contraste, el simple **axón** está especializado en mandar mensajes. El axón tiene una zona que detona la respuesta nerviosa cerca del cuerpo de la célula. Las señales eléctricas que se originan en la zona de disparo viajan a lo largo de la zona conductora del axón hasta sus extremos, o terminales del axón. Estas terminales son una zona de salida; liberan moléculas señalizadoras que influyen en las actividades de otras células.

La información fluye de las neuronas sensoriales a las interneuronas y de éstas a las neuronas motoras (**figura 29.6**). Los tres tipos de neuronas difieren en algunos detalles de su estructura. Una neurona sensorial típica no tiene dendritas. Un extremo de su axón tiene terminales receptoras que detectan estímulos específicos (**figura 29.6A**). Las terminales del axón en el otro extremo envían señales químicas, y el cuerpo de las células se encuentra entre ellas. Una interneurona tiene muchas dendritas para recibir señales y un axón (**figura 29.6B**). Algunas neuronas de los vertebrados tienen muchos miles de dendritas. Una neurona motora tiene varias dendritas y un axón que envía señales a un músculo o a las células de las glándulas (**figura 29.6C**).

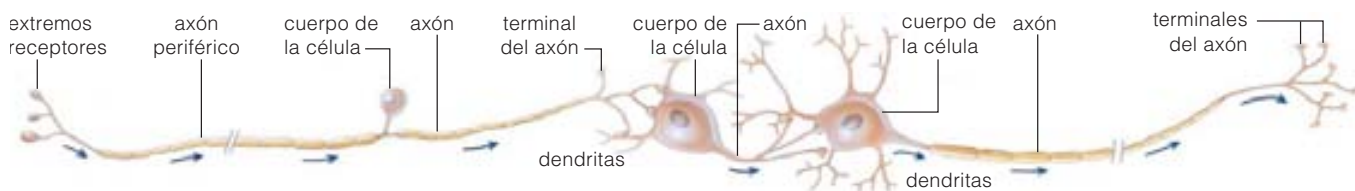
**axón** Extensión del citoplasma de la neurona que transmite señales eléctricas a todo lo largo y secreta señales químicas en sus extremos.

**dendrita** En una neurona motora o interneurona, extensión del citoplasma que recibe señales químicas enviadas por otras neuronas y las transforma en señales eléctricas.



### Para repasar en casa ¿Cómo se relaciona la estructura de una neurona con sus funciones?

- › Todas las neuronas tienen un cuerpo celular con organelos y un axón que envía señales químicas a otras células.
- › Las interneuronas y las neuronas motoras tienen dendritas que reciben señales. Una neurona sensorial carece de dendritas. Un extremo de su axón tiene terminales receptoras que detectan un estímulo específico.



**A** Neurona sensorial que carece de dendritas; los extremos receptores del axón periférico responden a estímulos específicos.

**B** Interneurona con dendritas cortas y un axón corto.

**C** Neurona motora con dendritas cortas y un axón más largo con terminales que envían señales a un músculo o célula de una glándula.

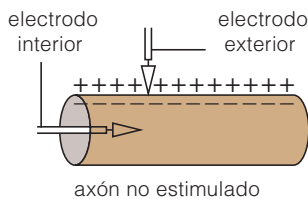
**Figura 29.6** Estructura de los tres tipos de neuronas. Las flechas indican en qué sentido fluye la información.

## 29.4 Potenciales de membrana

- La capacidad de la neurona para enviar y recibir mensajes se debe a las propiedades de su membrana.
- ◀ Vínculos a Energía potencial 5.2, Gradientes 5.6, Proteínas de transporte en la membrana 5.7

### Potencial en reposo

Todas las células presentan un gradiente eléctrico a través de la membrana. El líquido citoplásmico cercano a la membrana contiene iones y proteínas con carga más negativa que el líquido intersticial fuera de la célula. Igual que en una batería, la separación de carga constituye energía potencial. La diferencia de voltaje a través de la membrana de una célula constituye el **potencial de membrana**. Los investigadores miden el potencial de membrana a través del axón de una neurona insertando un electrodo al axón y el otro al líquido que lo rodea:



El potencial de membrana a través del axón de una neurona que no está siendo excitada es llamado **potencial en reposo**. Este potencial suele ser de alrededor de  $-70$  milivoltios. (Un milivoltio [mV] es un milésimo de un voltio.) El signo negativo indica que dentro de la neurona la carga es más negativa que en el exterior.

El potencial en reposo se deriva de la distribución de proteínas y pequeños iones con carga. El citoplasma de la neurona tiene más proteínas con carga negativa que líquido intersticial. Por ser grandes y con carga, estas proteínas no pueden difundirse a través de la bicapa de lípidos de la membrana celular. Los iones potasio con carga positiva ( $K^+$ ) y los iones sodio con carga positiva ( $Na^+$ ) también influyen en el potencial en reposo. Estos iones entran y salen de la neurona con ayuda de proteínas de transporte.

Las bombas de sodio y potasio desplazan dos iones potasio hacia el interior de la célula por cada tres iones de sodio que desplazan hacia el exterior (figura 29.7A). Debido a que estas bombas desplazan más iones con carga positiva hacia el exterior de la célula que los que penetran en ella, el gradiente de carga a través de la membrana aumenta. Las bombas también contribuyen con los gradientes de concentración para los iones sodio y potasio a través de la membrana.

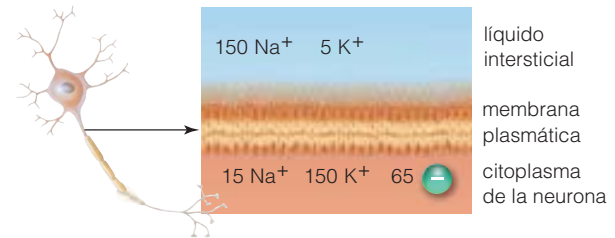
Los iones sodio no pueden atravesar la membrana de una neurona en reposo, pero los iones potasio sí. Algunos iones potasio salen de la célula a través de proteínas de transporte pasivo en la membrana (figura 29.7B). La fuga de potasio ( $K^+$ ) hacia el exterior aumenta la diferencia de carga a través de la membrana.

**potencial de acción** Breve inversión de la diferencia de carga a través de la membrana de una neurona.

**potencial de membrana** Energía potencial de las cargas separadas por una membrana celular.

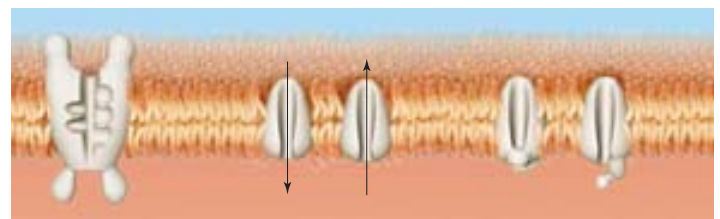
**potencial en reposo** Potencial de membrana de una neurona en reposo.

Para resumir, el citoplasma de una neurona en reposo tiene más proteínas con carga negativa que el líquido intersticial. También tiene menos iones sodio ( $Na^+$ ) y más iones potasio ( $K^+$ ). A continuación se ilustra esta diferencia; la pelota verde representa proteínas con carga negativa:



### Potencial de acción

Se dice que las neuronas y las células musculares son "excitables" porque pueden experimentar un **potencial de acción**: una inversión abrupta del gradiente eléctrico a través de la membrana. La inversión de carga ocurre cuando el sodio y el potasio fluyen descendiendo por sus gradientes de concentración a través de los canales iónicos con compuerta de voltaje. La membrana de las neuronas tiene canales con compuerta de voltaje en la zona de disparo y en la zona conductora (figura 29.7C). Los canales están cerrados en la neurona en reposo, pero se encuentran abiertos durante un potencial de acción. En la siguiente sección explicaremos con detalle cómo funcionan los potenciales de acción.



**A** Las bombas de sodio y potasio transportan en forma activa tres iones sodio ( $Na^+$ ) hacia el exterior de la neurona por cada dos iones potasio ( $K^+$ ) que bombean al interior.

**B** Los transportadores pasivos permiten que los iones  $K^+$  se fuguen por la membrana descendiendo su gradiente de concentración.

**C** Los canales para iones  $K^+$  o  $Na^+$  sensibles al voltaje están cerrados cuando la neurona se encuentra en reposo (izquierda) y abiertos durante el potencial de acción (derecha).

**Figura 29.7 Animada** Canales proteicos y bombas que atraviesan la membrana de una neurona.

### Para repasar en casa ¿Cómo contribuyen los gradientes iónicos a través de la membrana de la neurona a las funciones de ésta?

- El citoplasma de una neurona en reposo tiene carga más negativa que el líquido extracelular. La impermeabilidad de la membrana a las proteínas con carga negativa y la actividad de las proteínas de transporte contribuyen con el potencial en reposo.
- Una neurona en reposo también tiene gradientes de concentración para el sodio y el potasio a través de su membrana, y hay más sodio en el exterior de ella y más potasio en el interior.
- Cuando una neurona es estimulada, experimenta un potencial de acción. Se abren sus canales con compuerta de voltaje y el potencial de membrana se invierte un poco como resultado del flujo de iones.

## 29.5 Un acercamiento a los potenciales de acción

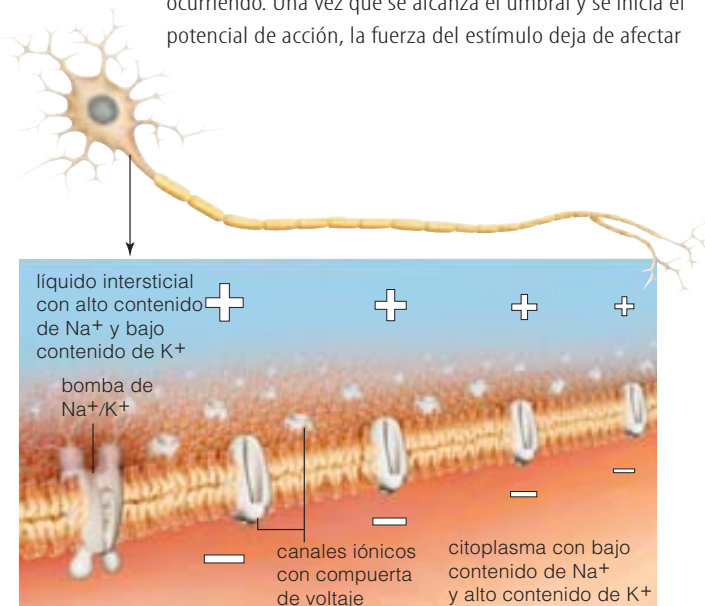
- Los potenciales de acción tienen lugar cuando los iones con carga positiva atraviesan la membrana de una neurona a través de canales iónicos con compuerta de voltaje.
- Vínculo a Difusión 5.6

### Aproximación al umbral

Si golpeas tu muñeca, la presión estimulará las terminales receptoras de neuronas sensoriales en tu piel. Esta presión deforma la membrana en la zona de entrada de estas neuronas y permite que los iones la atraviesen. El flujo de iones provoca un potencial gradual de tipo local: un leve desplazamiento de la diferencia de voltaje a través de la membrana de la neurona. La palabra "gradual" significa que el tamaño de esa diferencia de voltaje es variable. Cuando el estímulo es más intenso y de más larga duración, más iones atraviesan la membrana, de modo que el desplazamiento de voltaje es mayor.

Cuando un estímulo es intenso o de larga duración, los potenciales graduales se diseminan por la zona de disparo (figura 29.8 1). La membrana de la zona de disparo tiene muchos canales de sodio ( $\text{Na}^+$ ) con compuerta de voltaje. Cuando el estímulo modifica la diferencia de voltaje a través de la membrana hasta un cierto nivel llamado **potencial umbral**, estos canales se abren y se inicia un potencial de acción.

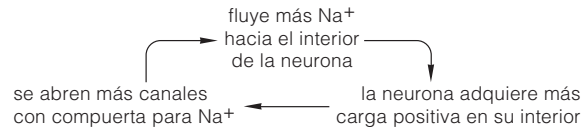
Conforme las compuertas se abren, el sodio pasa del líquido intersticial hacia el axón (2). El influjo hace que el citoplasma adquiera más carga positiva y se abran más compuertas para que penetren más iones. Este aumento del flujo de entrada de cada vez más iones es un ejemplo de **retroalimentación positiva**, en la cual una actividad se intensifica por el hecho de estar ocurriendo. Una vez que se alcanza el umbral y se inicia el potencial de acción, la fuerza del estímulo deja de afectar



- Detalle de la zona de disparo de una neurona. Se muestra una bomba de sodio y potasio y algunos de los canales iónicos con compuerta de voltaje. En este punto la membrana se encuentra en reposo y los canales con compuerta de voltaje están cerrados. La carga del citoplasma es negativa en relación con el líquido intersticial.

Figura 29.8 Animada Propagación de un potencial de acción a lo largo de una parte del axón de una neurona motora.

el resultado. La entrada de sodio hacia la neurona es lo que impulsa el ciclo de retroalimentación, y no la difusión de iones procedentes de la zona de entrada:

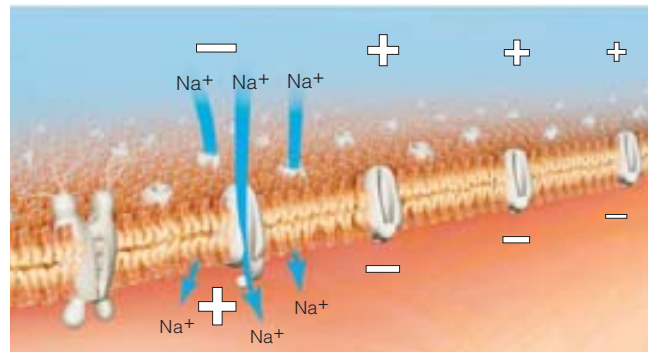


### Ley del todo o nada

La entrada de iones sodio hacia el axón provoca que el interior de éste quede más positivo en relación con el exterior. De este modo, una gráfica del potencial de membrana durante un potencial de acción muestra una inversión de voltaje con un máximo distintivo (figura 29.9). Una vez que se alcanza el nivel umbral y se inicia un potencial de acción, el potencial de membrana siempre se eleva hasta el mismo máximo. Por este motivo, un potencial de acción se describe como un evento de todo o nada.

La inversión de diferencias de carga a través de la membrana durante un potencial de acción sólo dura unas milésimas de segundo. El potencial declina porque, por encima de cierto voltaje, las compuertas de los canales de sodio comienzan a cerrarse y, de manera casi simultánea, las compuertas de los canales de potasio ( $\text{K}^+$ ) con compuerta de voltaje se abren (3). El flujo de salida de potasio provoca que el citoplasma cerca de la membrana quede otra vez más negativo que el líquido intersticial. De hecho, sale tal cantidad de potasio que el potencial de membrana desciende por debajo del potencial de reposo.

Justo después del potencial de acción, la difusión de iones dentro del axón restaura el potencial de reposo. Los iones potasio se difunden al área agotada en potasio justo debajo de la membrana, procedentes de regiones más internas del axón. A plazo más largo, las bombas de sodio y potasio mantienen los gradientes iónicos (y el potencial de membrana en reposo) bombeando sodio hacia el exterior de la célula y permitiendo la entrada de potasio a ella (4).



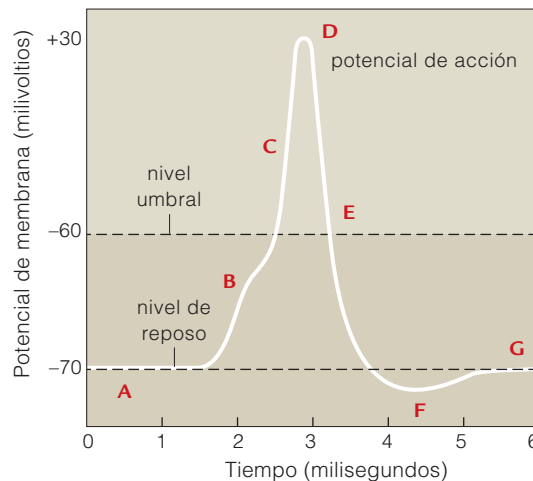
- La llegada de una señal de tamaño considerable a la zona de disparo aumenta el potencial de membrana hasta el nivel umbral. Los canales con compuerta para el sodio se abren, por lo que el sodio ( $\text{Na}^+$ ) fluye descendiendo su gradiente de concentración hacia el citoplasma. La entrada de sodio invierte el voltaje a través de la membrana.



**A** El potencial de la membrana en reposo es de  $-70$  mV.

**B** La estimulación provoca la entrada de iones positivos y aumenta el potencial de membrana.

**C** Cuando el potencial excede el umbral ( $-60$  mV), los canales de sodio con compuerta de voltaje ( $\text{Na}^+$ ) comienzan a abrirse y el  $\text{Na}^+$  penetra con velocidad. Esto provoca que se abran más compuertas, y así sucesivamente. El voltaje aumenta muy rápido.



**D** Todo potencial de acción alcanza un máximo de  $+33$  mV; ni más ni menos. En este punto, las compuertas de  $\text{Na}^+$  se han cerrado y las compuertas de potasio ( $\text{K}^+$ ) se han abierto.

**E** El flujo de salida de  $\text{K}^+$  de la neurona hace que el potencial descienda.

**F** Sale tal cantidad de  $\text{K}^+$  que el potencial desciende por debajo del potencial de reposo.

**G** La acción de la bomba de  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  restaura las concentraciones de los iones en reposo.

**Figura 29.9 Animada** Cambios en el potencial de membrana durante un potencial de acción.

» **Adivina:** ¿En cuánto tiempo se realiza un incremento de potencial?

Respuesta: En alrededor de 2 milésimas de segundo.

## Propagación a lo largo del axón

Un potencial de acción se autopropaga viajando a lo largo de un axón sin que su fuerza disminuya. Parte del sodio que entra a una región del axón durante un potencial de acción se difunde hacia una reacción adyacente, impulsando esa región hasta el umbral y abriendo los canales con compuerta de sodio. A medida que estas compuertas se abren en una región tras otra, el potencial de acción se propaga sin debilitarse.

Los potenciales de acción viajan hacia las terminales de los axones. Los canales con compuerta de sodio no pueden volverse a abrir justo después de cerrarse. Como resultado, la difusión de iones

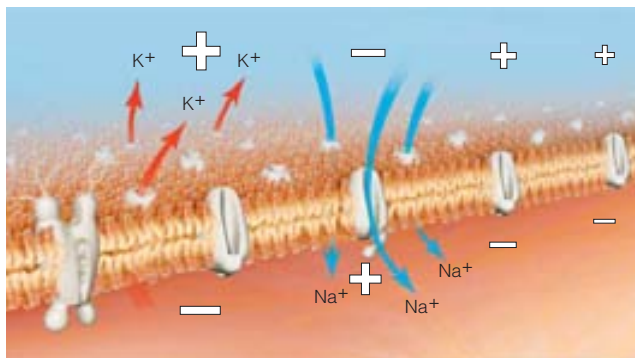
sodio sólo abre los canales con compuerta de sodio en las regiones más alejadas del axón.

### Para repasar en casa ¿Qué ocurre durante un potencial de acción?

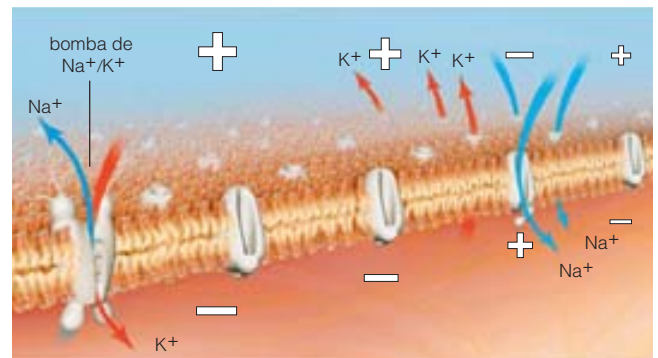
- » Un potencial de acción se inicia en la zona de disparo de la neurona. Cuando se alcanza el potencial de membrana, los canales con compuerta de sodio se abren y la diferencia de carga a través de la membrana se invierte. Las inversiones de voltaje que se autopropagan que no se debiliten con la distancia tienen lugar en zonas consecutivas de la membrana conforme el potencial de acción viaja hacia las terminales del axón.
- » En cada zona de la membrana, el potencial de acción termina cuando los iones potasio salen hacia el exterior de la neurona y la diferencia de voltaje a través de la membrana se restaura. Los potenciales de acción se desplazan hacia las terminales del axón porque los canales con compuerta de sodio no pueden reabrirse justo después de cada potencial de acción.

**potencial umbral** Potencial de la membrana neuronal en el cual se abren las compuertas de los canales de sodio, dando lugar a un potencial de acción.

**retroalimentación positiva** Respuesta que intensifica las condiciones que la provocaron.



**3** La inversión de cargas hace que los canales con compuerta de  $\text{Na}^+$  se cierren, mientras que los canales con compuerta de  $\text{K}^+$  se abren. El flujo de salida de  $\text{K}^+$  restaura la diferencia de voltaje a través de la membrana. El potencial de acción se propaga a lo largo del axón a medida que las cargas positivas que se diseminan desde una región impulsan la siguiente región hasta su umbral.



**4** Después de cada potencial de acción, los canales con compuerta de  $\text{Na}^+$  se inactivan por un breve lapso, de modo que el potencial de acción se desplaza en un solo sentido, hacia las terminales del axón. Los gradientes de  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$  alterados por los potenciales de acción son restaurados por la difusión de iones que fueron colocados en ese sitio por la actividad de las bombas de sodio y potasio.

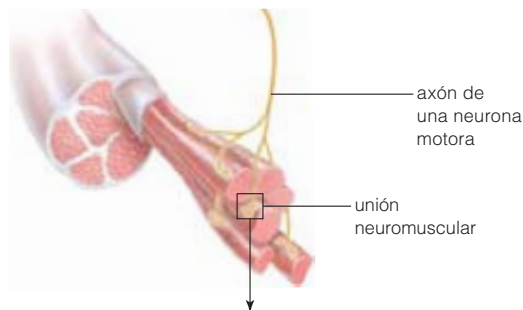
## 29.6 Comunicación química en la sinapsis

- » En las terminales de los axones, los potenciales de acción desencadenan la exocitosis de moléculas señalizadoras que afectan la célula adyacente.
- « Vínculos a Proteína receptora 4.4, Exocitosis 5.8

### Envío de señales en la sinapsis

Los potenciales de acción no pueden pasar en forma directa de una neurona a otra célula. En vez de ello, los productos químicos transmiten señales entre neuronas o bien entre una neurona y un

1 Los potenciales de acción fluyen a lo largo del axón de una neurona motora hasta las uniones neuromusculares, donde la terminal del axón forma una sinapsis con una fibra muscular.

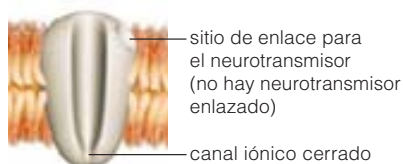


2 La terminal del axón almacena moléculas químicas señalizadoras llamadas neurotransmisores (de color verde) dentro de vesículas sinápticas.

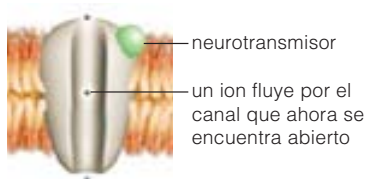


3 La llegada de un potencial de acción provoca exocitosis de vesículas sinápticas y el neurotransmisor entra al espacio sináptico.

4 La membrana plasmática de la fibra muscular tiene receptores para el neurotransmisor.



5 El enlace del neurotransmisor abre un canal a través del receptor. Esta apertura permite que los iones entren a la célula postsináptica.



**Figura 29.10 Animada** La comunicación en la sinapsis. Este ejemplo ilustra lo que ocurre en la unión neuromuscular, una sinapsis entre una terminal de un axón de una neurona motora y la fibra muscular controlada por esa neurona.

músculo o una glándula. La región donde una terminal de un axón envía señales químicas hacia una neurona, una fibra muscular o una célula de una glándula, se llama **sinapsis**. La neurona que envía señales en la sinapsis se denomina célula presináptica. Hay un espacio sináptico lleno de líquido de alrededor de 20 nanómetros de ancho que la separa de la zona de descarga de una célula postsináptica, la célula que recibe la señal. Como comparación, un cabello mide 100 000 nanómetros de ancho.

En la **figura 29.10** se ilustra cómo se transmiten señales en la **unión neuromuscular**, una sinapsis entre una neurona motora y la fibra del músculo esquelético. Los potenciales de acción llegan a la unión neuromuscular viajando a lo largo del axón de una neurona motora hasta las terminales del axón 1. Las terminales del axón tienen vesículas llenas de un **neurotransmisor**, molécula señalizadora que transmite mensajes entre las células presinápticas y postsinápticas 2. La llegada de un potencial de acción a la terminal de un axón provoca exocitosis; las vesículas se desplazan hacia la membrana plasmática y se fusionan con ella, liberando el neurotransmisor al espacio sináptico 3.

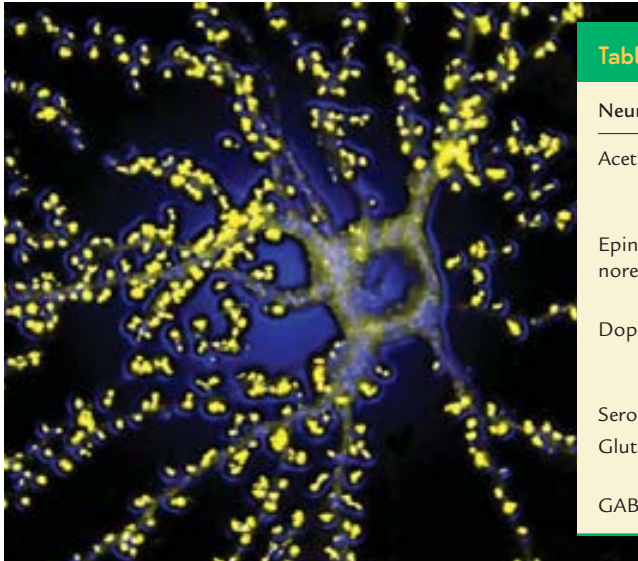
La membrana plasmática de una célula postsináptica tiene proteínas receptoras que pueden enlazarse en forma reversible con una molécula de neurotransmisor 4. Una terminal de axón en una unión neuromuscular libera el neurotransmisor **acetilcolina** (ACh). Cuando se une ACh con un receptor en la membrana de la fibra muscular, dicho receptor cambia de forma. El receptor también es una proteína canal que atraviesa la membrana, y el cambio de forma permite que los iones sodio viajen por el receptor desde el líquido intersticial hasta la célula muscular 5.

Igual que una neurona, la fibra muscular puede experimentar un potencial de acción. El aumento de sodio provocado por el enlace con ACh impulsa la membrana de la fibra muscular hacia el potencial umbral. Una vez que se alcanza el umbral, los potenciales de acción estimulan las contracciones musculares mediante un proceso descrito con detalle en la sección 32.6.

### Eliminación del espacio

Después de que las moléculas neurotransmisoras realizan su trabajo deben ser retiradas de los espacios sinápticos a fin de dejar lugar para nuevas señales. Las bombas de la membrana transportan algunos neurotransmisores de nuevo a las células presinápticas o hacia las células neurogliales cercanas. Además, las células postsinápticas tienen enzimas que descomponen los neurotransmisores. Por ejemplo, en una unión neuromuscular, la membrana de la célula muscular contiene acetilcolinesterasa, enzima que descompone ACh.

Los fármacos o toxinas que interfieren con la reabsorción o descomposición de un neurotransmisor pueden provocar que se acumule en el espacio sináptico y altere las vías de señalización. Por ejemplo, los gases nerviosos como el sarín ejercen sus efectos mortales al unirse con la acetilcolinesterasa e inhibir la descomposición de ACh. Como resultado, se acumula ACh provocando parálisis del músculo esquelético, confusión, cefaleas y, cuando la dosis es muy alta, la muerte.



**Figura 29.11** Densidad sináptica. Una interneurona teñida con tinte fluorescente amarillo que indica las diversas ubicaciones donde otras neuronas hacen sinapsis con esta célula.

**Tabla 29.1** Algunos neurotransmisores y sus efectos

Neurotransmisor	Ejemplos de efectos
Acetilcolina (ACh)	Induce contracción de músculo esquelético, hace más lenta la frecuencia de contracción de músculo cardíaco, afecta el estado de ánimo y la memoria
Epinefrina y norepinefrina	Acelera la frecuencia cardíaca; dilata las pupilas y las vías respiratorias hacia los pulmones; hace más lenta la contracción intestinal; aumenta la ansiedad
Dopamina	Amortigua los efectos excitatorios de otros neurotransmisores; desempeña un papel en la memoria, el aprendizaje y el control motor fino
Serotonina	Eleva el estado de ánimo; desempeña un papel en la memoria
Glutamato	Tiene un efecto excitatorio en la sinapsis del sistema nervioso central
GABA	Inhibe la liberación de otros neurotransmisores

## Integración sináptica

Una típica neurona o célula efectora recibe mensajes de muchas neuronas. Una interneurona del cerebro puede estar en el extremo receptor de entre cientos y miles de sinapsis (figura 29.11). En cada sinapsis, la señal de entrada puede ser de excitación e impulsar el potencial de membrana más cerca del umbral, o bien puede ser una señal inhibitoria que impulsa el potencial lejos del umbral.

¿Cómo responde una célula postsináptica a toda esta información, que en ciertos casos es conflictiva? A través de la **integración sináptica**, la neurona suma todas las señales inhibitorias y de excitación que llegan a su zona de entrada. Las señales sinápticas de entrada pueden amplificar, amortiguar o cancelar sus efectos mutuos.

Las señales competentes provocan que el potencial de membrana en la zona de entrada de la célula postsináptica suba y baje. Cuando las señales de excitación sobrepasan las de inhibición, se difunden iones desde la sala de entrada hacia la zona de disparo, e impulsan la célula postsináptica hacia el umbral. Los canales de compuerta de sodio se abren y ocurre un potencial de acción. Las neuronas también suman señales que llegan en sucesión rápida desde una sola célula presináptica.

**acetilcolina (ACh)** Neurotransmisor que se libera en las uniones neuromusculares y en las sinapsis en el corazón y el cerebro.

**integración sináptica** Suma de señales de excitación e inhibitorias en una célula postsináptica.

**neurotransmisor** Señal química liberada por terminales de axones.

**sinapsis** Región donde las terminales del axón de una neurona transmiten señales químicas a otra célula.

**unión neuromuscular** Sinapsis entre una neurona y un músculo.

## Diversidad de neurotransmisores y receptores

Los distintos tipos de neuronas liberan diferentes neurotransmisores. En la tabla 29.1 se dan algunos ejemplos de neurotransmisores y sus efectos. La norepinefrina y la epinefrina (mejor conocida como adrenalina) preparan el cuerpo para responder al estrés o a la excitación. La dopamina influye sobre el aprendizaje basado en recompensa y actúa en el control motor fino. La serotonina influye en el estado de ánimo y la memoria. El glutamato es la principal señal excitatoria en el sistema nervioso central. El ácido gamma-aminobutírico (GABA, por sus siglas en inglés) tiene un efecto general de inhibición; hace más lenta la liberación de otros neurotransmisores.

Los distintos tipos de células postsinápticas tienen receptores que responden de distinto modo a un mismo neurotransmisor. Por ejemplo, el enlace de ACh en una unión neuromuscular estimula la contracción del músculo esquelético, pero el enlace de ACh con los receptores del músculo cardíaco disminuye las contracciones. La ACh también se une con receptores en interneuronas del cerebro, donde afecta el estado de ánimo y la memoria.

### Para repasar en casa ¿Cómo envía señales una neurona a otra célula?

- › Los potenciales de acción viajan hacia la zona de producción de la neurona. En este sitio, estas señales suelen transducirse a una forma química (un neurotransmisor) que puede ser enviada hacia otra célula.
- › Los neurotransmisores son moléculas señalizadoras secretadas en un espacio sináptico procedentes de la zona de producción de la neurona. Pueden tener efectos de excitación o inhibición sobre la célula postsináptica.
- › La integración sináptica es la suma de todas las señales de excitación e inhibición que llegan a la zona de entrada de la célula postsináptica de manera simultánea.



- › Los trastornos neurológicos y el uso de fármacos psicoactivos pueden interferir con el flujo de información en la sinapsis.
- ◀ Vínculo a Efectos del alcohol 5.1

### Trastornos neurológicos

Los trastornos del sistema nervioso a menudo involucran alteración de señalización en las sinapsis. Algunos ejemplos ilustrarán cómo nuestra comprensión de los neurotransmisores puede aprovecharse para desarrollar tratamientos para estas enfermedades.

**Mal de Parkinson** El daño a las neuronas secretoras de dopamina en la parte del cerebro que rige el control motor produce el mal de Parkinson. El antiguo boxeador de peso completo Muhammad Ali y el actor Michael J. Fox se encuentran entre las personas afectadas por esta enfermedad (figura 29.12). Los temblores suelen ser el síntoma más temprano. Después se afecta el sentido del equilibrio y se dificulta cualquier movimiento voluntario, incluyendo el habla. Como los síntomas se deben a una escasez de dopamina, los pacientes suelen recibir tratamiento con un fármaco (levodopa) que el cuerpo transforma en ese neurotransmisor.

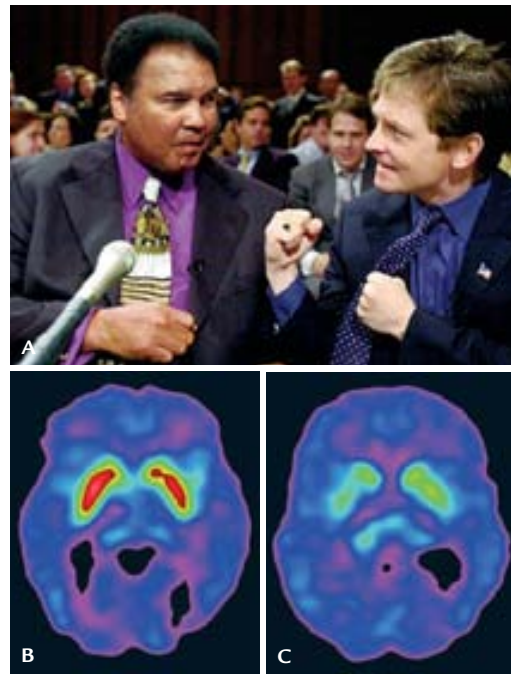
Varios factores contribuyen con el desarrollo del mal de Parkinson. Una lesión en la cabeza que provoque pérdida del conocimiento aumenta el riesgo, igual que la exposición a pesticidas en el agua potable. También existen algunas formas hereditarias de esta enfermedad, pero son poco frecuentes.

### Trastorno de déficit de atención con hiperactividad

Un nivel de dopamina inferior a lo normal también parece desempeñar un papel en el trastorno de déficit de atención con hiperactividad (TDAH). Las personas afectadas tienen problemas para concentrarse, suelen ser muy impulsivas y tienden a moverse de manera constante cuando deben permanecer sentadas. Los fármacos que se emplean para tratar el trastorno de déficit de atención con hiperactividad son estimulantes que aumentan la disponibilidad de dopamina en el cerebro. Por ejemplo, el Ritalin (metilfenidato) actúa impidiendo la reabsorción de dopamina después de que ha sido liberada en la sinapsis.

**Enfermedad de Alzheimer** La enfermedad de Alzheimer es la principal causa de demencia (pérdida de la capacidad para pensar). Comienza a manifestarse por la pérdida de memoria a corto plazo y, conforme la enfermedad progresa, la persona queda cada vez más confundida, tiene dificultades para comunicarse y tarde o temprano queda impedida para vivir de forma independiente. Los afectados tienen un nivel de ACh inferior a lo normal en el cerebro. En algunos casos, los fármacos que aumentan el nivel de este neurotransmisor inhibiendo la acetilcolinesterasa pueden hacer más lento el deterioro de la actividad mental.

**Trastornos anímicos** Las interacciones entre diversos transmisores, incluyendo la serotonina, la dopamina y la norepinefrina, afectan el estado de ánimo. Los bajos niveles de uno o más de estos neurotransmisores pueden producir depresión. La sensación



**Figura 29.12** La lucha contra el mal de Parkinson. **A** Este trastorno neurológico afectó al antiguo boxeador campeón de peso completo Muhammad Ali, al actor Michael J. Fox y a cerca de medio millón de otras personas en Estados Unidos. **B** Tomografía por emisión de positrones (PET) normal y **C** tomografía por emisión de positrones de una persona afectada por el mal. Las zonas roja y amarilla indican alta actividad metabólica de las neuronas secretoras de dopamina. En la sección 2.2 se explican las tomografías por emisión de positrones o PET.

de tristeza persiste y la persona no puede experimentar placer. Algunas personas deprimidas se hacen irritables y agitadas, mientras que otras carecen de energía. Los antidepresivos de uso más común, incluyendo el Prozac (fluoxetina) y el Paxil (paroxetina), aumentan el nivel de serotonina evitando su reabsorción.

La depresión tiene un componente genético y muchas familias predispuestas a la depresión también están expuestas a trastornos de ansiedad. Las personas con trastornos de ansiedad pueden quedar paralizadas por la preocupación o sufrir pánico en circunstancias que la mayoría de nosotros consideraríamos normales. Los trastornos de ansiedad suelen responder al tratamiento con antidepresivos que impiden la reabsorción de serotonina. Los tranquilizantes como el Xanax (alprazolam) y el Valium (diazepam) alivian la ansiedad aumentando el efecto inhibitorio del GABA.

### Efectos de las drogas psicoactivas

Las personas toman drogas psicoactivas legales e ilegales para aliviar el dolor, aliviar la tensión o sentir placer. Los usuarios pueden desarrollar tolerancia (reducción de la respuesta), lo que significa que para obtener el efecto deseado requerirán dosis mayores o más frecuentes de la droga. Además, muchas drogas forman hábito.

La habituación y la tolerancia conducen a la drogadicción, circunstancia en la cual la droga desempeña un papel bioquímico vital. En la tabla 29.2 se da una lista de las principales señales de advertencia contra la adicción. Uno o más de estos signos indican que existe un problema.

Todos los principales fármacos y drogas adictivas estimulan la liberación de dopamina. En circunstancias naturales, la liberación de dopamina produce una retroalimentación agradable cuando un animal realiza un comportamiento que mejora la supervivencia o la reproducción. Esta respuesta es adaptativa; ayuda a los animales a aprender y repetir los comportamientos que los benefician. Las drogas que provocan liberación de dopamina utilizan esta antigua vía de aprendizaje. Sin saberlo, quienes usan la droga se enseñan a sí mismos el hecho de que la droga es esencial para su bienestar.

**Estimulantes** Los estimulantes hacen que el usuario se encuentre en estado de alerta, pero también ansioso, y pueden interferir con el control motor fino. La nicotina es un estimulante que bloquea los receptores cerebrales de la ACh. La cafeína del café, el té y muchas bebidas también es un estimulante. La cafeína bloquea los receptores de adenosina que actúa como molécula señalizadora para suprimir la actividad de las células cerebrales.

La cocaína, un estimulante poderoso, se inhala o se fuma. Los usuarios se sienten extasiados y estimulados, y después quedan deprimidos y exhaustos. La cocaína impide la reabsorción de dopamina, serotonina y norepinefrina en los espacios sinápticos. Cuando no desaparece la norepinefrina, la presión arterial se eleva mucho. Una sobredosis puede provocar un accidente cerebrovascular o un ataque cardíaco que en último término produce la muerte. Además, la cocaína es muy adictiva. El uso excesivo de cocaína altera el cerebro de tal modo que sólo esta sustancia puede producir sensaciones agradables.

Las anfetaminas reducen el apetito y dan energía a los usuarios al aumentar la secreción de serotonina, norepinefrina y dopamina en el cerebro. Los diversos tipos de anfetaminas se ingieren, se fuman o se inyectan. En la sección 29.1 se describió la anfetamina sintética llamada éxtasis. La metanfetamina es otra anfetamina cuyo abuso está muy extendido. Al igual que en el caso de la cocaína, los usuarios requieren cantidades cada vez mayores para experimentar los mismos efectos o incluso para sentirse bien. El uso a largo plazo atrofia las áreas cerebrales que participan en la memoria y las emociones.

**Analgésicos** Las **endorfinas** son sustancias naturales para el alivio del dolor producidas por el sistema nervioso central. También promueven una sensación de bienestar. Los analgésicos narcóticos, incluyendo la morfina, la codeína, la heroína, el fentanilo y la oxycodona, simulan los efectos de las endorfinas. Estas drogas no sólo alivian el dolor, sino que también provocan un estallido de euforia y son muy adictivas. La ketamina y el PCP (fenciclidina) pertenecen a un diferente tipo de analgésicos. Dan a los usuarios una experiencia extracorpórea y entumescen las extremidades haciendo más lenta la depuración en la sinapsis. El uso de cualquiera de estas drogas puede conducir a convulsiones, insuficiencia renal y un golpe de calor mortal. El PCP puede inducir una psicosis violenta y agitada que en ocasiones dura más de una semana.

**endorfinas** Sustancias que alivian el dolor y son producidas por el sistema nervioso central.

**Tabla 29.2** Señales de advertencia de drogadicción

1. Tolerancia; se requieren cantidades cada vez mayores de la droga para obtener el mismo efecto.
2. Habitación; con el transcurso del tiempo se requiere el uso continuo de la droga para mantener la autopercepción de un funcionamiento normal.
3. Incapacidad para detener o reducir el uso de la droga, aunque exista el deseo de hacerlo.
4. Ocultamiento; el usuario no desea que otros sepan que usa la droga.
5. Acciones extremas o peligrosas para obtener y usar la droga, como robar, solicitar prescripciones de más de un médico, o ponerse en peligro en el empleo al usar drogas mientras se trabaja.
6. Deterioro de las relaciones profesionales y personales.
7. Ira y actitud defensiva si alguien sugiere que parece existir un problema.
8. Preferir el uso de la droga a realizar otras actividades que la persona solía hacer.

**Depresores** Los depresores como el alcohol (alcohol etílico) y los barbitúricos hacen más lenta las respuestas motoras inhibiendo la producción de ACh. El alcohol estimula la liberación de endorfinas y GABA, de modo que los usuarios suelen experimentar una breve euforia seguida de depresión. La combinación de alcohol con barbitúricos puede ser mortal. Como se explica en la sección 5.1, el abuso del alcohol daña el cerebro, el hígado y otros órganos. Los alcohólicos que son privados de esta droga con frecuencia experimentan temblores, convulsiones, náusea y alucinaciones.

**Alucinógenos** Los alucinógenos distorsionan las percepciones sensoriales y producen un estado de ensoñación. El LSD (dietilamida del ácido lisérgico) se asemeja a la serotonina y se enlaza con los receptores de ésta. Aunque se desarrolla tolerancia al mismo, el LSD no es adictivo. Sin embargo, los usuarios pueden lastimarse e incluso morir porque no perciben los peligros ni responden a ellos, como pueden ser los automóviles en circulación. Puede ocurrir visualización de escenas retrospectivas o breves distorsiones de la percepción años después de la última ingesta de LSD. Dos drogas relacionadas con ella, la mescalina y la psilocibina, producen efectos más débiles.

La marihuana se deriva de partes de la planta *Cannabis*. Fumar mucha marihuana puede provocar alucinaciones. Con mayor frecuencia, los usuarios se sienten relajados y somnolientos, además de descoordinados y distraídos. El ingrediente activo, THC (delta-9-tetrahidrocanabinol), altera los niveles de dopamina, serotonina, norepinefrina y GABA. El uso crónico puede alterar la memoria a corto plazo y la capacidad para tomar decisiones.

### Para repasar en casa ¿Cómo afectan los trastornos neurológicos y las drogas el flujo de información en el sistema nervioso?

- ▶ Los trastornos neurológicos reducen la cantidad de algún neurotransmisor o alteran el equilibrio entre los neurotransmisores.
- ▶ Las drogas psicoactivas actúan estimulando la liberación, inhibiendo la descomposición o simulando la acción de los neurotransmisores naturales. Su uso altera la capacidad del cuerpo para producir el neurotransmisor y puede provocar adicción.

Los nervios periféricos que corren por todo el cuerpo llevan señales desde y hacia la médula espinal y el cerebro.

### Haces de axones forman nervios

La información fluye con rapidez por el cuerpo de los vertebrados a lo largo de los nervios del sistema nervioso periférico. Cada nervio está formado por axones de neuronas sensoriales, de neuronas motoras, o de ambos tipos, formando un haz dentro de una cubierta de tejido conectivo. En la **figura 29.13A** se muestra la estructura del nervio de un vertebrado.

Las células neurogliales llamadas células de Schwann envuelven como rollo los axones de la mayoría de los nervios periféricos, uno tras otro. Forman una cubierta de **mielina**: un aislante que hace que los potenciales de acción fluyan más rápido. Los iones no pueden atravesar la membrana en los sitios con recubrimiento. Como resultado, las perturbaciones iónicas asociadas con el potencial de acción se diseminan con rapidez por el citoplasma del axón hasta llegar a un nodo, una brecha expuesta y pequeña entre dos células de Schwann (**figura 29.13B–D**). En cada nodo, la membrana está cargada de canales con compuerta de sodio, y cuando estas compuertas se abren, se produce un potencial de acción. A través de saltos de un nodo a otro en los largos axones, una señal llega a desplazarse a una velocidad hasta de 120 metros por segundo. En los axones no mielinizados, la velocidad máxima es alrededor de 10 metros por segundo.

### Divisiones somática y autónoma

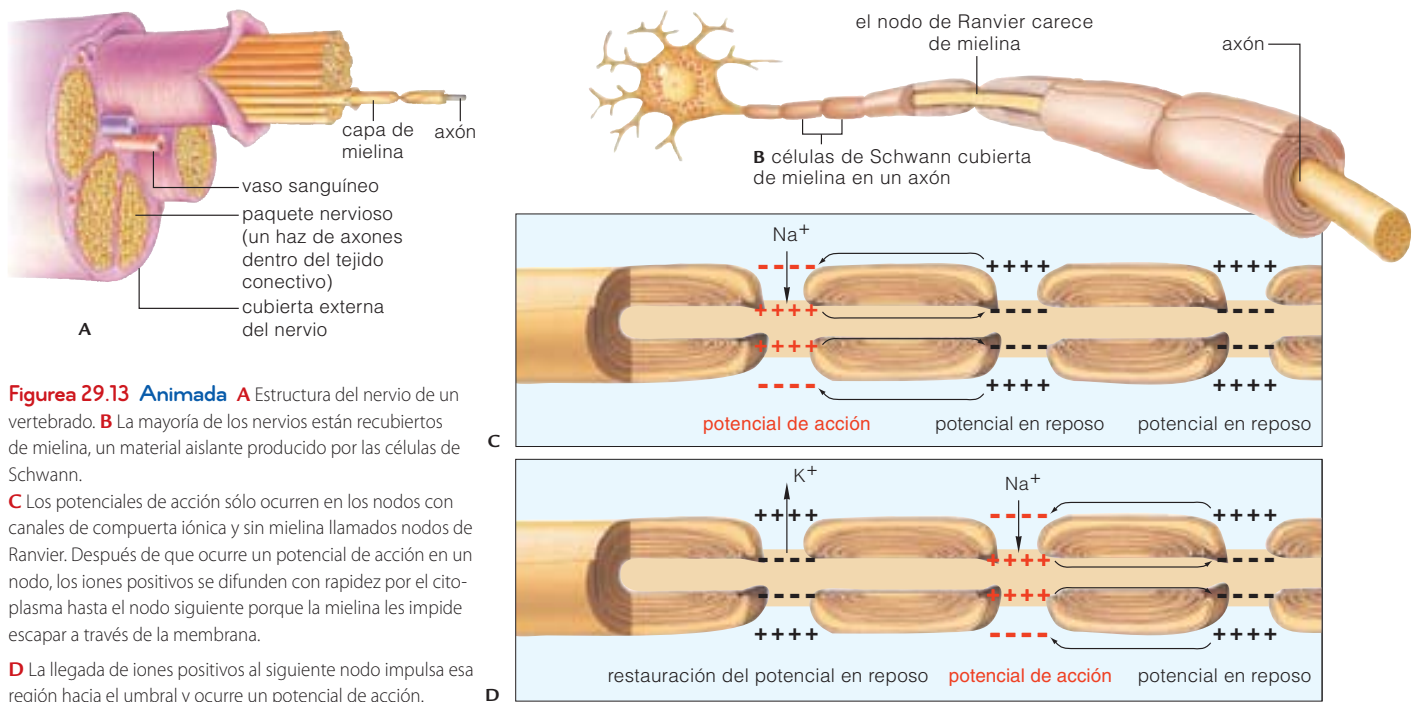
El sistema nervioso periférico de los vertebrados tiene dos divisiones. Los nervios del **sistema nervioso somático** transmiten

órdenes al músculo esquelético. Ésta es la única parte del sistema nervioso que se encuentra bajo control voluntario la mayor parte del tiempo. El sistema nervioso somático también transmite información desde los receptores sensoriales de la piel y las articulaciones al sistema nervioso central. Una persona siente un pellizco o puede mover los dedos de los pies gracias a las señales que viajan a lo largo de los nervios somáticos.

Los nervios del **sistema nervioso autónomo** transmiten señales al músculo liso y cardíaco, y a las glándulas. También transmiten señales sobre las condiciones internas al sistema nervioso central. Las señales que viajan por los nervios autónomos mantienen la respiración, ajustan la frecuencia cardíaca e informan al cerebro acerca de la presión arterial.

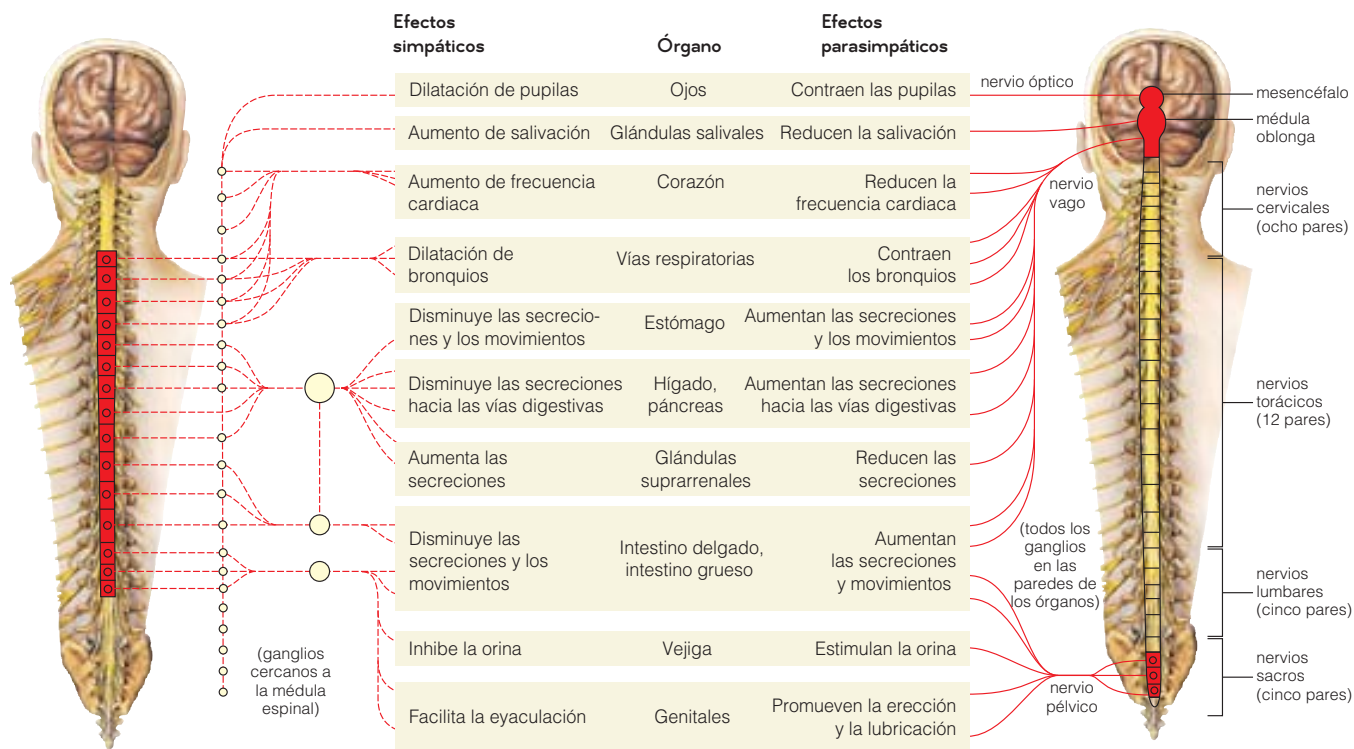
Una vía de dos neuronas lleva señales autónomas a los órganos. La primera neurona tiene su cuerpo celular en el cerebro o la médula espinal. Los axones de esa neurona hacen sinapsis sobre una segunda neurona en un ganglio. Los axones de la segunda neurona hacen sinapsis con el órgano que controlan.

Los nervios simpáticos y parasimpáticos envían señales a la mayoría de los órganos. Ambos tipos de nervios funcionan en forma antagonista, lo que significa que las señales de una división se oponen a las señales de la otra (**figura 29.14**). Por ejemplo, ambos tipos de nervios envían señales a las células del músculo liso de la pared intestinal. Al mismo tiempo que las neuronas simpáticas envían señales a esos músculos para contraerse menos, las neuronas parasimpáticas indican a las mismas células que se contraigan más. La respuesta de la célula del músculo liso ante las señales antagonistas depende de la integración sináptica.



**Figura 29.13 Animada** **A** Estructura del nervio de un vertebrado. **B** La mayoría de los nervios están recubiertos de mielina, un material aislante producido por las células de Schwann. **C** Los potenciales de acción sólo ocurren en los nodos con canales de compuerta iónica y sin mielina llamados nodos de Ranvier. Después de que ocurre un potencial de acción en un nodo, los iones positivos se difunden con rapidez por el citoplasma hasta el nodo siguiente porque la mielina les impide escapar a través de la membrana. **D** La llegada de iones positivos al siguiente nodo impulsa esa región hacia el umbral y ocurre un potencial de acción.





**Figura 29.14 Animada** Los nervios autónomos y sus efectos. Las señales autónomas viajan a los órganos por una vía de dos neuronas. La primera neurona tiene su cuerpo celular en el cerebro o región espinal (se indican en rojo en los dos diagramas del cuerpo). Esta neurona hace sinapsis con una segunda neurona en un ganglio. Los ganglios simpáticos están cerca de la médula espinal. Los ganglios parasimpáticos se encuentran en los órganos a los cuales afectan, o cerca de ellos. Los axones de la segunda neurona de esa vía hacen sinapsis con el órgano.

» **Adivina:** ¿Qué efecto tiene la estimulación del nervio vago (un nervio parasimpático) sobre el corazón?

Respuesta: Reduce la frecuencia cardíaca

Las **neuronas simpáticas** son más activas en momentos de excitación o peligro y sus axones terminales liberan norepinefrina. Las **neuronas parasimpáticas** son más activas en momentos de relajación y liberan ACh en sus axones terminales promoviendo tareas como la digestión y la formación de orina.

Cuando algo te asusta o te preocupa, la acción de los nervios parasimpáticos se reduce y la acción de los nervios simpáticos aumenta. Como resultado, tu frecuencia cardíaca y tu presión arterial aumentan, sudas más y respiras más rápido. Las glándulas

suprarrenales secretan epinefrina (llamada también adrenalina) y quedas en un estado de alerta excesiva, listo para luchar o huir de inmediato. Esta reacción se describe de manera común como respuesta de “lucha o huida”.

**mielina** Material aislante que recubre la mayoría de los axones y aumenta la velocidad de la transmisión de señales.

**neuronas parasimpáticas** Neuronas del sistema autónomo que alientan las tareas normales del cuerpo.

**neuronas simpáticas** Neuronas del sistema autónomo que preparan el cuerpo para el peligro o la emoción.

**sistema nervioso autónomo** Conjunto de nervios que controlan el músculo esquelético y transmiten señales desde las articulaciones y la piel.

**sistema nervioso somático** Conjunto de nervios que transmiten señales desde y hacia los órganos internos y las glándulas.

### Para repasar en casa ¿Qué funciones tiene el sistema nervioso periférico?

- » El sistema nervioso periférico consta de nervios que se extienden por todo el cuerpo y conectan con el sistema nervioso central.
- » Las neuronas de la porción somática de este sistema controlan el músculo esquelético y transmiten información sobre el ambiente externo al sistema nervioso central.
- » Las neuronas de la porción autónoma de este sistema controlan el músculo liso, el músculo cardíaco y las glándulas, y transmiten información sobre el ambiente interno al sistema nervioso central.
- » La mayoría de los órganos recibe estimulación simpática y parasimpática del sistema nervioso autónomo. La estimulación simpática prepara el cuerpo para una respuesta de “luchar o huir”. La estimulación parasimpática promueve las funciones vitales del cuerpo.

- › La médula espinal sirve como ruta para la información que entra al cerebro y que sale de él y como centro integrador de los reflejos en los cuales el cerebro no participa.
- ◀ Vínculo a Células madre 28.1

### Estructura de la médula espinal

Tu **médula espinal** es casi tan gruesa como un pulgar, corre a todo lo largo de la columna vertebral y conecta los nervios periféricos con el cerebro (figura 29.15). El cerebro y la médula espinal constituyen el sistema nervioso central (SNC). Tres membranas llamadas **meninges**, cubren y protegen el sistema nervioso central. El **líquido cefalorraquídeo** llena el espacio entre las meninges, el canal central de la médula espinal y las cavidades cerebrales. Este líquido transparente amortigua los golpes, protegiendo así estos órganos.

La parte externa de la médula espinal es la **materia blanca**. Consiste de haces de axones recubiertos de mielina. En el SNC este tipo de haces se llaman conductos, en vez de nervios. Los conductos llevan información de una parte del sistema nervioso central a otra. La **materia gris** constituye la masa del SNC. Está formada por cuerpos de células, dendritas y muchas células neurogliales. En corte transversal, la materia gris de la médula espinal tiene forma de mariposa.

Los nervios espinales del sistema nervioso periférico conectan con la médula espinal a través de ramificaciones dorsales y ventrales llamadas "raíces". Un nervio espinal tiene componentes tanto sensoriales como motores. La información sensorial viaja a la médula espinal por una raíz dorsal. Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales se encuentran en los ganglios de la raíz dorsal. Las señales motoras viajan alejándose de la médula espinal por una raíz ventral. Los cuerpos celulares de las neuronas motoras se encuentran en la materia gris de la médula espinal.

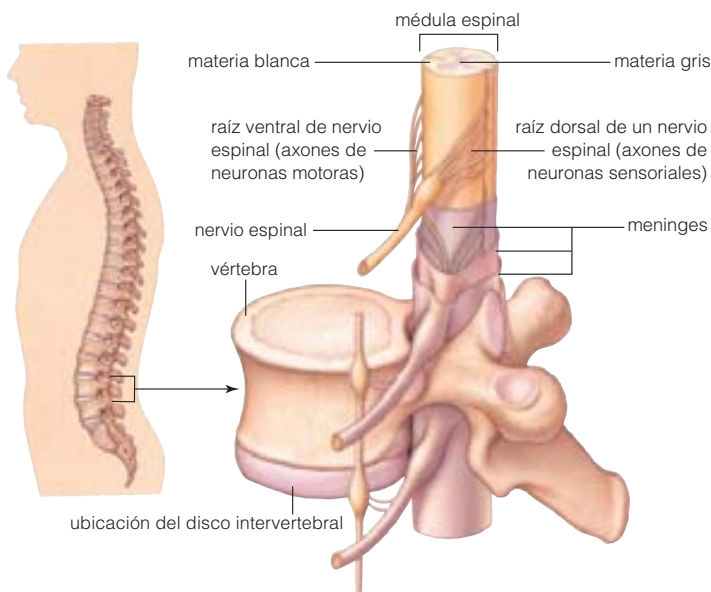


Figura 29.15 Animada Ubicación y organización de la médula espinal.

### Actos reflejos

Los **reflejos** son las rutas más simples y antiguas para el flujo de información. Un reflejo es una respuesta automática ante un estímulo, un movimiento u otra acción que no requiere de pensamiento. Los reflejos básicos no requieren de aprendizaje. En este tipo de reflejo, las señales sensoriales fluyen a la médula espinal y hacia el tallo cerebral, donde se produce una respuesta a través de las neuronas motoras.

El reflejo de extensión es un reflejo espinal que provoca que un músculo se contraiga después de la estimulación de alguna fuerza (figura 29.16). Por ejemplo, supongamos que una persona sostiene un tazón mientras otra coloca fruta dentro del mismo 1. La adición de cada fruta aumenta el peso del tazón y ocasiona que el músculo bíceps del brazo superior de la persona que lo sostiene se extienda en forma pasiva. La extensión del bíceps excita las terminales receptoras de las neuronas sensoriales en los husos musculares que recubren el músculo. Como resultado de esta excitación fluyen potenciales de acción hacia la médula espinal 2.

En el interior de la médula espinal, los axones de las neuronas sensoriales hacen sinapsis con dendritas de una de las neuronas motoras que controlan el músculo extendido 3. Las señales de las neuronas sensoriales provocan que los potenciales de acción viajen a lo largo del axón de la neurona motora 4. Las neuronas motoras liberan ACh en la unión neuromuscular 5. En respuesta a esta señal, el bíceps se contrae y el brazo puede soportar el peso adicional 6.

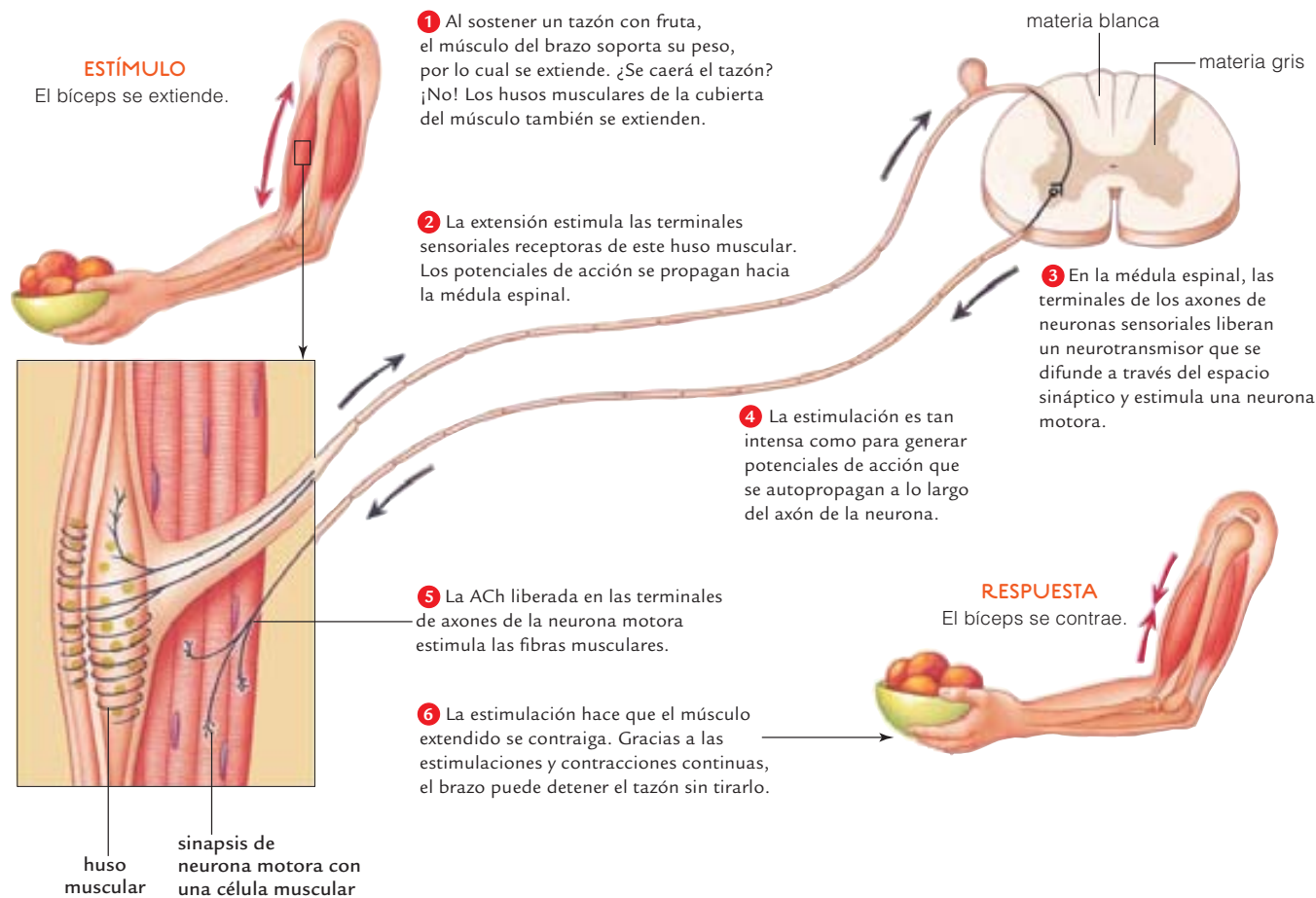
El arto reflejo rotuliano es otro ejemplo de un reflejo de extensión. Al dar un golpe justo debajo de la rodilla se extiende el muslo. Esta extensión es detectada por los husos musculares en este músculo. Los husos musculares envían señales a la médula espinal donde las neuronas motoras se excitan. Como resultado, viajan señales de la médula espinal a la pierna y ésta responde.

### Lesión de la médula espinal y esclerosis múltiple

Las lesiones que interrumpen los tractos de la médula espinal provocan pérdida de la sensibilidad y parálisis. Los síntomas dependen de la porción de médula dañada. Los nervios que llevan señales desde y hacia la parte superior del cuerpo se encuentran en regiones más altas de la médula que los nervios que rigen la parte inferior del cuerpo. Una lesión en la región lumbar de la médula suele paralizar las piernas, mientras que una lesión en regiones más altas de la médula puede paralizar todos los miembros y también los músculos respiratorios.

A diferencia de los axones de los nervios periféricos, los de la médula espinal no crecen de nuevo ni vuelven a funcionar. Por lo tanto, las lesiones de la médula espinal provocan discapacidad permanente. A nivel mundial, más de 2.5 millones de personas se encuentran discapacitadas por una lesión en la columna.

Como se explicó en la sección 28.1, los investigadores están probando el uso de células madre embrionarias en el tratamiento de lesiones de la médula espinal. El primer estudio con



**Figura 29.16 Animada** Reflejo de elongación, un ejemplo de reflejo espinal.

este tratamiento en humanos acaba de comenzar. No tiene el objetivo de restaurar la motricidad en personas con parálisis de larga duración, sino más bien ayudar a quienes acaban de lesionarse. No obstante, si este estudio tiene éxito, quizá abra la puerta a algún tratamiento similar para personas que han estado paralizadas por mucho tiempo.

El trastorno autoinmune llamado esclerosis múltiple (EM) también altera el funcionamiento de la médula espinal. Los leucocitos de las personas afectadas atacan y destruyen los oli-

godendrocitos, células neurogliales que son el equivalente de las células de Schwann en el sistema nervioso. Los oligodendrocitos producen la mielina aislante que recubre los axones en la médula espinal y el cerebro. Conforme la esclerosis múltiple progresa, esa mielina es reemplazada por tejido cicatricial, de modo que los axones afectados transmiten las señales cada vez con más lentitud. Los síntomas de esclerosis múltiple suelen incluir mareo, entumecimiento de manos y pies, debilidad muscular, fatiga y problemas visuales.

**líquido cefalorraquídeo** Líquido que rodea el cerebro y la médula espinal y llena los ventrículos cerebrales.

**materia blanca** Tejido del cerebro y la médula espinal que consta de axones mielinizados.

**materia gris** Tejido del cerebro y la médula espinal que consta de cuerpos de células dendríticas y células neurogliales.

**médula espinal** Porción del sistema nervioso central que conecta los nervios periféricos con el cerebro.

**meninges** Membranas que recubren el cerebro y la médula espinal.

**reflejo** Respuesta automática que se produce sin necesidad de pensamiento ni aprendizaje.

### Para repasar en casa ¿Qué funciones tiene la médula espinal?

► Los tractos de la médula espinal transmiten información entre los nervios periféricos y el cerebro. Los axones que participan en estas vías constituyen la materia blanca de la médula. Los cuerpos de células dendríticas y neurogliales constituyen la materia gris.

► La médula espinal también desempeña un papel en algunos reflejos simples. Las señales de las neuronas sensoriales entran a la médula por la raíz dorsal de los nervios espinales. Las órdenes de respuesta salen por la raíz ventral de estos nervios.



## 29.10 Cerebro de los vertebrados

- › El cerebro es el principal órgano integrador en el sistema nervioso de los vertebrados.
- ◀ Vínculo a Peces 24.3

### Desarrollo y evolución del cerebro

En todos los vertebrados, el conducto neural embrionario da lugar a la médula espinal y el cerebro. Durante el desarrollo, el cerebro se organiza en tres regiones funcionales: prosencéfalo, mesencéfalo y romboencéfalo (figura 29.17).

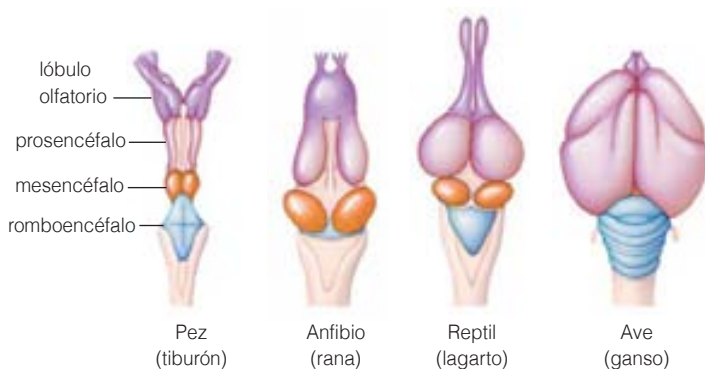
El romboencéfalo se continúa con la médula espinal y es en gran parte responsable de los reflejos y la coordinación. Los peces y los anfibios tienen el mesencéfalo más pronunciado (figura 29.18). Su mesencéfalo clasifica toda la alimentación sensorial e inicia las respuestas motoras. El mesencéfalo es pequeño en aves y mamíferos, y su prosencéfalo expandido realiza funciones que antes correspondían al mesencéfalo.

### Ventrículos y barrera hematoencefálica

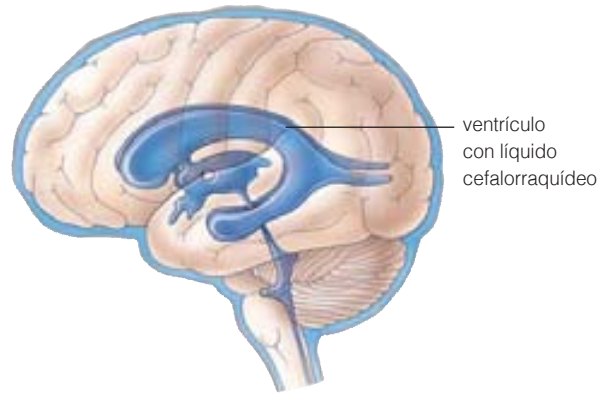
El espacio dentro del conducto neural embrionario persiste en los vertebrados adultos como un sistema de cavidades y canales llenos de líquido cefalorraquídeo. Este líquido transparente se forma cuando el agua y pequeñas moléculas son filtradas de la sangre hacia las cavidades cerebrales llamadas ventrículos (figura 29.19). Después, el fluido sale de ahí para bañar el cerebro y la médula espinal, y regresa a la sangre por las venas de entrada.



**Figura 29.17** Desarrollo del cerebro humano. A las siete semanas se observa un conducto neural vacío con regiones que darán lugar al prosencéfalo, al mesencéfalo y al romboencéfalo.



**Figura 29.18** Cerebros de los vertebrados, vista dorsal. No todos los dibujos se encuentran a la misma escala.



**Figura 29.19** Líquido cefalorraquídeo. Este líquido transparente que aquí se muestra de color azul, se forma dentro de los ventrículos (cámaras) del cerebro.

La **barrera hematoencefálica** controla la composición y concentración del líquido cefalorraquídeo. Ninguna otra porción de líquido extracelular tiene concentraciones de soluto que se mantengan dentro de límites tan estrictos. La barrera hematoencefálica está formada por las paredes de los capilares sanguíneos que irrigan el cerebro. En la mayoría de las partes del cerebro, las uniones estrechas forman un sello entre células adyacentes a la pared capilar y, como resultado, las sustancias hidrosolubles deben atravesar las células para llegar al cerebro. Las proteínas de transporte de la membrana de esas células permiten que los nutrientes esenciales las atraviesen. El oxígeno y el dióxido de carbono se difunden a través de la barrera, pero la mayoría de los productos de desecho como la urea no pueden atravesarla.

La barrera hematoencefálica no es perfecta; algunas toxinas como la nicotina, el alcohol, la cafeína y el mercurio pueden atravesarla. Además, la inflamación o un golpe en la cabeza pueden dañarla, permitiendo que sustancias indeseables la atraviesen.

### Cerebro humano

Un cerebro humano promedio pesa 1240 gramos. Contiene alrededor de 100 mil millones de interneuronas y las neuroglías constituyen más de la mitad de su volumen.

La porción del romboencéfalo que se encuentra justo encima de la médula espinal se llama **médula oblonga** (figura 29.20). Infiere en la fuerza del latido cardíaco y en la frecuencia respiratoria. También controla reflejos como la deglución, la tos, el vómito y el estornudo. Por encima de la médula oblonga se encuentra el **punto de Varolio**, que también afecta la respiración. El "puente" de Varolio hace referencia a los tractos que se extienden de la médula hacia el mesencéfalo.

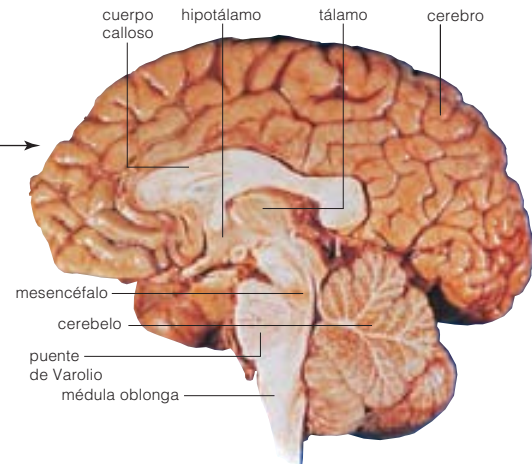
El **cerebelo** se encuentra en la parte posterior del cerebro y tiene el tamaño de una ciruela. Tiene empacamiento denso de

**Figura 29.20** Cerebro humano.

**A** Vista superior del cerebro humano. Las meninges fueron retiradas.

**B** La mitad derecha del cerebro en corte transversal a lo largo de la fisura central.

**C** Principales componentes del cerebro y sus funciones.



neuronas y hay más neuronas allí que en otras regiones cerebrales combinadas. El cerebelo controla la postura y coordina los movimientos voluntarios. Entre otros efectos, el consumo excesivo de alcohol altera la coordinación modificando el funcionamiento de las neuronas en el cerebelo. La policía evalúa el grado de esta afectación pidiendo a la persona que parece alcoholizada que camine en línea recta.

En los humanos, el mesencéfalo es la más pequeña de las tres regiones cerebrales y desempeña un papel importante en el aprendizaje basado en recompensas. De manera colectiva, el puente de Varolio, la médula y el mesencéfalo se denominan tallo cerebral.

El prosencéfalo contiene el **cerebro**, que es la parte más grande del cerebro humano. Hay una fisura que divide el cerebro en hemisferio derecho e izquierdo. Una banda de tejido grueso, el cuerpo caloso, conecta los hemisferios. Cada hemisferio tiene una capa externa de materia gris llamada corteza cerebral. Nuestra gran corteza cerebral es la parte del cerebro responsable de capacidades singulares como el lenguaje y el pensamiento abstracto.

La mayoría de las señales sensoriales destinadas al cerebro pasan por el **tálamo** adyacente, el cual las clasifica y las envía a la región adecuada de la corteza cerebral.

El **hipotálamo** (nombre que significa “debajo del tálamo”) es el centro de control homeostático del ambiente interno. Recibe señales sobre el estado del cuerpo y regula la sed, el apetito, el impulso sexual y la temperatura corporal. También interactúa con la glándula hipófisis adyacente como centro de control para el sistema endocrino.

**B**

### Prosencéfalo

Cerebro	Ubica y procesa la alimentación sensorial; inicia y controla la actividad del músculo esquelético; riga la memoria, las emociones y el pensamiento abstracto
Tálamo	Transmite señales sensoriales hacia la corteza cerebral y procedentes de ella; desempeña un papel en la memoria
Hipotálamo	Con la glándula hipófisis, tiene funciones de control homeostático. Ajusta el volumen, la composición y la temperatura del ambiente interno, riga comportamientos que favorecen la homeostasis (por ejemplo, la sed, el hambre)

### Mesencéfalo

Transmite información sensorial al prosencéfalo

### Romboencéfalo

Puente de Varolio	Es un puente entre el cerebro y el cerebelo, también conecta la médula espinal con el prosencéfalo. Junto con la médula oblonga, controla la frecuencia y la profundidad de la respiración
Cerebelo	Coordina la actividad motora para el movimiento de los miembros y mantener la postura, y para la orientación espacial
Médula oblonga	Transmite señales entre la médula espinal y el puente de Varolio; desempeña funciones en los reflejos que afectan la frecuencia cardíaca, el diámetro de los vasos sanguíneos y la frecuencia respiratoria. También está involucrada en el vómito, la tos y otras funciones reflejas

**C**

**barrera hematoencefálica** Barrera protectora que impide que las sustancias indeseables entren al líquido cefalorraquídeo.

**cerebelo** Región del romboencéfalo responsable de la coordinación de movimientos voluntarios.

**cerebro** Región del prosencéfalo que controla las funciones superiores.

**hipotálamo** Región del prosencéfalo que controla procesos relacionados con la homeostasis; es el centro de control de las funciones endocrinas.

**médula oblonga** Área del romboencéfalo que controla el ritmo respiratorio y los reflejos como la tos y el vómito.

**puente de Varolio** Región del romboencéfalo entre la médula oblonga y el mesencéfalo; ayuda a controlar la respiración.

**tálamo** Zona del prosencéfalo que transmite señales al cerebro.

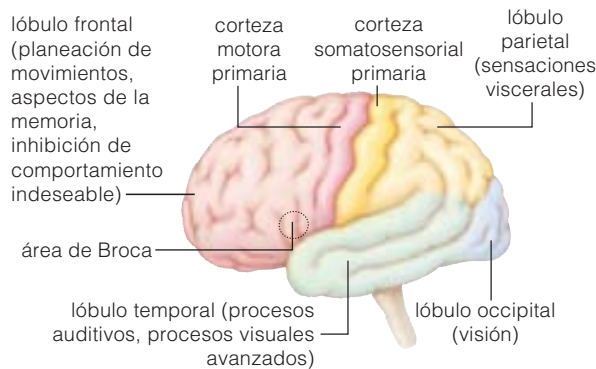
### Para repasar en casa ¿Cómo se desarrolla el cerebro de los vertebrados y cuáles son sus regiones funcionales?

- El cerebro de los vertebrados se desarrolla a partir de un conducto neural hueco, el interior del cual persiste en los adultos como un sistema de cavidades y canales llenos de líquido cefalorraquídeo. El líquido sirve de amortiguador para el tejido nervioso contra movimientos repentinos y violentos.
- El tejido del conducto neural embrionario da lugar al prosencéfalo, al mesencéfalo y al romboencéfalo. Este último controla los reflejos y la coordinación. Las capacidades singulares de los humanos surgen en las regiones del prosencéfalo, que son de mayor tamaño.

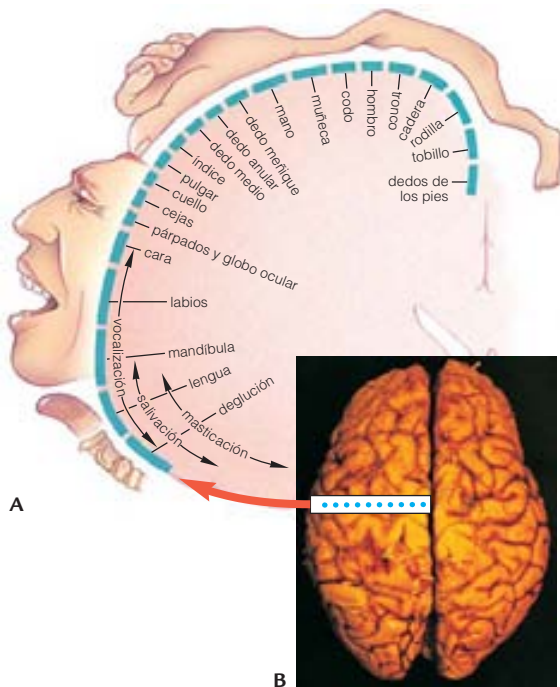
- › Nuestra capacidad para realizar acciones voluntarias, así como el lenguaje y el pensamiento consciente, se deriva de la actividad en la corteza cerebral.
- › La corteza interactúa con otras regiones del cerebro para provocar respuestas emocionales y fabricar recuerdos.

### Funciones de la corteza cerebral

La **corteza cerebral** es la capa más externa del cerebro, tiene un espesor de 2 milímetros, y una capa externa muy replegada de materia gris. Los pliegues prominentes de la corteza se emplean como marcas para definir el lóbulo frontal, parietal, temporal y occipital del cerebro (figura 29.21).



**Figura 29.21** Centros primarios de recepción e integración de la corteza cerebral humana. Las áreas de asociación coordinan y procesan la alimentación sensorial procedente de diversos receptores.



**Figura 29.22** A Corte de la corteza primaria motora a través de la región identificada en B. El tamaño de las partes del cuerpo señaladas en el corte está distorsionado para indicar cuáles de ellas tienen un control más preciso.

Gran parte de cada lóbulo frontal consta de áreas de asociación. Estas áreas se dedican a integrar información y regir acciones conscientes. Hacer planes e interactuar con otras personas requiere el funcionamiento de este lóbulo.

Durante la década de 1950, más de 20 000 personas sufrieron daños en los lóbulos frontales mediante la lobotomía. Este procedimiento quirúrgico estaba destinado a tratar enfermedades mentales, trastornos de la personalidad e incluso intenso dolor de cabeza. El médico efectuaba el procedimiento con un picahielos. Insertaba este metal aguzado por el hueso en la parte posterior del ojo y lo movía de un lado a otro para destruir el tejido del lóbulo frontal. Las lobotomías en ocasiones permitían que el paciente se sintiera más calmado, pero el procedimiento también afectaba las emociones y alteraba la capacidad para planear, concentrarse y comportarse de manera adecuada en situaciones sociales.

La **corteza motora primaria**, región que controla el músculo esquelético, se encuentra cerca de la parte posterior de cada lóbulo frontal (figura 29.22). Cada hemisferio controla y recibe señales del extremo opuesto del cuerpo. Por ejemplo, las señales para mover el brazo derecho se originan en la corteza motora del hemisferio cerebral izquierdo.

Ambos hemisferios difieren un poco en sus funciones. Por ejemplo, en 90 por ciento de personas que utilizan la mano derecha de manera preferencial, el hemisferio izquierdo tiene más actividad para controlar el movimiento y el lenguaje. El área de Broca, que es la parte del lóbulo frontal que nos ayuda a traducir nuestros pensamientos en palabras, suele encontrarse en el hemisferio izquierdo. Controla la lengua, la garganta y los músculos de los labios, y brinda al ser humano la capacidad de pronunciar oraciones complejas. Un daño en el área de Broca suele afectar el habla normal, aunque la persona afectada aún puede entender el lenguaje.

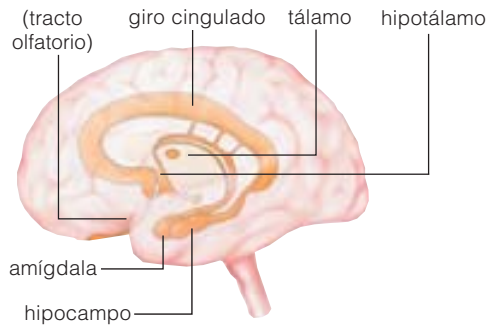
Las capacidades de cada hemisferio son flexibles. Cuando el tejido de algún lado del cerebro se daña por un accidente cerebrovascular o una lesión, el otro hemisferio puede adoptar algunas de las tareas que se pierden. Algunas personas llegan a funcionar incluso con un solo hemisferio.

Las áreas sensoriales de la corteza cerebral nos permiten percibir las sensaciones. La corteza somatosensorial primaria del lóbulo parietal es el área de recepción de la información sensorial de la piel y las articulaciones. Cuando alguien te toca en el hombro izquierdo, las señales que llegan a la corteza somatosensorial primaria del lóbulo parietal derecho de tu cerebro te indican lo que ocurre. Otra área sensorial del lóbulo parietal recibe las señales del gusto. En el lóbulo occipital, la corteza visual primaria integra las señales de entrada de ambos ojos. La percepción de sonidos y olores surge en las áreas sensoriales primarias del lóbulo temporal.

### Conexiones con el sistema límbico

El **sistema límbico** se encuentra alrededor del tallo cerebral superior. Rige las emociones, ayuda a la memoria y correlaciona las actividades de los órganos con el comportamiento autogratificante, por ejemplo la alimentación y las relaciones sexuales. Por este motivo el sistema límbico se llama cerebro visceral emotivo.





**Figura 29.23** Componentes del sistema límbico.

Puede hacernos sentir la pasión del enamoramiento y hacer que nuestro estómago se indigeste. Estas y otras “reacciones viscerales” son controladas por señales de la corteza prefrontal que se encuentran en la parte más delantera del cerebro.

El hipotálamo, el hipocampo, la amígdala y las estructuras adyacentes constituyen el sistema límbico (figura 29.23). El hipotálamo es el principal centro de control para las respuestas homeostáticas; también correlaciona las emociones con actividades viscerales. El hipocampo ayuda a almacenar y recuperar recuerdos de amenazas pasadas. La amígdala, de forma almen-drada, nos ayuda a interpretar las claves sociales y contribuye a la sensación del ser. La amígdala tiene mucha actividad durante episodios de temor y ansiedad, y suele presentar hiperactividad en personas con trastornos de pánico.

El sistema límbico siempre ha estado relacionado con los lóbulos olfatorios. La alimentación olfatoria provoca que fluyan señales al hipocampo, la amígdala y el hipotálamo, y también a la corteza olfatoria. Por este motivo tenemos esa sensación de bienestar y comodidad al recordar algún aroma asociado con alguien especial. Las señales acerca del sabor también viajan al sistema límbico y provocan respuestas emocionales.

### Almacenamiento de recuerdos

La corteza cerebral recibe información de manera continua, pero sólo una fracción de la misma se transforma en recuerdos. Las memorias se forman por etapas. La memoria a corto plazo puede almacenar información durante un lapso que va de entre varios segundos a algunas horas. Este tipo de memoria retiene fragmentos de información, un conjunto de números, las palabras de una oración, etc. La memoria a largo plazo almacena información compleja de manera más o menos permanente (figura 29.24).

Los diferentes tipos de memoria se almacenan y vuelven a la mente a través de diferentes mecanismos. La repetición de tareas motoras crea memoria persistente en relación con ciertas habilidades. Cuando aprendes a andar en bicicleta, a manejar un automóvil, a botar la pelota de baloncesto o a tocar el piano, es poco probable que llegues a olvidarlo. La memoria relacionada con estas habilidades involucra al cerebelo, el cual controla la actividad motora.

**corteza cerebral** Capa externa de materia gris del cerebro; región responsable del comportamiento más complejo.

**corteza motora primaria** Región del lóbulo frontal que controla el movimiento voluntario.

**sistema límbico** Grupo de estructuras cerebrales que rige las emociones.

## En busca del éxtasis (una vez más)

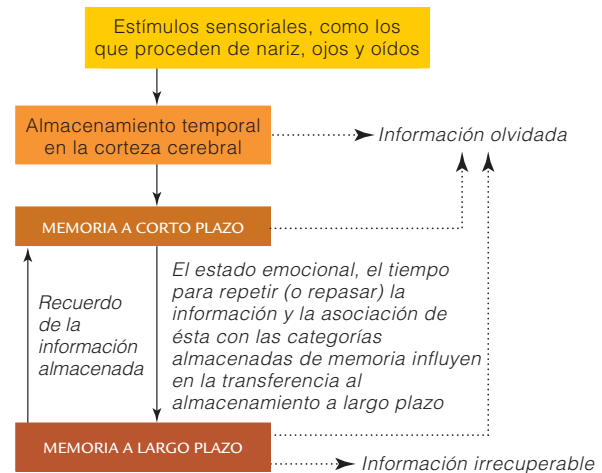
Ahora que tienes algunos conocimientos sobre el funcionamiento del cerebro, dedicaremos un momento a reconsiderar los efectos del MDMA, el ingrediente activo del éxtasis. El MDMA daña e incluso mata las interneuronas cerebrales que producen el neurotransmisor serotonina. Las neuronas no se dividen, de modo que no son reemplazadas cuando se dañan. El MDMA también daña la barrera hematoencefálica. En un estudio en ratas de laboratorio, la barrera hematoencefálica siguió afectada hasta por 10 semanas tras el uso de MDMA. El daño a este mecanismo protector permite que las moléculas dañinas atraviesen hacia el líquido cefalorraquídeo.

**¿Cómo votarías?** Algunas personas argumentan que la adicción es un trastorno y que es mejor enviar a los drogadictos a que reciban tratamiento en programas de rehabilitación que encerrarlos en prisión. ¿Estás de acuerdo? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

La memoria declarativa almacena hechos e impresiones. Ayuda a recordar cómo huele un limón y que una moneda de 50 centavos vale más que una de 10. La entrada de información de memoria declarativa se inicia con señales de la corteza sensorial hacia la amígdala. La amígdala tamiza la información y envía algunas señales al hipocampo. La memoria declarativa también involucra al lóbulo temporal. Los daños en este lóbulo provocan amnesia y una pérdida de la memoria declarativa.

Las emociones influyen en la memoria retentiva. Por ejemplo, la epinefrina que se libera durante momentos de tensión ayuda a guardar los recuerdos a corto plazo en el almacenamiento a largo plazo.



**Figura 29.24** Etapas de procesamiento de la memoria.

### Para repasar en casa ¿Qué es la corteza cerebral?

- ▶ La corteza cerebral es la capa más externa de materia gris, y tiene áreas que reciben e integran la información sensorial. También controla el pensamiento y las acciones conscientes.
- ▶ La corteza cerebral interactúa con el sistema límbico, un conjunto de estructuras cerebrales que afectan las emociones y contribuyen con la memoria.

## Resumen



**Sección 29.1** Las drogas psicoactivas como el éxtasis producen sensaciones agradables alterando el funcionamiento normal de las células cerebrales. En ocasiones estas alteraciones provocan efectos indeseables o incluso la muerte.

**Sección 29.2** Todas las **neuronas** son células excitables. Las **neuronas sensoriales** detectan estímulos y envían señales a las neuronas motoras o **interneuronas**, las cuales integran la información y envían señales entre ellas o a las neuronas motoras. Las **neuronas motoras** llevan señales a los efectores (músculos y glándulas). Las **células neurogliales** dan apoyo funcional y estructural a las neuronas.

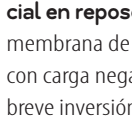


Los cnidarios tienen una **red nerviosa** sin un centro integrador. Los animales bilaterales simples tienen un sistema nervioso con un grupo de **ganglios** en el extremo de la cabeza, **cordones nerviosos** ventrales

que corren a lo largo del cuerpo y **nervios** que se extienden desde los cordones nerviosos. En los vertebrados, el **sistema nervioso central** está formado por el cerebro y la médula espinal. Los pares de nervios del **sistema nervioso periférico** conectan el cerebro y la médula espinal con el resto del cuerpo.



**Secciones 29.3, 29.4** Las **dendritas** de una neurona reciben señales; los extremos de los **axones** transmiten las señales. La diferencia de voltaje a través de la membrana plasmática de una neurona constituye un **potencial de membrana**. El **potencial en reposo** se deriva de la acción de proteínas de transporte en la membrana de la neurona y de la concentración más alta de proteínas con carga negativa dentro de la célula. El **potencial de acción** es una breve inversión de la diferencia de carga a través de la membrana.



**Sección 29.5** Un potencial de acción se origina sólo cuando una perturbación provoca que el potencial de la membrana aumente hasta el **umbral**. El potencial de acción se inicia cuando se abren los canales con compuerta de sodio. La **retroalimentación positiva**

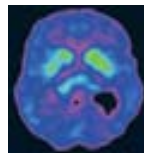
provoca que se abran otros canales adicionales de compuerta de sodio, de modo que el sodio penetra con velocidad al axón. Este influjo hace que el citoplasma del axón quede con más carga positiva que el líquido extracelular, y como resultado, los canales con compuerta de potasio se abren y el potasio sale. La actividad de las bombas de sodio y potasio mantiene los gradientes iónicos necesarios para el potencial de la membrana en reposo.



**Sección 29.6** Las neuronas envían señales a otras neuronas, fibras musculares o células de glándulas en la **sinapsis**. Cuando llega un potencial de acción a las terminales del axón de la célula presináptica desencadena la liberación de un **neurotransmisor**.

Estas moléculas se difunden a través del espacio sináptico y se enlazan con receptores de la célula postsináptica. Por ejemplo, en una **unión neuromuscular**, una neurona motora libera **acetilcolina**, la cual se enlaza con los receptores en una fibra muscular.

El neurotransmisor puede tener efecto de inhibición o excitación en una célula postsináptica. La respuesta de la célula postsináptica depende de la **integración sináptica** de los mensajes que llegan de manera simultánea.



**Sección 29.7** Los síntomas de muchos trastornos neurológicos se derivan de menores niveles de algún neurotransmisor. Estos trastornos se tratan con fármacos que aumentan el nivel del neurotransmisor adecuado. Las drogas psicoactivas estimulan neurotransmisores o alteran su liberación o absorción. Por ejemplo, la morfina simula la acción de las **endorfinas**, un tipo de sustancia natural que elimina el dolor.



**Sección 29.8** Los nervios son haces de axones que llevan señales por todo el cuerpo. La **mielina** que recubre la mayoría de los axones aumenta la velocidad de conducción de las señales. El sistema nervioso periférico se divide, de acuerdo con su función, en **sistema nervioso somático**, que controla el músculo esquelético, y **sistema nervioso autónomo**, que controla órganos internos y glándulas. Las **neuronas simpáticas** del sistema autónomo aumentan su producción en momentos de estrés o peligro. Durante épocas más tranquilas predominan las señales de las **neuronas parasimpáticas**.



**Sección 29.9** Igual que el cerebro, la **médula espinal** consta de **materia blanca** (axones mielinizados) y **materia gris** (cuerpos de células, dendritas y neuroglías). La médula espinal y el cerebro están recubiertos por las membranas llamadas **meninges** y amortiguados por el **líquido cefalorraquídeo**. Los reflejos espinales incluyen los nervios periféricos y la médula espinal. Un **reflejo** es una respuesta automática ante un estímulo; no requiere de pensamiento consciente.



**Secciones 29.10, 29.11** El conducto neural del embrión de los vertebrados da lugar a la médula espinal y al cerebro. La **barrera hematoencefálica** impide que las sustancias dañinas lleguen al cerebro. El **punto de Varolio** y la **médula oblonga** controlan los reflejos respiratorios y otras tareas vitales. El cerebelo coordina la actividad motora. El **tálamo** y el **hipotálamo** funcionan en la homeostasis.

La **corteza cerebral** es la porción más externa del **cerebro** y rige las funciones complejas. Su **corteza motora primaria** controla el movimiento voluntario. La corteza cerebral interacciona con el **sistema límbico** en las emociones y la memoria.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

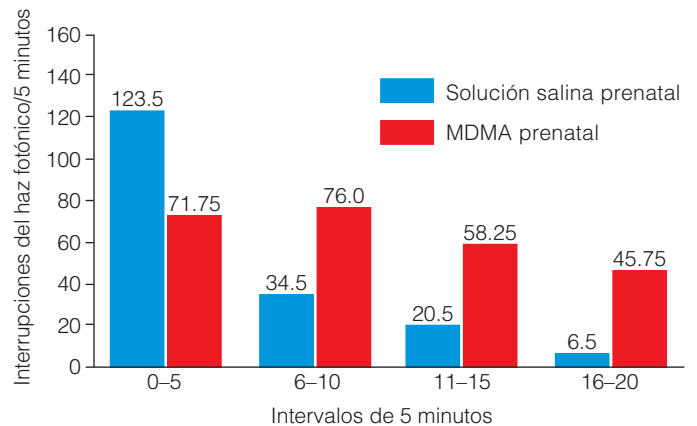
- \_\_\_\_\_ transmiten mensajes del cerebro y la médula espinal a los músculos y las glándulas.
  - Las neuronas motoras
  - Las neuronas sensoriales
  - Las interneuronas
  - Las neuroglías
- Cuando una neurona se encuentra en reposo, \_\_\_\_\_.
  - se encuentra en su potencial umbral
  - los canales con compuerta de sodio están abiertos
  - contiene menos sodio que el líquido intersticial
  - a y c

## Actividades de análisis de datos

**Efectos prenatales del éxtasis** A menudo se realizan estudios en animales para evaluar los efectos de la exposición prenatal a fármacos ilícitos. Por ejemplo, Jack Lipton empleó ratas para estudiar los efectos de la exposición prenatal al MDMA (el ingrediente activo del éxtasis) sobre el comportamiento. Inyectó MDMA o solución salina a ratas hembras cuando tenían entre 14 y 20 días de haber sido preñadas y se estaban formando los cerebros de las crías. Cuando las crías tenían 21 días de edad, Lipton probó sus respuestas ante un nuevo ambiente. Colocó cada rata juvenil en una nueva jaula y empleó un sistema de haz fotónico para registrar cuánto se desplazaba cada rata por la jaula antes de tranquilizarse. En la **figura 29.25** se muestran los resultados obtenidos.

1. ¿Cuáles ratas se desplazaron más (es decir, cuáles ocasionaron más interrupción de haces fotónicos) durante los primeros 5 minutos en la nueva jaula, las expuestas al MDMA antes de nacer o las del grupo de control?
2. ¿Cuántas interrupciones del haz fotónico realizaron las ratas expuestas a MDMA durante el segundo periodo de 5 minutos en la nueva jaula?
3. ¿Cuáles ratas se desplazaron más durante los últimos 5 minutos del estudio?

3. Se originan potenciales de acción cuando \_\_\_\_\_.
  - a. se cierran las compuertas de potasio
  - b. un estímulo hace que el potencial de membrana alcance el umbral
  - c. las bombas de sodio y potasio comienzan a actuar
  - d. un neurotransmisor es reabsorbido
4. Los neurotransmisores son liberados por \_\_\_\_\_.
  - a. terminales de axones
  - b. el cuerpo de la célula
  - c. las dendritas
  - d. la capa de mielina
5. La mielina que recubre los nervios periféricos está constituida por \_\_\_\_\_.
  - a. células de Schwann
  - b. neuronas motoras
  - c. neuronas sensoriales
  - d. interneuronas
6. El músculo esquelético es controlado por \_\_\_\_\_.
  - a. señales simpáticas
  - b. señales parasimpáticas
  - c. nervios somáticos
  - d. a y b
7. Cuando una persona está sentada sobre el sofá leyendo, prevalece la alimentación del sistema \_\_\_\_\_.
  - a. simpático
  - b. parasimpático
  - c. Ambos prevalecen.
  - d. Ninguno prevalece.
8. Los músculos esqueléticos se contraen en respuesta a \_\_\_\_\_.
  - a. acetilcolina (ACh)
  - b. dopamina
  - c. serotonina
  - d. endorfinas
9. El cerebro forma parte del \_\_\_\_\_.
  - a. prosencéfalo
  - b. mesencéfalo
  - c. romboencéfalo
  - d. tallo cerebral
10. La morfina simula sustancias naturales que contrarrestan el dolor llamadas \_\_\_\_\_.
  - a. acetilcolina (ACh)
  - b. dopamina
  - c. serotonina
  - d. endorfinas
11. El mal de Parkinson produce niveles bajos de \_\_\_\_\_.
  - a. acetilcolina (ACh)
  - b. dopamina
  - c. serotonina
  - d. endorfinas
12. Los axones mielinizados constituyen la materia \_\_\_\_\_. ¿de qué parte del cerebro y médula espinal?



**Figura 29.25** Efecto de la exposición prenatal a MDMA sobre los niveles de actividad de ratas de 21 días de nacidas colocadas en una nueva jaula. Los movimientos de las ratas se detectaron por interrupción de un haz de fotones. Las ratas fueron monitoreadas a intervalos de 5 minutos hasta un total de 20 minutos. Las barras en azul son el número promedio de interrupciones del haz fotónico por ratas cuyas madres recibieron solución salina; las barras rojas son de las ratas cuyas madres recibieron MDMA.

4. ¿Apoya este estudio la hipótesis de que la exposición al MDMA afecta el cerebro de las ratas en desarrollo?

13. Relaciona los términos de la columna de la izquierda con sus descripciones.

- |                              |  |
|------------------------------|--|
| ___ huso muscular            | a. coordina la actividad motora                              |
| ___ neurotransmisor          | b. conecta los hemisferios                                   |
| ___ sistema límbico          | c. protege la médula espinal y el cerebro de algunas toxinas |
| ___ cuerpo calloso           | d. tipo de molécula señalizadora                             |
| ___ corteza cerebral         | e. equipo de apoyo para las neuronas                         |
| ___ cerebelo                 | f. recubre el cerebro y la médula espinal                    |
| ___ neuroglias               | g. desempeña un papel en las emociones y la memoria          |
| ___ ganglio                  | h. efectúa la integración más compleja                       |
| ___ barrera hematoencefálica | i. grupos de cuerpos de células neuronales                   |
| ___ meninges                 | j. receptor sensitivo a la elongación                        |

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

1. En los humanos recién nacidos, en particular en los prematuros, la barrera hematoencefálica aún no se encuentra desarrollada al 100 por ciento. ¿Por qué motivo se debe prestar particular atención a la dieta de los lactantes?
2. Las inyecciones de toxina de botulismo (Botox) en los músculos faciales evitan el movimiento que provoca que la piel de la cara se arrugue. El Botox actúa evitando la liberación de un neurotransmisor. ¿Cuál es este neurotransmisor?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Estructura de la neurona; Propiedades de la membrana; Potencial de acción; Función sináptica; Estructura y funcionamiento de los nervios; Efectos simpáticos y parasimpáticos; Estructura de la médula espinal; Efecto de elongación; Corteza cerebral humana.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo emplearás tus conocimientos sobre neuronas sensoriales (sección 29.2), potenciales de acción (29.4) y reflejos (29.9). En la discusión de la visión se emplean los conceptos de pigmentos y propiedades de la luz (6.2). Verás ejemplos de herencia ligada al sexo (14.4) y convergencia morfológica (16.8). También reconsiderarás los cambios sensoriales desarrollados por los vertebrados en su conquista del ambiente terrestre (24.4).



### Vías sensoriales

Los sistemas sensoriales constan de receptores sensoriales, nervios que llevan señales y regiones del cerebro que reciben y procesan la información sensorial. Cada tipo de receptor sensorial reacciona ante un estímulo específico. La información acerca de los estímulos está codificada en el número y la frecuencia de los potenciales de acción.



### Sensaciones somáticas y viscerales

Las sensaciones somáticas incluyen tacto, presión, dolor, temperatura y sensación muscular. Se inician en los mecanorreceptores de la piel, los músculos y las articulaciones vecinas. Las sensaciones viscerales surgen de la estimulación de receptores en las paredes de órganos internos blandos.

# 30 Percepción sensorial

## 30.1 Dilema del tamaño de una ballena

Consideremos el mundo sensorial de una ballena, que nada a 200 metros bajo la superficie del mar. Casi no penetra luz solar en esas profundidades, de modo que la ballena ve poco al desplazarse por el agua. Muchos peces detectan el movimiento mediante un sistema de línea lateral que responde a diferencias en la presión del agua. Los peces también emplean los productos químicos en solución como pistas para la navegación. Sin embargo, la ballena carece de línea lateral y tiene un sentido del olfato muy malo. ¿Cómo sabe hacia dónde se dirige?

Las ballenas confían mucho en su sentido auditivo. El agua es un medio ideal para la transmisión de las ondas sonoras; el sonido se desplaza cinco veces más rápido en el agua que en el aire. Los oídos de las ballenas están adaptados para detectar los sonidos bajo el agua. Carecen de orejas. En vez de ello, la mandíbula de la ballena vibra en respuesta a las ondas de sonido que viajan por el agua. Las vibraciones se transmiten desde la mandíbula, pasando por una capa de grasa, hasta la parte interna del oído.

Las ballenas emplean el sonido para comunicarse, ubicar su alimento y orientarse en el agua. Las orcas y algunas otras especies de ballenas dentadas llevan a cabo la ecolocalión: la ballena emite sonidos de tono alto y después escucha cómo rebota el eco en los objetos, incluyendo las presas. Sus oídos son particularmente sensibles a sonidos de alta frecuencia. Los rorcuales, incluyendo la ballena jorobada, que se muestra en la foto de la izquierda, se comunican usando sonidos de tono muy bajo capaces de viajar por toda una cuenca oceánica. Sus oídos están adaptados para detectar esos sonidos de tono tan bajo.

Como el océano se ha llenado de ruidos, la maravillosa adaptación acústica de las ballenas las coloca en riesgo. En el 2001, algunas ballenas encallaron en una playa cerca de una zona donde la Marina de Estados Unidos estaba realizando ejercicios de entrenamiento con un nuevo sistema de sonar (figura 30.1). En este sistema se emplean los ecos de sonidos de baja frecuencia para detectar submarinos. Esos sonidos se encuentran fuera del rango auditivo humano, pero las ballenas percibieron las señales del sonar como intensas explosiones sonoras y reaccionaron con temor. Como después revelaron las autopsias, las ballenas encalladas tenían sangre en los oídos y en la grasa acústica. Parece ser

que estos sonidos hicieron que se dirigieran con velocidad hacia la superficie y el rápido cambio de presión dañó sus tejidos.

El sonar naval es sólo una fuente de contaminación acuática por sonido. Los enormes buques tanque que transportan petróleo y otras mercancías entre continentes emiten sonidos de baja frecuencia que asustan a las ballenas o impiden que escuchen otras señales acústicas. La explotación de recursos de las profundidades marinas como los minerales, se suma a esta contaminación por sonido.

En este capítulo examinaremos los sistemas sensoriales. Gracias a estos sistemas de órganos los animales reciben señales tanto de dentro como de fuera del organismo, las decodifican y adquieren conciencia de sensaciones como tacto, sonidos, olores, sensaciones visuales y de otros tipos. Como verás, los animales difieren en el tipo y número de receptores sensoriales con los cuales perciben su entorno y también difieren en su percepción. Encontrar métodos para cubrir las necesidades humanas sin alterar de manera innecesaria el mundo sensorial de otras especies constituye un reto continuo.



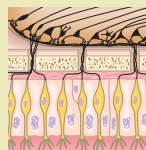
**Figura 30.1** Algunos niños se acercan a una de las ballenas que encallaron durante las pruebas militares con un nuevo sistema de sonar. De las 16 ballenas encalladas, seis murieron en la playa, y los voluntarios lograron empujar las restantes al mar. Se desconoce la suerte que corrieron esos animales.



### Visión

La visión requiere ojos con un arreglo denso de fotorreceptores y un cerebro que integre las señales de los receptores. Los ojos de los vertebrados

funcionan como una cámara de película; una sola abertura ajustable permite la entrada de luz. La vía sensorial se inicia en la retina del ojo y termina en la corteza visual.



Muchos animales también tienen órganos que detectan feromonas: éstos son productos químicos que un miembro de la especie emplea para comunicarse con otro miembro de la misma especie.

### Sentidos químicos

El enlace de productos químicos específicos activa los quimiorreceptores en el recubrimiento de la nariz y boca.



### Equilibrio y sentido auditivo

El oído funciona en el sentido de equilibrio y el auditivo. En ambos casos, los movimientos estimulan

mecanorreceptores. En el equilibrio, el movimiento del cuerpo es el origen de la estimulación. En el sentido auditivo, la presión de las ondas sonoras provoca un movimiento que estimula los mecanorreceptores.



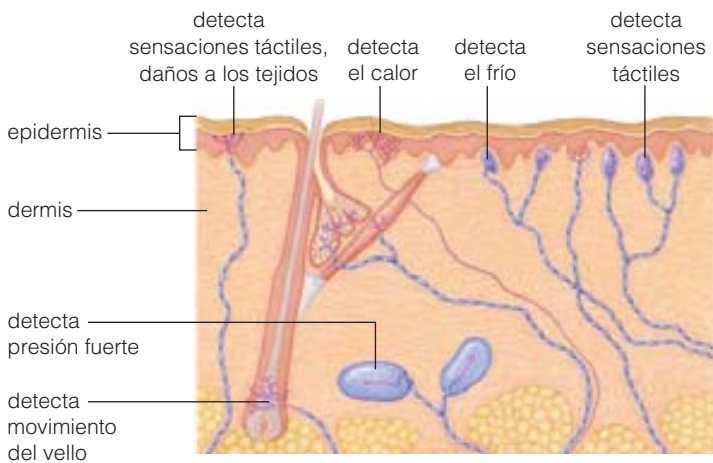
## 30.2 Detección de estímulos y formación de percepciones

- Los receptores sensoriales del animal determinan los rasgos de su entorno que puede detectar y a los que responde.
- Vínculos a Neuronas sensoriales 29.2, Potencial de acción 29.4

### Excitación de las neuronas sensoriales

La porción sensorial del sistema nervioso de los vertebrados consta de neuronas sensoriales que detectan estímulos, nervios que llevan información acerca de los estímulos al cerebro y regiones cerebrales que procesan la información. Un **estímulo** es un tipo de energía que excita las terminales receptoras de una neurona sensorial. Cuando esa excitación es demasiado fuerte produce un potencial de acción, que viaja a lo largo de un nervio periférico hacia el sistema nervioso central.

Los distintos tipos de neuronas sensoriales responden ante diversos estímulos. En la **figura 30.2** se muestran los receptores en la piel humana. Los **mecanorreceptores** se excitan por energía mecánica como la presión, un cambio de posición o la aceleración. Los **receptores del dolor** responden a daños en los tejidos. Los **termorreceptores** detectan los cambios de temperatura. La piel tiene receptores que responden al calor y al frío. Otros tipos de receptores sensoriales se encuentran en otras partes del cuerpo. Los **quimiorreceptores** del recubrimiento de nariz y boca detectan la energía química de sustancias específicas disueltas en el líquido que los baña. Los ojos detectan la luz cuando los **fotorreceptores** oculares se excitan.



**Figura 30.2** Receptores sensoriales en la piel.

**adaptación sensorial** Disminución de la respuesta de un receptor sensorial a un estímulo que recibe.

**estímulo** Forma de energía detectada por un receptor sensorial.

**fotorreceptor** Receptor sensorial que responde a la luz.

**mecanorreceptor** Receptor sensorial que responde a la presión, la posición o la aceleración.

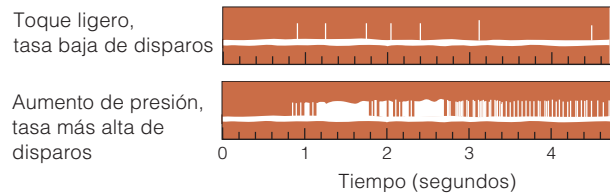
**percepción** Significado que el cerebro deriva de una sensación.

**quimiorreceptor** Receptor sensorial que responde a un producto químico.

**receptor del dolor** Receptor sensorial que responde a daños en los tejidos.

**sensación** Detección de un estímulo.

**termorreceptor** Receptor sensorial que reacciona a la temperatura.



**Figura 30.3 Animada** Registros de potenciales de acción de un mecanorreceptor en la piel. A medida que la presión aumenta, se producen más potenciales de acción (barras blancas) por segundo.

### Fuentes de información acerca de un estímulo

Tres variables permiten al cerebro determinar la ubicación e intensidad de un estímulo. Primero, el cerebro considera el nervio que transmite los potenciales de acción. Por ejemplo, los potenciales de acción que llegan a través del nervio óptico son interpretados como derivados de estímulos visuales. Por eso uno "ve estrechitas" si se aprieta el ojo en una habitación oscura.

En segundo lugar, el cerebro evalúa la frecuencia de los potenciales de acción. Una frecuencia más alta denota un estímulo más fuerte. Si uno se oprime levemente la piel, un mecanorreceptor responde con algunos potenciales de acción por segundo. Pero si la presión es más fuerte, el receptor aumenta su secuencia de disparo (**figura 30.3**).

Por último, el número de receptores sensoriales que se disparan suministra información al cerebro acerca de la intensidad del estímulo. Tocar el brazo de alguien con suavidad activa menos receptores que el hecho de golpearlo con una palmada.

La duración del estímulo también afecta la respuesta. En la **adaptación sensorial**, las neuronas dejan de dispararse, a pesar de que la estimulación continúa. Cuando una persona entra en una casa donde están cocinando tarta de manzana, de inmediato percibe el dulce aroma de las manzanas cocidas. Pero a los pocos minutos, el aroma parece disminuir. En realidad el aroma no cambia de intensidad, pero los quimiorreceptores de la nariz se adaptan a él.

### Sensación y percepción

La **sensación** es la detección de señales sensoriales. La **percepción** surge cuando el cerebro asigna un significado a esas señales. Consideremos lo que ocurre cuando miras un avión volar. A medida que se aleja, la imagen que perciben los ojos se hace cada vez más pequeña. La persona percibe ese cambio de sensación como indicio de que el avión se aleja, no como el hecho de que disminuya de tamaño.

### Para repasar en casa ¿En qué se basa la sensación y la percepción?

- La sensación surge cuando los receptores sensoriales detectan estímulos específicos. Los nervios llevan señales a regiones del cerebro que evalúan el estímulo de acuerdo con la vía de señalización nerviosa de donde procede, la frecuencia de los potenciales de acción y el número de axones excitados por el estímulo.
- Las percepciones surgen cuando el cerebro interpreta sensaciones.



## 30.3 Sensaciones somáticas y viscerales

► Los receptores sensoriales involucrados en las sensaciones somáticas y viscerales se encuentran distribuidos por todo el cuerpo.

◀ Vínculo a Reflejo de elongación 29.9

Las neuronas sensoriales dan lugar a **sensaciones somáticas** y están ubicadas en piel, músculos, tendones y articulaciones. Las sensaciones somáticas se ubican con facilidad en una parte específica del cuerpo. En contraste, las **sensaciones viscerales** se derivan de neuronas en las paredes de órganos internos blandos y a menudo es difícil ubicarlas. Es fácil percibir con exactitud que alguien nos toca el brazo, pero es difícil ubicar un dolor de estómago, una sensación de inflamación o náusea.

### Corteza somatosensorial

Las señales de neuronas sensoriales involucradas en la sensación somática viajan a lo largo de axones hasta la médula espinal, para desplazarse por nervios de ésta hasta llegar al cerebro. Las señales llegan a la corteza somatosensorial, que forma parte de la corteza cerebral. Igual que la corteza motora (sección 29.11), la corteza somatosensorial tiene neuronas ordenadas como un mapa del cuerpo (figura 30.4). Las partes del cuerpo que se muestran muy grandes en el mapa “corporal” de este cerebro corresponden a las regiones del cuerpo donde hay más receptores sensoriales, como las yemas de los dedos, la cara y los labios.

Los receptores sensoriales de la figura 30.2 reportan a la corteza somatosensorial las sensaciones táctiles, de dolor y de temperatura. El cuarto sentido somatosensorial es el sentido muscular, el cual se relaciona con la posición de las partes del cuerpo. Los husos musculares (sección 29.9) son mecanorreceptores que contribuyen con esa sensación. A medida que un músculo se alarga, estos receptores disparan con mayor frecuencia. Los mecanorreceptores cerca de articulaciones y tendones también contribuyen con la sensación muscular.

### Dolor

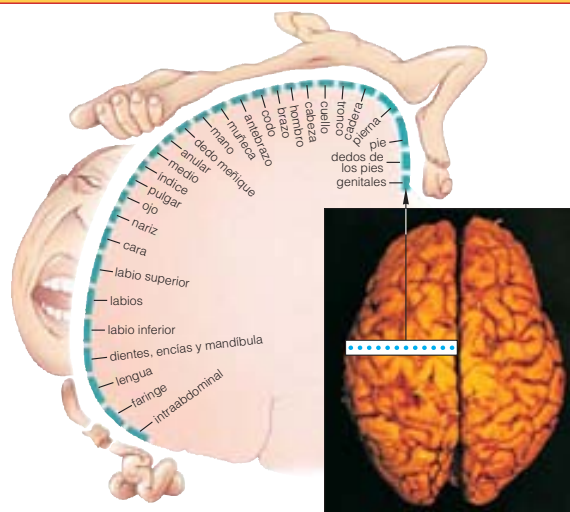
El **dolor** es la percepción de una lesión en los tejidos. El dolor somático surge como respuesta a señales de receptores de dolor en la piel, el músculo esquelético, las articulaciones y los tendones. El dolor visceral se asocia con órganos en el interior de cavidades corporales. Ocurre como respuesta al espasmo de músculo liso, irrigación sanguínea inadecuada en un órgano, exceso de extensión de un órgano hueco como el estómago y otras condiciones anormales.

Las células lesionadas o afectadas liberan moléculas de señalización local, como histamina y prostaglandinas. Estas moléculas estimulan los receptores de dolor vecinos, provocando el desplazamiento de potenciales de acción que viajan a lo largo de los axones de neuronas sensoriales hasta la médula espinal. En ese sitio, los

**dolor** Percepción de lesión en los tejidos.

**sensaciones somáticas** Sensaciones táctiles y de dolor que surgen cuando neuronas sensoriales en piel, músculo o articulaciones se activan.

**sensaciones viscerales** Sensaciones que surgen cuando se activan las neuronas sensoriales asociadas con órganos que se encuentran dentro de cavidades corporales.



**Figura 30.4** Mapa de tres regiones corporales distintas representadas en la corteza somatosensorial primaria humana. Esta delgada tira de corteza cerebral corre desde la parte superior de la cabeza hasta justo encima del oído. Compara esto con la representación de partes corporales en la corteza motora (sección 29.11).

axones hacen sinapsis con las interneuronas espinales que transmiten señales acerca del dolor al cerebro. Las señales llegan hasta la corteza somatosensorial.

Numerosas sustancias afectan la transmisión de señales en la sinapsis entre las neuronas sensoriales que detectan el dolor y las interneuronas espinales. Por ejemplo, las sustancias naturales para el alivio del dolor llamadas endorfinas modifican el flujo de señales a lo largo de la trayectoria del dolor. En contraste, la sustancia P aumenta la percepción del dolor, ya que es un neuromodulador o sustancia señalizadora que modifica el comportamiento de las neuronas. La sustancia P actúa sobre las interneuronas espinales aumentando la probabilidad de que envíen señales de dolor a la corteza sensorial. Es probable que los niveles altos de sustancia P contribuyan con la fibromialgia, trastorno caracterizado por dolores crónicos en músculos y articulaciones de todo el cuerpo.

Los fármacos para el alivio del dolor o analgésicos interfieren con los pasos en la vía del dolor. Por ejemplo, la aspirina reduce el dolor haciendo más lenta la producción de prostaglandinas. Otro ejemplo son los opiáceos sintéticos como la morfina, que simula la actividad de las endorfinas.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las sensaciones somáticas y viscerales?

- Las sensaciones somáticas son señales de receptores sensoriales en piel, músculo esquelético y articulaciones. Viajan a lo largo de los axones de las neuronas sensoriales hasta la médula espinal para llegar después a la corteza somatosensorial.
- Las sensaciones viscerales se inician con la estimulación de neuronas sensoriales en las paredes de los órganos internos del cuerpo. Estas señales son transmitidas a la médula espinal y después al cerebro.
- El dolor es la sensación que se asocia con daños en los tejidos. Las endorfinas y sustancias sintéticas para el alivio del dolor interfieren con las señales que informan al cerebro acerca del dolor.

- › La mayoría de los animales es sensible a la luz, pero sólo los que tienen cámara ocular forman imágenes del mismo modo que los humanos.
- ◀ Vínculo a Convergencia morfológica 16.8

### Requisitos para la visión

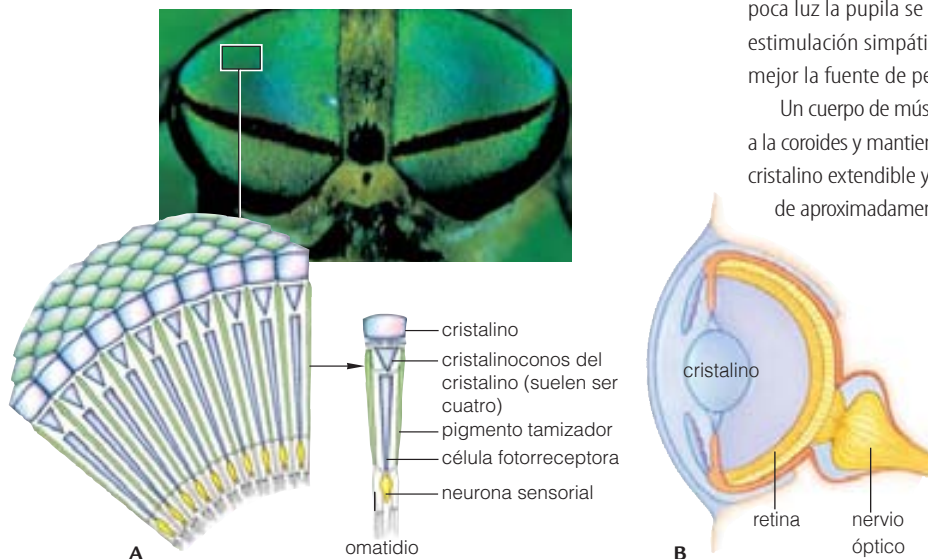
La visión es la detección de luz de manera que suministra una imagen mental de los objetos del entorno. Para ello se requieren ojos y un cerebro con capacidad para interpretar los estímulos visuales. La percepción de imágenes surge cuando el cerebro integra señales respecto a la forma, brillantez, ubicación y movimiento de los estímulos visuales.

Los ojos son órganos sensoriales que contienen fotorreceptores. Las moléculas de pigmento en los fotorreceptores absorben la energía luminosa y la transforman en energía de excitación que da lugar a potenciales de acción que son enviados al cerebro.

Algunos invertebrados, como los gusanos y las lombrices, no tienen ojos, pero tienen fotorreceptores dispersos debajo de la epidermis o agrupados en partes de la misma. Emplean la luz como una señal para orientar su cuerpo, detectan las sombras y ajustan su reloj biológico, pero carecen de un verdadero sentido de la vista.

Para la formación de una imagen se requiere un ojo con **crystalino**, cuerpo transparente que desvía los rayos luminosos haciéndolos converger sobre fotorreceptores. Los insectos tienen **ojos compuestos** de muchas unidades que contienen cristalinicos (figura 30.5A). El cerebro del insecto construye imágenes basándose en la intensidad luminosa detectada por las diferentes unidades. Los ojos compuestos no suministran la visión más clara, pero son muy sensibles al movimiento.

Los moluscos cefalópodos, como los calamares y pulpos, tienen los ojos más complejos de todos los invertebrados (figura 30.5B). Sus **ojos tipo cámara** presentan una abertura ajustable que permite que la luz penetre en una cámara oscura. Cada ojo tiene un cristalino único que enfoca la luz de entrada sobre una **retina**, un tejido empacado en forma densa con fotorreceptores. La retina de



**Figura 30.5** Los ojos de los invertebrados. Éstos tienen una cantidad mucho mayor de fotorreceptores de la que se puede ilustrar en un diagrama simple. **A** Ojo compuesto de un tábano. El cristalino en cada una de las diversas unidades dirige la luz sobre un cono cristalino que la enfoca sobre otra célula fotorreceptora. **B** Cámara ocular de un calamar (un cefalópodo).

un ojo tipo cámara es análoga a la película sensible a la luz que se emplea en una cámara tradicional para tomar fotos. En comparación con los ojos compuestos, los ojos tipo cámara proporcionan una imagen más definida y detallada.

Los vertebrados también tienen ojos tipo cámara. Como los vertebrados no están relacionados de manera cercana con los moluscos cefalópodos, se supone que los ojos tipo cámara evolucionaron en forma independiente en estos dos linajes. Éste es un ejemplo de convergencia morfológica (sección 16.8).

### Ojo humano

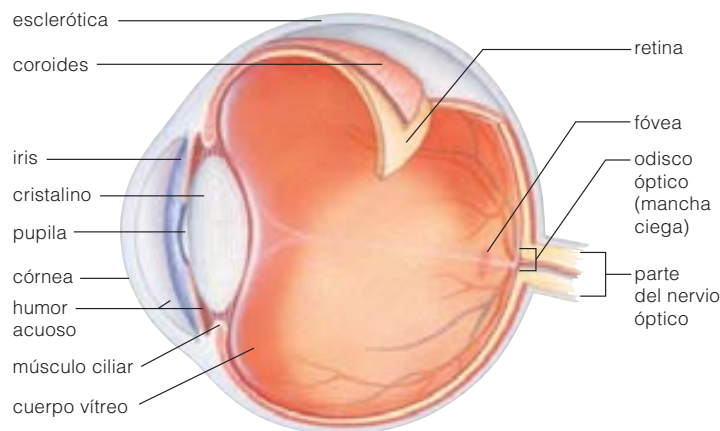
El globo ocular humano se encuentra dentro de una cavidad ósea similar a una copa protectora llamada orbital. Los músculos esqueléticos que corren desde la parte trasera del ojo hasta los huesos en el orbital mueven el globo ocular.

Los párpados, las pestañas y las lágrimas protegen el tejido ocular. Parpadear de manera periódica esparce una película de lágrimas sobre la superficie expuesta del ojo. Una membrana mucosa protectora llamada conjuntiva recubre la superficie interna del párpado y se repliega para cubrir la mayor parte de la superficie externa del ojo. La conjuntivitis, una enfermedad común, es una inflamación de esta membrana provocada por infección viral o bacteriana.

El globo ocular es esférico y tiene tres capas (figura 30.6). La **córnea** constituida por proteína transparente del cristalino, cubre el frente del ojo. La esclerótica que es densa, blanca y fibrosa cubre la superficie externa restante del ojo.

La capa media del ojo incluye la coroides, rica en vasos sanguíneos oscurecida por el pigmento marrón llamado melanina. Esta capa oscura evita la reflexión de luz dentro del globo ocular. Unido a la coroides y suspendido detrás de la córnea, se encuentra el **iris**, que es un músculo en forma de dona. El hecho de que tus ojos sean azules, de color marrón o verdes, depende de la cantidad de melanina en el iris. La luz penetra en el interior del ojo a través de la **pupila**, que es una abertura en la parte central del iris. Los músculos lisos del iris ajustan el diámetro de la pupila. Cuando la luz es brillante, la pupila se cierra de modo que penetre menos luz. Cuando hay poca luz la pupila se dilata, de modo que penetra más luz al ojo. La estimulación simpática también dilata la pupila, permitiendo mirar mejor la fuente de peligro o emoción.

Un cuerpo de músculos ciliares, fibras y células secretoras está unido a la coroides y mantiene el cristalino en su sitio, detrás de la pupila. Este cristalino extensible y transparente tiene forma de un disco abultado de aproximadamente un centímetro de diámetro (1/2 pulgada).



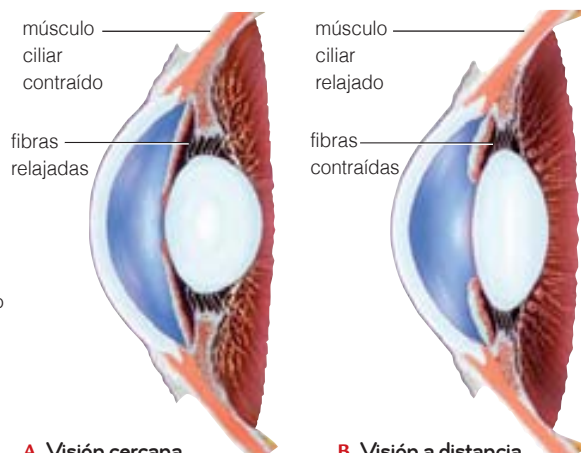
**Figura 30.6 Animada** Componentes y estructura del ojo humano.

El ojo tiene dos cámaras internas. El cuerpo ciliar produce el humor acuoso, que es el líquido en la cámara anterior. El cuerpo vítreo, similar a jalea, llena la cámara por detrás del cristalino. La capa más interna del ojo es la retina y se encuentra cerca de esa última cámara. Contiene los fotorreceptores.

### Mecanismos de enfoque

Al ver un objeto, la persona percibe los rayos de luz que se reflejan sobre él. Los rayos de luz reflejados por objetos cercanos y distantes llegan al ojo en diferentes ángulos. Gracias al proceso de **acomodación visual**, el músculo ciliar ajusta la forma del cristalino de modo que todos los rayos se enfoquen sobre la retina.

La curvatura del cristalino determina qué rayos de luz desviarán. Un cristalino plano enfoca la luz de un objeto distante sobre la retina. Sin embargo, el cristalino debe hacerse más cóncavo para enfocar la luz de objetos cercanos. Cuando lees, el músculo ciliar se contrae y las fibras que conectan este músculo con el cristalino se relajan. La reducción de tensión sobre el cristalino permite que se redondee lo suficiente como para enfocar la luz de la página sobre la retina (**figura 30.7A**). Al mirar más lejos el músculo ciliar alrede-



#### A Visión cercana

La contracción del músculo ciliar permite que las fibras se relajen y el cristalino quede más grueso y se haga convexo.

#### B Visión a distancia

El relajamiento del músculo ciliar jala las fibras y éstas extienden el cristalino de modo que queda más delgado y plano.

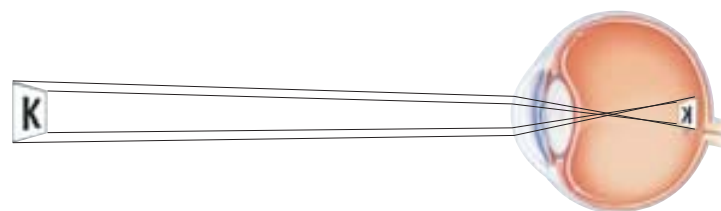
**Figura 30.7 Animada** Acomodación visual en el ojo humano.

**>> Adivina:** A medida que un lente es más grueso, desvía más la luz. ¿Desvía más la luz el lente en visión a distancia o en visión cercana?

Respuesta: Los rayos de luz se desvían más en la visión cercana

dor del cristalino se relaja, permitiendo que éste se aplane (**figura 30.7B**). Mirar de manera continua un objeto cercano mantiene el músculo ciliar contraído. Para reducir la fatiga muscular es necesario tomar descansos y mirar objetos más distantes.

Debido a la manera en que la córnea y el cristalino desvían los rayos de luz, la imagen formada sobre la retina es una imagen en el espejo e invertida del mundo real (**figura 30.8**). Sin embargo, el cerebro interpreta esa imagen para que la persona perciba el mundo de manera correcta.



**Figura 30.8** Patrón de rayos luminosos que inciden sobre la retina. La imagen sobre la retina se encuentra de cabeza e invertida de izquierda a derecha.

**acomodación visual** Proceso de acomodación de la forma del cristalino que permite que la luz reflejada por un objeto caiga sobre la retina.

**córnea** Cubierta transparente y protectora en la parte delantera del ojo de los vertebrados.

**cristalino** Estructura con forma de disco que desvía los rayos de luz de modo que caigan sobre los fotorreceptores del ojo.

**iris** Músculo circular que ajusta la forma de la pupila para regular la cantidad de luz que penetra al ojo.

**ojo compuesto** Ojo con muchas unidades, cada una de ellas con un cristalino propio.

**ojo tipo cámara** Ojo con una abertura ajustable y un cristalino único que enfoca la luz sobre una retina.

**pupila** Abertura ajustable que permite que entre la luz al ojo tipo cámara.

**retina** Capa del ojo que contiene fotorreceptores.

### Para repasar en casa ¿Qué estructuras contribuyen a la visión?

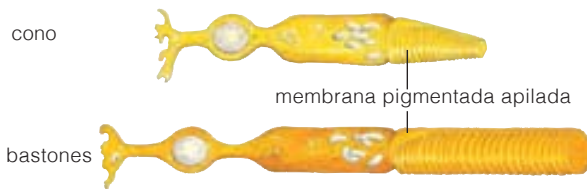
- ▶ Para la visión se requieren ojos con un arreglo denso de fotorreceptores y formación de imágenes en el cerebro.
- ▶ El cristalino permite la formación de una imagen detallada. Un ojo compuesto consta de muchas unidades, cada una de ellas con cristalino propio. El ojo tipo cámara con cristalino único evolucionó de manera independiente en cefalópodos y en vertebrados.
- ▶ Tu ojo ajusta la curvatura del cristalino en función de la distancia a la que se encuentra el objeto observado.



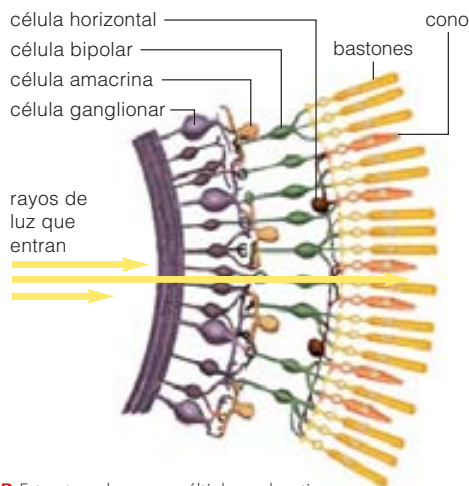
## 30.5 La retina humana

- › El procesamiento de información visual se inicia en la retina y continúa a lo largo de la trayectoria al cerebro.
- ◀ Vínculo a Pigmentos y propiedades de la luz 6.2

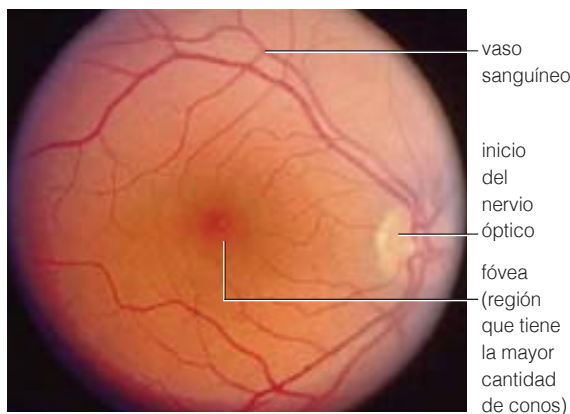
Como explicamos en la sección anterior, la córnea y el cristalino desvían los rayos de luz de modo que éstos caigan sobre la retina, donde pueden excitar a los fotorreceptores.



A Los dos tipos de fotorreceptores en la retina



B Estructura de capas múltiples en la retina



C Vista ampliada de la retina a través de la pupila

**Figura 30.9 Animada** Estructura de la retina. Los dos tipos de fotorreceptores, los bastones y los conos, se encuentran en la parte trasera de la retina, por debajo de capas de neuronas procesadoras de señales.

La retina tiene dos tipos de fotorreceptores. Cada tipo tiene apilamientos de discos membranosos que contienen pigmento (**figura 30.9A**). Los pigmentos visuales (llamados opsinas) se derivan de la vitamina A, y por este motivo las deficiencias de esta vitamina producen alteraciones visuales. Los **bastones** son los fotorreceptores más abundantes, detectan la luz poco brillante y responden a cambios de intensidad luminosa a través del campo visual. En el ojo humano, los bastones tienden a estar concentrados en los bordes de la retina. Todos los bastones tienen el mismo pigmento (rodopsina), que se excita más por exposición a luz verde azulosa.

Los **conos** permiten la visión aguda durante el día y la detección del color. Hay tres tipos de conos, cada uno con una forma un poco distinta del pigmento fopsina. Un pigmento del cono absorbe sobre todo luz roja, otro, azul; y el tercero, verde. Para la visión humana en color normal se requieren los tres tipos de conos. La **fovea**, una cavidad en la región central de la retina, tiene mayor densidad de conos. En la visión normal, la mayor parte de los rayos luminosos se enfoca sobre la fovea.

La integración de señales y su procesamiento se inicia en la retina, la cual tiene una estructura de multicapas (**figura 30.9B**). Cuando el pigmento de un cono o bastón fotorreceptor absorbe la luz, fluyen señales del fotorreceptor a las neuronas de la capa superior. Estas neuronas procesan las señales de los fotorreceptores y envían señales, a su vez, a las células ganglionares. Los macizos de axones de las células ganglionares constituyen el nervio óptico (**figura 30.9C**). La región de la retina a través de la cual el nervio óptico carece de fotorreceptores no puede responder a la luz y, por lo tanto, es una “mancha ciega”. Todos tenemos una mancha ciega en cada ojo, pero por lo general no la observamos porque la información que un ojo no ve es suministrada al cerebro por el otro ojo.

Las señales del campo visual derecho de cada ojo viajan a lo largo de un nervio óptico hacia el hemisferio izquierdo del cerebro. Las señales del campo visual izquierdo viajan hacia el hemisferio derecho. Cada nervio óptico termina en una región cerebral (el núcleo geniculado lateral) que procesa las señales. Desde ahí, las señales son transmitidas a la corteza visual, donde el proceso de integración final produce sensaciones visuales.

**bastones** Fotorreceptor que se activa cuando la luz es escasa; permite la percepción burda de una imagen y detecta el movimiento.

**cono** Fotorreceptor que permite la visión detallada y la detección del color.

**fovea** Región de la retina donde los conos están más concentrados.

### Para repasar en casa ¿Cómo detectamos y procesamos la información visual?

- › Cuando los conos y bastones son estimulados por la luz, envían señales a neuronas en la capa de la retina que se encuentra encima de ellos. Estas neuronas procesan las señales y envían a su vez mensajes al cerebro. Las sensaciones visuales se derivan de la actividad de la corteza visual.

## 30.6 Trastornos de la vista

► La visión se ve afectada cuando la luz no se enfoca de manera correcta, cuando los fotorreceptores no responden como deberían o cuando algún aspecto del procesamiento visual no funciona.

◀ Vínculos con Rasgos ligados a X 14.4, Células madre embrionarias 28.1

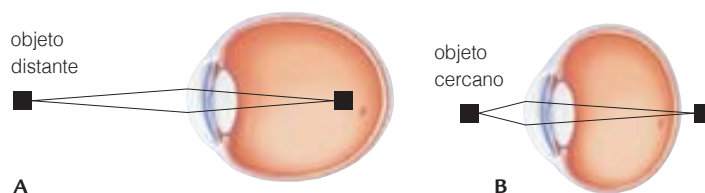
**Daltonismo** En ocasiones, uno o más tipos de conos no se desarrollan o funcionan de manera incorrecta. El resultado es algún tipo de daltonismo. En el daltonismo a los colores rojo y verde, la persona tiene problemas para diferenciar el rojo del verde. El daltonismo a los colores rojo y verde es un rasgo recesivo ligado al sexo (sección 14.4). Igual que en el caso de otros rasgos ligados al sexo, se observa con más frecuencia en varones. En Estados Unidos, 7 por ciento de los varones y 0.4 de las mujeres se encuentran afectados.

**Falta de enfoque** Casi 150 millones de estadounidenses tienen trastornos en los cuales los rayos de luz no convergen como deberían. El astigmatismo se debe a una córnea curvada de forma desigual, que no puede enfocar de manera correcta la luz que entra sobre el cristalino. La miopía ocurre cuando la distancia de la parte frontal a la parte posterior del ojo es más larga de lo normal o cuando los músculos ciliares reaccionan con demasiada fuerza. En cualquiera de estos casos, las imágenes de los objetos distantes se enfocan frente a la retina y sobre ella (figura 30.10A).

En la presbicia, la distancia de la parte frontal a la parte trasera del ojo es, de modo inusual, corta, o bien los músculos ciliares son demasiado débiles. De cualquier manera, los rayos de luz de los objetos cercanos se enfocan por detrás de la retina (figura 30.10B). Además, el cristalino pierde su flexibilidad conforme la persona envejece. Por ese motivo, la mayoría de las personas mayores de 40 años tiene, de cierta forma, afectada la visión cercana.

Los lentes, los lentes de contacto o una intervención quirúrgica permiten corregir la mayoría de los problemas de enfoque. Cerca de 1500 millones de estadounidenses se someten a cirugía con láser (Lasik) al año. Por lo general, la cirugía Lasik permite eliminar la necesidad de lentes en la mayoría de las actividades, aunque algunos adultos mayores aún necesitan lentes para leer. La irritación ocular crónica es una complicación común.

**Enfermedades relacionadas con la edad** A medida que la persona envejece, los cambios en la estructura de las proteínas del cristalino pueden ocasionar cataratas, que consisten en una opacidad del cristalino. La exposición excesiva a la radiación ultravioleta, el tabaquismo, el uso de esteroides y algunas enfermedades como la diabetes, favorecen la formación de cataratas. Por lo común, ambos ojos resultan afectados (figura 30.11A) y tarde o temprano el cristalino queda totalmente opaco, provocando ceguera. La cirugía de cataratas, un procedimiento común en los países en desarrollo, restaura la visión normal reemplazando el lente opacado por un implante de plástico transparente. A nivel mundial, alrededor de 16 millones de personas quedan ciegas por cataratas relacionadas con la edad.



**Figura 30.10** Problemas de enfoque. **A** En la miopía, los rayos de luz de objetos distantes convergen frente a la retina. **B** En la presbicia, los rayos de luz de objetos cercanos aún no han convergido cuando llegan a la retina.



**A** Con cataratas

**B** Con degeneración macular

**Figura 30.11** Fotos que simulan la visión en dos trastornos visuales comunes.

La degeneración macular relacionada con la edad (DMRE) es la principal causa de ceguera relacionada con la edad en Estados Unidos. La mácula, la parte de la retina que rodea la fovea e incluye ésta, es esencial para una visión clara. La destrucción de los fotorreceptores en la mácula opaca el centro del campo visual más que la periferia (figura 30.11B). Algunas mutaciones aumentan el riesgo de degeneración macular relacionada con la edad, igual que el tabaquismo, la obesidad y la presión arterial alta. Una dieta rica en verduras ayuda como protección contra esto. Los daños causados por la degeneración macular en general no pueden revertirse, pero las inyecciones de fármacos y la terapia con láser hacen más lenta su progresión. También se encuentra en investigación un tratamiento en el cual se emplean células madre embrionarias.

El glaucoma se debe a que se acumula un exceso de humor acuoso dentro del globo ocular. El aumento de presión de este líquido daña los vasos sanguíneos y las células ganglionares. También puede interferir con la visión periférica y el procesamiento visual. Aunque a menudo asociamos el glaucoma crónico con la edad avanzada, las afecciones que dan origen a este trastorno se inician mucho antes de que los síntomas surjan. Un tamizado para glaucoma permite que los médicos detecten el aumento de presión en el líquido antes de que el daño sea grave. Así pueden manejar el trastorno con medicamentos, intervención quirúrgica o ambas cosas.

### Para repasar en casa ¿Qué provoca los trastornos visuales comunes?

- Los conos defectuosos de uno o más tipos producen ceguera al color.
- Un globo ocular de forma irregular provoca miopía o presbicia. Un cristalino que ha perdido la flexibilidad por la edad también causa presbicia.
- Otras afecciones visuales relacionadas con la edad incluyen cataratas (opacidad del cristalino), degeneración macular (pérdida de fotorreceptores) y glaucoma (exceso de humor acuoso).

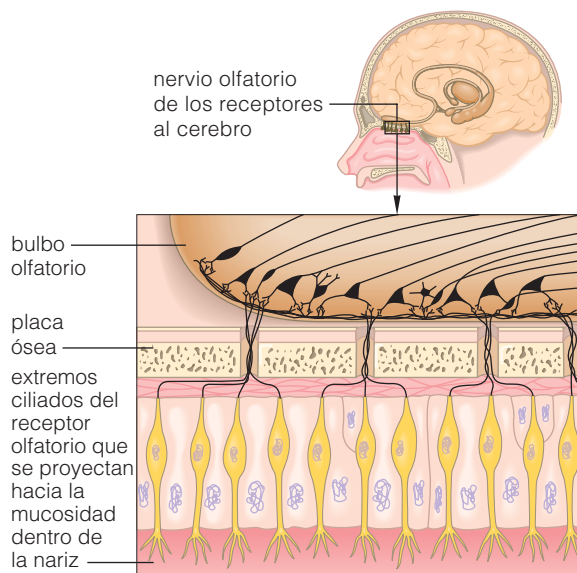
## 30.7 Sentidos químicos

- › Los quimiorreceptores en el recubrimiento de boca y nariz dan lugar a los sentidos del olfato y el gusto.
- ◀ Vínculo a Epitelio 28.3

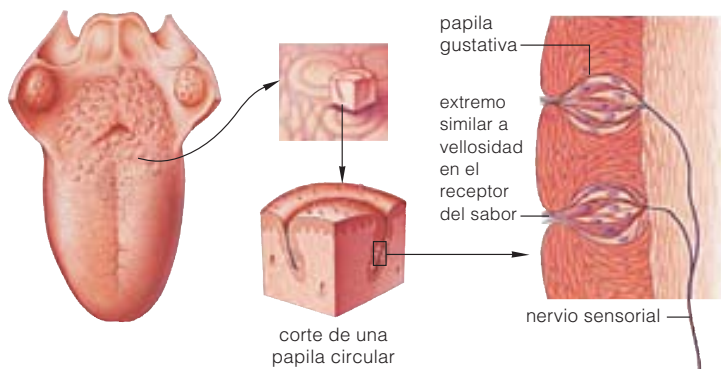
### Sentido del olfato

El olfato se inicia con quimiorreceptores que se enlazan con sustancias disueltas en el líquido que las rodea. El enlace desencadena potenciales de acción que los nervios olfatorios transmiten al cerebro.

Los **receptores olfatorios** detectan productos químicos hidrosolubles o volátiles (que se evaporan con facilidad). La nariz humana tiene cerca de 5 millones de receptores (figura 30.12).



**Figura 30.12** Vía desde las terminales sensoriales de los receptores olfatorios en la nariz humana hasta la corteza cerebral y el sistema límbico. Los axones de estos receptores sensoriales atraviesan por los huecos en la placa ósea entre el recubrimiento de las cavidades nasales y el cerebro.



**Figura 30.13** Receptores del sabor en la lengua humana. Las papilas son grupos de células receptoras y células de apoyo dentro de papilas epiteliales especiales. En el corte de la figura se muestra un tipo llamado papila circular. La lengua tiene cerca de 5000 papilas gustativas y cada una contiene alrededor de 150 células receptoras del sabor.

Algunos perros tienen miles de millones. Los axones receptores llevan las señales a uno de los dos bulbos olfatorios en el cerebro.

Muchos animales emplean las señales olfatorias para navegar, encontrar alimento y comunicarse, como ocurre con las **feromonas**, las cuales son moléculas señalizadoras secretadas por un individuo que modifican el comportamiento social de otros individuos de su especie. Por ejemplo, los receptores olfatorios en las antenas de una polilla de seda macho le ayudan a encontrar a la hembra secretora de feromonas que quizá se encuentre a una distancia mayor de un kilómetro. Examinaremos de nuevo el tema de las feromonas y sus efectos sobre el comportamiento de los animales en el capítulo 39.

En la cavidad nasal de los reptiles, y la mayoría de los mamíferos, un grupo de neuronas sensoriales forma el **órgano vomeronasal**, que responde a las feromonas. Los humanos tienen una versión reducida de este órgano, pero los estudios sugieren que sí fabricamos feromonas y respondemos a ellas.

### Sentido del gusto

Los **receptores del sabor** son quimiorreceptores que detectan productos químicos disueltos en líquido, pero tienen estructura y ubicación distinta a los receptores olfatorios. Los receptores del sabor ayudan a los animales a ubicar los alimentos y evitar los venenos. Un pulpo percibe el “sabor” de alimentos potenciales gracias a los receptores en las ventosas de sus tentáculos; una mosca percibe este sabor con receptores ubicados en sus antenas y patas. Los humanos presentan muchos receptores del sabor alojados en la superficie superior de la lengua (figura 30.13). Estos órganos sensoriales están ubicados en estructuras epiteliales especializadas o papilas, las cuales tienen apariencia de protuberancias o manchas rojas sobre la superficie superior de la lengua.

Tú percibes muchos sabores, pero todos ellos son una combinación de cinco sensaciones principales: *dulce* (producido por glucosa y otros azúcares simples), *agrio* (ácidos), *salado* (cloruro de sodio y otras sales), *amargo* (toxinas de plantas, incluyendo alcaloides) y *umami* (producido por aminoácidos como el glutamato, que tiene un sabor similar al del queso añejo y la carne rancia). Tal vez hayas escuchado el nombre del glutamato monosódico. Este aditivo alimenticio común potencia el sabor estimulando los receptores que contribuyen con la sensación de umami o “delicioso”.

**feromonas** Moléculas señalizadoras que afectan a otro miembro de la misma especie.

**órgano vomeronasal** Órgano detector de feromonas en los vertebrados.

**receptores del sabor** Quimiorreceptores que participan en el sabor.

**receptores olfatorios** Quimiorreceptores que participan en el sentido del olfato.

### Para repasar en casa ¿De dónde se derivan los sentidos del olfato y el gusto?

- › Los sentidos del olfato y el gusto se inician en los quimiorreceptores. En ambos participan vías sensoriales que conducen a regiones procesadoras en la corteza cerebral.



## 30.8 Equilibrio corporal

Los órganos en el oído interno son fundamentales para mantener la postura y el sentido del equilibrio.

Los **órganos del equilibrio** forman parte de sistemas sensoriales que monitorean la posición y el movimiento del cuerpo. Cada oído de un vertebrado tiene estos órganos dentro de una estructura sensorial llena de líquido llamada **aparato vestibular**. Los órganos están ubicados en los tres canales semicirculares del aparato vestibular y en dos sacos llamados sáculo y utrículo (figura 30.14A).

Los órganos del aparato vestibular tienen **células ciliadas**, un tipo de mecanorreceptores con cilios modificados en un extremo. La presión del líquido dentro de los canales y los sacos hace que los cilios se doblen. La energía mecánica deforma la membrana de la célula ciliada lo suficiente como para permitir que los iones penetren y estimulen un potencial de acción. Un nervio vestibular lleva la información sensorial al cerebro. Como veremos, otro tipo de células ciliadas tiene funciones auditivas.

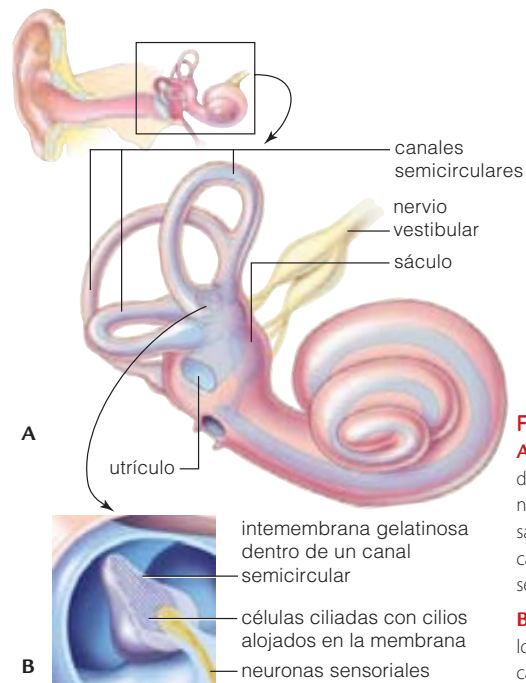
Los tres canales semicirculares están orientados perpendiculares entre sí, de modo que al girar la cabeza en cualquier combinación de direcciones (hacia delante y hacia atrás, hacia arriba y hacia abajo o hacia la izquierda y hacia la derecha) el líquido del interior se mueve. Un órgano del equilibrio reposa sobre la base abultada de cada canal. Los cilios de sus células están contenidos en una masa similar a jalea (figura 30.14B). Cuando se mueve el líquido del canal, empuja la masa y genera suficiente presión para iniciar potenciales de acción en las células ciliadas.

El cerebro recibe señales de canales semicirculares en ambos lados de la cabeza. Al comparar la frecuencia de los potenciales de acción y el número de neuronas sensoriales que responden a los nervios de ambos lados, el cerebro puede percibir el equilibrio *dinámico*: cualquier movimiento angular y la rotación de la cabeza. Entre otras cosas, se

puede emplear este sentido para mantener los ojos fijos sobre un objeto aunque la cabeza esté girando o moviéndose.

Los órganos del sáculo y el utrículo desempeñan funciones en el equilibrio *estático*. Ayudan a que el cerebro monitoree la posición de la cabeza y con qué rapidez se mueve en línea recta. También ayudan a mantener la cabeza erecta y a mantener la postura. Hay una masa similar a jalea llena de cristales de calcita justo encima de las células ciliadas de estos órganos. Al inclinar la cabeza o comenzar o dejar de moverte, la gravedad provoca que esta masa se desplace. Al hacerlo, las células ciliadas se doblan y alteran la frecuencia de sus potenciales de acción.

El cerebro también considera las informaciones de los ojos y receptores de piel, músculos y articulaciones. La inte-



**Figura 30.14 Animada**

**A** Aparato vestibular dentro del oído humano. Los órganos del equilibrio en los sacos llenos de líquido y los canales contribuyen con el sentido del equilibrio.

**B** Componentes de uno de los órganos dentro de un canal semicircular.

gración de la información permite percibir la posición y el movimiento del cuerpo en el espacio.

Un accidente cerebrovascular, una infección del oído interno o partículas flojas en los canales semicirculares provocan vértigo, sensación de que el mundo se mueve alrededor de uno. El vértigo también se deriva de información sensorial contradictoria, por ejemplo, cuando uno está parado a cierta altura y mira hacia abajo. El aparato vestibular le informa a la persona que se encuentra inmóvil, pero sus ojos le informan que su cuerpo está flotando en el espacio.

Las señales disonantes también provocan mareo. En una carretera llena de curvas, los pasajeros del automóvil experimentan cambios de aceleración y dirección que indican a su aparato vestibular que se encuentran “en movimiento”. De manera simultánea, las señales que reciben de sus ojos acerca de los objetos dentro del auto le indican a su cerebro que el cuerpo se encuentra en reposo. Conducir reduce la sensación de mareo porque quien maneja se concentra en lo que ve fuera del auto, de modo que las señales visuales son congruentes con las señales vestibulares.

**aparato vestibular** Sistema de sacos y canales llenos de líquido en el oído interno; contienen los órganos del equilibrio.

**célula ciliada** Mecanorreceptor que se activa cuando el movimiento de la membrana que se encuentra encima de ella provoca que sus cilios similares a vellos se doblen.

**órganos del equilibrio** Órganos sensoriales que responden en la posición y el movimiento.

### Para repasar en casa ¿De dónde se deriva el sentido del equilibrio?

Los órganos del equilibrio ayudan a mantener el cuerpo balanceado en relación con la gravedad, la velocidad, la aceleración y otras fuerzas que influyen en su posición y movimiento.

## 30.9 Detección de sonidos

- Muchos artrópodos y la mayoría de los vertebrados pueden escuchar sonidos. En los vertebrados terrestres, el pabellón auricular captura los sonidos que viajan por el aire y el oído interno los clasifica.
- ◀ Vínculo a Movimiento de cuando los vertebrados se hicieron terrestres 24.4

### Propiedades del sonido

Escuchar es detectar el sonido, el cual es una forma de energía mecánica. Los sonidos surgen cuando un objeto que vibra provoca variaciones de presión en la aire, el agua o algún otro medio. Al aplaudir o gritar, creas ondas de presión que se desplazan por la aire. La amplitud (altura) de estas ondas determina qué tan alto es el sonido (figura 30.15A). El sonido se mide en decibeles. El oído humano puede detectar la diferencia de un decibel entre sonidos. La conversación normal tiene un sonido de casi 60 decibeles, una licuadora que funciona a alta velocidad produce un sonido de cerca de 90 decibeles y una cortadora mecánica produce un estruendo de 100 decibeles.

La frecuencia del sonido, es decir, el número de ciclos de onda por segundo, determina su tono. A medida que hay más ondas por segundo, el tono es más alto (figura 30.15B).

### Cómo escuchan los vertebrados

El agua transfiere con facilidad vibraciones a los tejidos corporales, de modo que los peces no requieren oídos elaborados para detectar ondas de sonido. Sin embargo, cuando los vertebrados se hicieron terrestres afrontaron un reto sensorial: la transferencia de ondas de sonido del aire al tejido corporal es ineficiente. Por eso el



Figura 30.15 Animada Propiedades ondulatorias del sonido.



Figura 30.16 Animada Anatomía del oído y cómo escuchamos.

oído de los mamíferos evolucionó con características que maximizan la eficiencia de esta transferencia (figura 30.16).

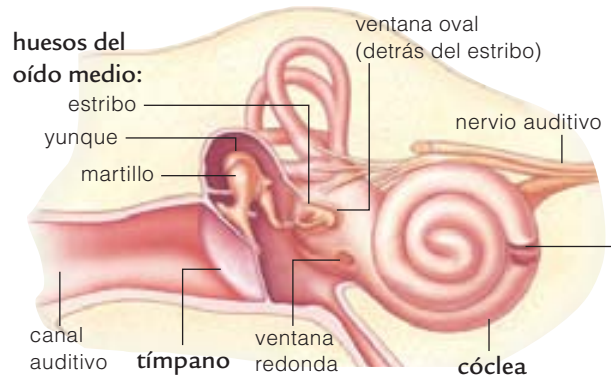
A diferencia de anfibios y reptiles, la mayoría de los mamíferos tiene un **oído externo** con un pabellón auditivo similar a un embudo que introduce los sonidos al cuerpo 1. El pabellón auditivo está recubierto de piel y se proyecta en ambos lados de la cabeza. El pabellón auditivo recolecta las ondas de sonido y las dirige hacia el canal auditivo externo, un conducto lleno de aire que conecta con el oído medio.

El **oído medio** amplifica y transmite las ondas del aire al oído interno. El tímpano evolucionó en los primeros reptiles como una depresión poco profunda en cada lado de la cabeza, la cual vibra en respuesta a las ondas de presión. En los mamíferos, el sonido es amplificado por el movimiento de tres diminutos huesos que se llaman martillo, yunque y estribo 2. El hueso transmite la fuerza de las ondas de sonido del tímpano hacia la superficie de la ventana oval, una membrana elástica que constituye el límite entre el oído medio y el oído interno.

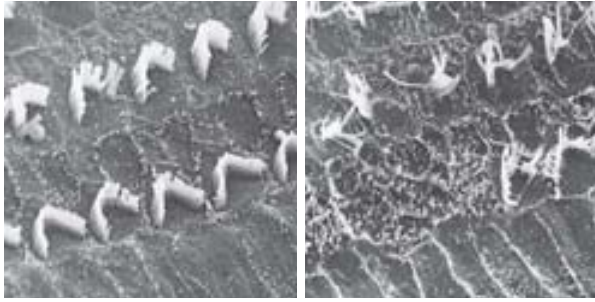
El **oído interno** contiene el aparato vestibular, que funciona como sentido del equilibrio. También contiene la **cóclea**, que en los humanos es una estructura del tamaño de un chicharo o guisante llena de líquido que se asemeja a las circunvoluciones de la concha de un caracol (el griego *koklios* significa caracol). La transducción de ondas de sonido a potenciales de acción se realiza en la cóclea.

El interior de la cóclea está dividido por membranas en tres ductos llenos de líquido 3. La presión que ejerce el movimiento del estribo contra la ventana oval produce ondas de presión en el líquido de estos conductos. A medida que las ondas viajan por el líquido coclear, provocan que las paredes membranosas de los ductos vibren.

El órgano de Corti es el responsable de la audición y se encuentra sobre la base de la membrana del ducto medio 4. Dentro del órgano de Corti se encuentran conjuntos de células con cilios especializados que se extienden hasta la membrana que está por encima de ellos. Cuando las ondas de presión provocan que la membrana se mueva, los cilios de estas células se doblan y las células experimentan potenciales de acción que viajan a lo largo del nervio auditivo hasta el cerebro.



- 2 El tímpano y los huesos del oído medio amplifican el sonido.



**Figura 30.17** Daño a las células ciliadas inducido por el sonido. *Izquierda*, en un oído de cobayo dañado, dos filas de células ciliadas normales. *Derecha*, células ciliadas del mismo órgano después de 24 horas de exposición a niveles de ruido comparables con música muy alta.

## Pérdidas auditivas

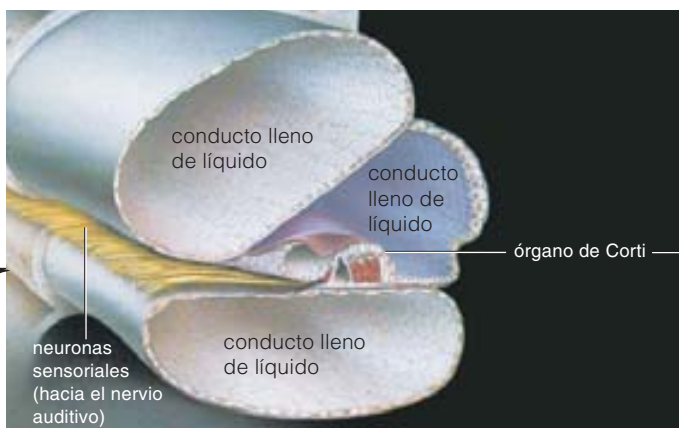
La exposición a sonidos fuertes, como algunas horas de un concierto de rock, puede provocar pérdidas auditivas temporales. Las pérdidas se deben a que las ondas de presión elevada, de modo inusitado, provocadas por los sonidos fuertes, dañan los cilios de las células ciliadas (figura 30.17). En la mayoría de los casos, los cilios son reemplazados y se recupera la audición en uno o dos días. Sin embargo, la exposición repetida a un sonido fuerte específico puede provocar la muerte de las células ciliadas que responden a ese sonido. Estas células no son reemplazadas, de modo que se producen pérdidas auditivas permanentes para los sonidos dentro de determinado rango de frecuencia. Algunos anti-bióticos, como la estreptomycin, pueden dañar las células ciliadas y el número de las mismas declina con la edad.

**cóclea** Estructura enroscada llena de líquido en el oído interno que contiene el órgano de Corti que detecta los sonidos.

**oído externo** Formado por la oreja y el canal auditivo externo.

**oído interno** Aparato vestibular lleno de líquido coclear.

**oído medio** Consta del tímpano y los diminutos huesos que transfieren el sonido al oído interno.



**3** Corte transversal de un asa de la cóclea. El órgano de Corti detecta las ondas de presión en los conductos llenos de líquido en el interior de la cóclea.

## Dilema del tamaño de una ballena (una vez más)

Los sistemas sensoriales de los animales evolucionaron a lo largo de incontables generaciones en un mundo en el cual no había actividad humana. En la actualidad, la tecnología ha modificado de forma significativa el panorama sensorial para el hombre y los animales. El mundo se ha hecho más ruidoso e iluminado. Los sistemas de comunicación llenan la atmósfera con ondas de radio. En los humanos, el nivel alto de ruido ambiental también altera la concentración e interfiere con los patrones de sueño. Aumenta la ansiedad, incrementa el riesgo de presión arterial alta y otros problemas cardiovasculares. La contaminación por ruido también daña a los animales, desorientándolos e interfiriendo con su capacidad para encontrar presas o alterando sus rituales de cortejo.

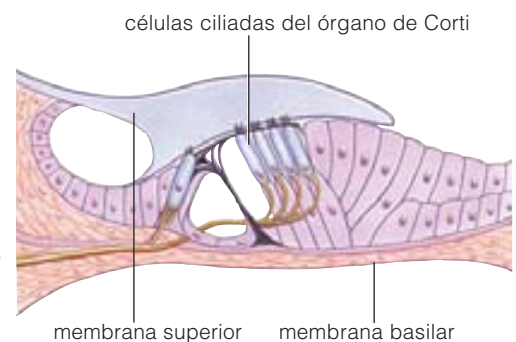
**¿Cómo votarías?** El ruido excesivo puede dañar los organismos marinos. ¿Sería conveniente regular el ruido máximo permisible que los barcos y las operaciones de minas bajo el agua producen? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

Las pérdidas auditivas también pueden deberse a daños en el nervio auditivo, pérdida de líquido en el oído interno, daños en los huesos pequeños del oído medio o inclusive un exceso de cerumen.

## Para repasar en casa ¿Cómo detectan los sonidos los vertebrados?

- ▶ El oído que recolecta y amplifica las ondas sonoras evolucionó en algunos vertebrados que viven en la tierra.
- ▶ Los mamíferos tienen oídos externos que recolectan las ondas de sonido y las dirigen hacia el oído medio; una vez ahí, las vibraciones del tímpano son amplificadas por el movimiento de los huesos pequeños. Estos huesos inician ondas de presión en el líquido dentro de la cóclea del oído interno.
- ▶ El órgano de Corti que se encuentra dentro de la cóclea tiene células ciliadas que conducen las ondas de presión a potenciales de acción que viajan a lo largo del nervio auditivo hacia el cerebro.



**4** Las ondas de presión provocan que la membrana basilar por debajo del órgano de Corti se mueva hacia arriba. Este movimiento impulsa las células ciliadas contra la membrana superior. Los potenciales de acción resultantes viajan a lo largo del nervio auditivo hasta el cerebro.



## Resumen



**Sección 30.1** Los sistemas sensoriales de los animales evolucionaron como adaptaciones al entorno natural. Las actividades humanas pueden alterar el entorno sensorial de los animales, provocando efectos nocivos.



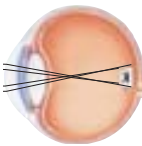
**Sección 31.2** Los receptores sensoriales responden con potenciales de acción a la energía de un **estímulo** específico, como la presión, el calor o la luz. Algunos tipos de receptores sensoriales incluyen, **quimiorreceptores, termorreceptores, receptores del dolor (nociceptores), mecanorreceptores y fotorreceptores.**

El cerebro evalúa los potenciales de acción de los receptores sensoriales basándose en los nervios que los suministran, en su frecuencia y en el número de axones que se disparan. La estimulación continua de un receptor puede conducir a **adaptación sensorial**. La **sensación** es la detección de un estímulo, mientras que la **percepción** incluye la asignación de significado a una sensación.



**Sección 30.3** Las **sensaciones somáticas** surgen de receptores en la piel y el músculo esquelético. Las señales llegan a las áreas sensoriales de la corteza cerebral, donde las interneuronas están organizadas como mapas de partes individuales de la superficie del cuerpo. Las **sensaciones viscerales** se originan en los receptores que se encuentran en las paredes de los órganos blandos y se ubican con menos facilidad. El **dolor** es la percepción de daño en los tejidos.

En los vertebrados, diversos neuromoduladores aumentan o reducen las señales del dolor.



**Secciones 30.4–30.6** El ojo es un órgano sensorial que contiene un arreglo denso de fotorreceptores. Los insectos tienen un **ojo compuesto**, con muchas unidades individuales. Cada unidad tiene un **crystalino**, estructura que desvía los rayos de

luz para que caigan sobre los fotorreceptores. Igual que los calamares y los pulpos, los humanos tienen **ojos tipo cámara**, con una abertura ajustable que permite la entrada de la luz y un solo cristalino que enfoca la luz sobre la **retina**, rica en fotorreceptores. La **córnea** transparente cubre la parte frontal del ojo y ayuda a la desviación de los rayos luminosos. La luz penetra el ojo a través de la **pupila**, que se encuentra en el centro del **iris**. La **acomodación visual** es la modificación de la forma del cristalino para enfocarse en un objeto a diferentes distancias.

Los **bastones** y los **conos** son los fotorreceptores de los ojos. Los conos permiten la visión a color y las imágenes detalladas. Abundan más en la **fóvea**. Los trastornos visuales comunes se deben a fotorreceptores defectuosos o degenerados, ojos con anatomía incorrecta, cristalino opacado o exceso de humor acuoso.



**Sección 30.7** Los sentidos del gusto y el olfato incluyen quimiorreceptores. En los humanos, los **receptores del gusto** están concentrados en las papilas gustativas de la lengua y la boca. Los **receptores olfatorios** recubren las vías nasales.

Las **feromonas** son señales químicas que actúan como señales sociales entre muchos animales que tienen métodos para detectarlas. La mayoría de los vertebrados tiene un **órgano vomeronasal** que responde a las feromonas.



**Sección 30.8** El **aparato vestibular**, un sistema de sáculos y canales llenos de líquido en el oído interno, alberga los **órganos del equilibrio**. Estos órganos detectan la gravedad, la aceleración y otras fuerzas en relación con la posición y el movimiento del cuerpo.

Incluyen **células ciliadas**, mecanorreceptores con cilios sensibles especializados para la presión.



**Sección 30.9** El sonido es una forma de energía mecánica: ondas de presión que varían de amplitud y frecuencia. Los humanos tienen un par de oídos con tres regiones. El **oído externo** recolecta las ondas sonoras, el **oído medio**, las amplifica y las transmite al **oído interno**, que incluye el aparato vestibular y la **cóclea**: una estructura enroscada y llena de líquido con tres conductos.

Las ondas de presión que viajan a través del líquido del interior de la cóclea hacen que se doblen las células ciliadas contenidas en una de las membranas cocleares. Los sonidos se clasifican de acuerdo con su frecuencia. La energía mecánica de las ondas de presión se convierte en potenciales de acción, los cuales son transmitidos por los nervios auditivos al cerebro.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El dolor provocado por la gastritis es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - sensación somática
  - sensación visceral
  - adaptación sensorial
  - acto reflejo
- \_\_\_\_\_ se define como una reducción de la respuesta a un estímulo continuo.
  - La percepción
  - La acomodación visual
  - La adaptación sensorial
  - La sensación somática
- El oído, el tacto y el dolor son: \_\_\_\_\_.
  - órganos de los sentidos
  - sensaciones somáticas
  - sensaciones viscerales
  - actos reflejos
- Los quimiorreceptores desempeñan un papel en el sentido de \_\_\_\_\_.
  - el gusto
  - el olfato
  - el tacto
  - el sentido auditivo
  - tanto a como b
  - todas las anteriores
- Las neuronas están ordenadas como mapas que corresponden a diferentes partes de la superficie del cuerpo en \_\_\_\_\_.
  - la corteza cerebral
  - la retina
  - la membrana basilar
  - todas las anteriores
- Los mecanorreceptores que envían señales al cerebro acerca de la posición del cuerpo en relación con la gravedad están en \_\_\_\_\_.
  - los ojos
  - el oído
  - la lengua
  - la nariz
- Las funciones del oído medio son \_\_\_\_\_.
  - detectar cambios en la posición del cuerpo
  - amplificar y transmitir las ondas de sonido
  - clasificar las ondas de sonido según su frecuencia
- La sustancia P \_\_\_\_\_.
  - aumenta las señales relacionadas con el dolor
  - es una sustancia natural para el alivio del dolor
  - es el ingrediente activo de la aspirina

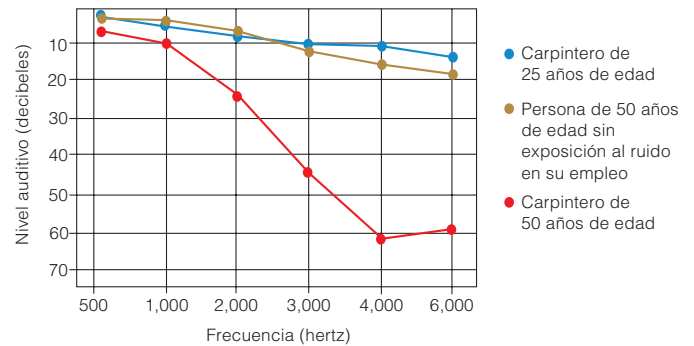
# Actividades de análisis de datos

**Ruido ocupacional y pérdidas auditivas** La exposición frecuente a un ruido de determinada intensidad puede provocar pérdidas de células ciliadas en la parte del asa de la cóclea que responde a ese tono. Muchos trabajadores corren el riesgo de sufrir pérdidas auditivas específicas para frecuencias de este tipo, pues trabajan con o en la cercanía de maquinaria ruidosa. Es importante tomar precauciones como el uso de tapones para reducir la exposición al ruido. Las pérdidas auditivas inducidas por el ruido pueden evitarse, pero una vez que ocurren, son irreversibles. Las células ciliadas que mueren no son reemplazadas.

La **figura 30.18** muestra el umbral de nivel de decibelios al que los sonidos de diferentes frecuencias pueden ser detectados por un carpintero promedio de 25 años de edad, un carpintero de 50 años y una persona de 50 años que no ha estado expuesta a ruido ocupacional. Las frecuencias de los sonidos se indican en hertz (ciclos por segundo). A medida que hay más ciclos por segundo, el tono es más alto.

**Figura 30.18** Efectos de la edad y exposición al ruido ocupacional. En la gráfica se muestran las capacidades auditivas umbral (en decibelios) para sonidos de diferentes frecuencias (expresados en hertz o ciclos por segundo) para un carpintero de 25 años (azul), un carpintero de 50 años (rojo) y una persona de 50 años que no tuvo exposición al ruido en su empleo (marrón).

1. ¿Qué frecuencia de sonido fue detectada más fácil por las tres personas antes mencionadas?
2. ¿Qué nivel debía tener un sonido de 1000 hertz para que el carpintero de 50 años pudiera detectarlo?
3. ¿Cuál de las tres personas escuchaba mejor en el rango de 4000 a 6000 hertz? ¿Cuál escuchaba peor?
4. Basándonos en estos datos, ¿podrías llegar a la conclusión de que la declinación auditiva del carpintero de 50 años fue provocada por la edad o por exposición al ruido relacionada con su empleo?



9. El órgano de Corti contiene receptores que emiten señales en respuesta a (al) \_\_\_\_\_.  
a. calor    b. sonido    c. la luz    d. las feromonas
10. La visión a colores se inicia con la estimulación de \_\_\_\_\_.  
a. células ciliadas    c. conos  
b. bastones    d. neuroglías
11. La acomodación visual incluye un ajuste en la forma de \_\_\_\_\_.  
a. la conjuntiva    c. la órbita  
b. la retina    d. el cristalino
12. Cuando una persona mira un objeto cercano, su cristalino \_\_\_\_\_.  
a. se aplana    b. se redondea    c. se oscurece    d. se opaca
13. La ceguera al color es provocada por defectos en: \_\_\_\_\_.  
a. células ciliadas    c. conos  
b. bastones    d. neuroglías
14. Relaciona cada estructura de la columna de la izquierda con su descripción correcta.  
\_\_\_ bastones    a. protege el globo ocular  
\_\_\_ cóclea    b. tiene funciones en el equilibrio  
\_\_\_ cristalino    c. detecta las feromonas  
\_\_\_ esclerótica    d. detecta la luz poco brillante  
\_\_\_ conos    e. contiene quimiorreceptores  
\_\_\_ papila gustativa    f. enfoca los rayos luminosos  
\_\_\_ aparato vestibular    g. clasifica las ondas de sonido  
\_\_\_ pabellón auditivo externo    h. detecta el color  
\_\_\_ órgano vomeronasal    i. recolecta las ondas sonoras

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. La fuerza del campo magnético de la Tierra y su ángulo en relación con la superficie varían con la latitud. Muchos animales perciben estas diferencias y las emplean como señales para evaluar su ubicación y dirección de movimiento. Los experimentos de comportamiento han demostrado que las tortugas marinas, las salamandras y las langostas espinosas emplean información del campo magnético terrestre durante sus migraciones. Las ballenas y algunos roedores que viven en madrigueras, también parecen tener sentido magnético. La evidencia en los seres humanos parece contradictoria. Diseña un experimento para probar si los seres humanos pueden detectar un campo magnético.
2. En los seres humanos, los fotorreceptores se encuentran más concentrados en la parte trasera del ojo. En las aves de rapiña, incluyendo búhos y halcones, hay una mayor densidad de fotorreceptores en la región más cercana al techo del globo ocular. Cuando estas aves se encuentran en el suelo, no pueden ver los objetos que se encuentran por encima de ellas a menos que giren su cabeza casi hacia abajo, como se muestra en la figura de la *derecha*. ¿Qué ventaja adaptativa tiene este tipo de organización de la retina? ¿Esperarías que un colibrí que se alimenta de néctar de las flores tenga fotorreceptores distribuidos del mismo modo?



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Acción de los receptores de presión en la piel; Anatomía del ojo humano; Acomodación visual; Formación de imágenes en la retina; Estructura de la retina; Órganos del equilibrio; Propiedades ondulatorias del sonido; Sentido auditivo humano.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo volveremos al tema de señalización celular (sección 28.9). Describiremos los esteroides (3.4), las proteínas (3.5), las membranas (5.6) y la forma en que el cuerpo extrae energía del alimento (7.7). Abordaremos los promotores (9.3) y la determinación del sexo (8.2) retomando tu conocimiento sobre el cerebro (29.10) y el nervio óptico (30.5), así como la retroalimentación negativa (28.9) y la muda en insectos (23.10).



### Sistema endocrino de los vertebrados

Las hormonas y otras moléculas señalizadoras recorren las vías que controlan el metabolismo, el crecimiento, el desarrollo y la reproducción. Casi todos los vertebrados tienen un sistema endocrino formado por las mismas estructuras productoras de hormonas.



### Mecanismos de señalización

Una hormona viaja por la sangre y actúa sobre una célula que tiene un receptor para ella. La activación del receptor conduce a la transducción de la señal y a una respuesta en la célula blanco. Las hormonas se derivan de colesterol o de los aminoácidos.



# 31 Regulación endocrina

## 31.1 Equilibrio hormonal

Vivimos en un mundo lleno de productos químicos sintéticos. Bebemos agua en botellas de plástico, usamos ropa hecha con fibras sintéticas, empleamos productos sintéticos para la piel y rociamos nuestros alimentos con pesticidas sintéticos. Muchos compuestos fabricados por el hombre son empleados para fabricar computadoras y otros dispositivos electrónicos. ¿Y qué sabemos acerca de la seguridad de estas sustancias?

Hemos aprendido por experiencia que algunos productos químicos sintéticos dañan el ambiente y amenazan la salud humana. Por ejemplo, el DDT (un pesticida) y los policlorobifenilos o PCB (que se emplean para fabricar productos electrónicos, impermeabilizantes y disolventes) alteran el sistema endocrino. Los **modificadores endocrinos** son moléculas que interfieren con la acción de las hormonas, las cuales son moléculas señalizadoras secretadas por las glándulas endocrinas. El DDT fue prohibido en 1972 y los PCB en 1979. Sin embargo, como ambos productos fueron usados durante años y son muy estables, persisten todavía en el ambiente.

Algunos productos químicos que aún se usan con frecuencia pueden alterar el sistema endocrino. Por ejemplo, la atrazina ha sido un herbicida popular por más de 50 años. Los estadounidenses usan alrededor de 36 000 toneladas métricas (casi 80 millones de libras) de este producto químico sintético al año, principalmente para evitar el crecimiento de hierbas en los campos de maíz. La atrazina que proviene de estos campos se filtra por el suelo hacia las cuencas de agua, persiste en el ambiente por más de un año. Se acumula en estanques, lagos y contamina el suministro de agua potable.

El biólogo Tyrone Hayes (**figura 31.1**) descubrió que la atrazina afecta el desarrollo de las ranas y ocasiona que los machos desarrollen órganos sexuales tanto masculinos como femeninos. Desde que Hayes dio la alarma, el escrutinio científico de la atrazina ha aumentado. Un equipo dirigido por Holly Ingraham observó que la atrazina también ejerce efectos feminizantes en los peces cebra. La exposición a la atrazina en los embriones de este pez a un nivel comparable al lixiviado de los campos

tratados con atrazina aumentó en forma considerable el porcentaje de hembras. Hayes e Ingraham también investigaron el mecanismo por el cual la atrazina afecta el desarrollo sexual. Ambos observaron que la atrazina afecta la supresión de un gen que codifica a la enzima aromatasa, la cual convierte una hormona sexual masculina (la testosterona) en una hormona sexual femenina (el estrógeno).



**Figura 31.1** Beneficios y costos de la aplicación de herbicidas. El biólogo Tyrone Hayes descubrió que la atrazina interfiere con las señales hormonales de los anfibios. Arriba, los granjeros valoran la atrazina porque mantiene los maíces casi libres de hierbas, sin necesidad del laborioso arado que provoca la erosión del suelo.

**modificador endocrino** Producto químico sintético que afecta de manera adversa la producción o el funcionamiento de las hormonas.

El efecto de la atrazina sobre el desarrollo sexual podría ocasionar que algunos peces y ranas se extinguieran. Aunque lo siguiente parezca una posibilidad remota, debes tomarlo en cuenta: el resultado de los estudios de Hayes e Ingraham con vertebrados acuáticos sugiere que la atrazina también podría modificar las hormonas humanas. Ten esto presente al pensar acerca de sustancias que provocan alteraciones endocrinas y sus efectos: todos los vertebrados tienen glándulas secretoras de hormonas y sistemas endocrinos similares. Lo que aprendas en este capítulo te ayudará a evaluar los costos y beneficios de los productos químicos sintéticos que afectan la acción de las hormonas.



### Centro de integración maestra

En los vertebrados, el hipotálamo y la glándula hipófisis están conectados estructural y funcionalmente en las profundidades del cerebro. En conjunto, coordinan las actividades de muchas otras glándulas.



### Otras fuentes de hormonas

Las glándulas endocrinas de todo el cuerpo responden a señales del hipotálamo y la hipófisis. Otras glándulas secretan hormonas en respuesta a cambios internos como la modificación del nivel sanguíneo de glucosa. La mala dieta, los problemas inmunitarios y los factores genéticos provocan trastornos hormonales.



### Hormonas de los invertebrados

Las hormonas controlan el proceso de muda y otros eventos del ciclo de vida de los invertebrados. Las hormonas de los vertebrados y sus receptores evolucionaron por primera vez en linajes de ancestros invertebrados.

- › Las glándulas endocrinas y las células de los vertebrados liberan hormonas en la sangre. Éstas distribuyen las hormonas que a menudo afectan las células muy distantes de su origen.
- ◀ Vínculos a Uniones de espacio 4.11, Ectodermo 23.2, Epitelio glandular 28.3, Sinapsis 29.6, Hipotálamo 29.10, Prostaglandinas 30.3

### Mecanismos de señalización intercelular

En todos los animales, las células envían constantemente señales unas a otras. Las uniones de espacio permiten que las señales químicas pasen directamente del citoplasma de una célula al de otra célula adyacente. Otra comunicación intercelular incluye moléculas señalizadoras que son secretadas al líquido intersticial (que se encuentra entre las células). Estas moléculas sólo tienen efecto cuando se enlazan con un receptor encima o en el interior de otra célula. Una célula con receptores que se enlazan y responden a una molécula de señalización específica constituye el “blanco” de esa molécula.

Algunas moléculas de señalización secretadas se difunden a una corta distancia a través del líquido intersticial y se unen a células cercanas. Por ejemplo, las neuronas secretan neurotransmisores hacia la muesca sináptica que las separa de su blanco: una célula postsináptica. Sólo las neuronas liberan neurotransmisores, pero muchas células secretan **moléculas de señalización local** que afectan a sus vecinas. Las prostaglandinas son un tipo de señal local. Cuando son liberadas por las células dañadas, activan los receptores del dolor y aumentan el flujo sanguíneo local.

Las **hormonas de animales** son moléculas de comunicación de largo alcance. Tras ser secretadas al líquido intersticial, entran a la sangre y circulan por todo el cuerpo. En comparación con los neurotransmisores o las moléculas de señalización local, las hormonas duran más tiempo, viajan más lejos y ejercen sus efectos sobre un mayor número de células.

### Descubrimiento de las hormonas

Las hormonas fueron descubiertas a comienzos de la década de 1900. Los fisiólogos W. Bayliss y E. Starling trataban de determinar lo que desencadena la secreción de jugos pancreáticos cuando el alimento pasa por el intestino de un perro. Ya sabían que los ácidos se mezclan con los alimentos en el estómago y que al llegar la mezcla ácida al intestino delgado ocasiona que el páncreas secrete bicarbonato, una sustancia amortiguadora que reduce la acidez. Se preguntaban si el sistema nervioso provocaba la estimulación de la respuesta pancreática o si se llevaba a cabo algún otro mecanismo de señalización.

Para determinar cómo se comunica el intestino delgado con el páncreas, Bayliss y Starling realizaron un experimento. Modificaron quirúrgicamente a un animal de laboratorio cortando los nervios que

llevan señales a través del intestino delgado. Aun con estos nervios cortados, el intestino delgado del animal respondió ante la presencia de ácidos secretando bicarbonato. Este resultado les indicó que la señal que provocaba la secreción de bicarbonato no viajaba por los nervios.

Starling y Bayliss propusieron la hipótesis de que el intestino delgado produce una señal que viaja por la sangre y para probarla expusieron las células de intestino delgado del animal a un ácido y prepararon un extracto de las células. Al inyectar ese extracto en una vena del cuello del animal, observaron que el páncreas secretaba bicarbonato. Por lo tanto, llegaron a la conclusión de que la exposición al ácido provoca que el intestino delgado libere una sustancia en la sangre. A continuación la sustancia transmitida por la sangre provoca que el páncreas secrete bicarbonato.

En la actualidad, esa sustancia se llama secretina. Identificar su modo de acción dio apoyo a la hipótesis propuesta desde hace siglos: la sangre transporta secreciones internas que influyen en las actividades de los órganos del cuerpo.

Starling propuso el término “hormona” para las secreciones glandulares como la secretina (la palabra *hormon* en griego significa poner en movimiento). Otros investigadores identificaron diversas hormonas y las fuentes donde se originan. Las glándulas endocrinas y otras estructuras que secretan hormonas conforman el **sistema endocrino** del animal. En la **figura 31.2** se muestran las principales glándulas del sistema endocrino humano.

### Interacciones neuroendocrinas

El sistema endocrino y el sistema nervioso están tan relacionados que los científicos a menudo se refieren a ellos de manera colectiva como sistema neuroendocrino. Tanto las neuronas como las células endocrinas se desarrollan a partir de la capa ectodérmica del embrión. Ambas responden a las señales del hipotálamo, un centro de mando que se encuentra en el cerebro anterior, y ambas afectan la actividad de los mismos órganos. Las hormonas influyen en el desarrollo cerebral antes y después del nacimiento. Las hormonas también afectan procesos nerviosos como los ciclos de sueño y vigilia, las emociones, el estado de ánimo y la memoria. Por otra parte, el sistema nervioso afecta la secreción hormonal. Por ejemplo, en situaciones de estrés, las señales nerviosas aumentan la secreción de algunas hormonas y reducen la secreción de otras.

#### Para repasar en casa ¿Cómo se comunican entre sí las células del cuerpo del animal?

- › En todos los animales, las moléculas señalizadoras integran las actividades celulares. Cada tipo de señal actúa sobre todas las células que tienen receptores para ella. En respuesta, las células blanco alteran su actividad.
- › La mayoría de los vertebrados tiene el mismo tipo de hormonas que son producidas por estructuras similares. Las glándulas y las células secretoras de hormonas constituyen el sistema endocrino.
- › Las acciones concertadas del sistema nervioso y casi todas las glándulas endocrinas coordinan muchas funciones distintas del cuerpo, considerado como un todo.

**hormona de animal** Molécula señalizadora intercelular secretada por una glándula o una célula endocrina.

**molécula de señalización local** Señal química, como una prostaglandina, que es secretada por una célula y que afecta las células vecinas en el cuerpo de un animal.

**sistema endocrino** Glándulas productoras de hormonas y células secretoras en el cuerpo de un vertebrado.

### Hipotálamo

Fabrica y secreta liberadores e inhibidores, hormonas que actúan en el lóbulo anterior de la hipófisis.

También fabrica la hormona antidiurética y la oxitocina, las cuales se almacenan y son liberadas en el lóbulo posterior de la hipófisis.

### Glándula hipófisis

El lóbulo anterior fabrica y secreta ACTH, TSH, HL, HFE (estimula su secreción en otras glándulas endocrinas), prolactina (actúa sobre las glándulas mamarias) y hormona del crecimiento (afecta al crecimiento en general).

El lóbulo posterior secreta hormona antidiurética (actúa sobre los riñones) y oxitocina (actúa sobre el útero y las glándulas mamarias). Ambas se fabrican en el hipotálamo.

### Glándulas suprarrenales (un par)

La corteza suprarrenal fabrica y secreta el cortisol (el cual afecta el metabolismo y la respuesta inmune), la aldosterona (actúa sobre los riñones) y pequeñas cantidades de hormonas sexuales.

La médula suprarrenal fabrica y secreta norepinefrina y epinefrina, las cuales preparan al cuerpo para situaciones emocionantes o peligrosas.

### Ovarios (un par de gónadas femeninas)

Fabrican y secretan progesterona y estrógenos (afectan a los órganos sexuales primarios e influyen en los rasgos sexuales secundarios).

### Testículos (un par de gónadas masculinas)

Fabrican y secretan testosterona y otros andrógenos (afectan a los órganos sexuales primarios e influyen en los rasgos sexuales secundarios).

detalle del hipotálamo y la hipófisis



### Glándula pineal

Fabrica y secreta melatonina (afecta los ciclos de sueño, vigilia y el inicio de la pubertad).

### Glándula tiroidea

Fabrica y secreta hormona tiroidea (que tiene efectos metabólicos y sobre el desarrollo) y calcitonina (que reduce el calcio en la sangre).

### Glándulas paratiroides (cuatro)

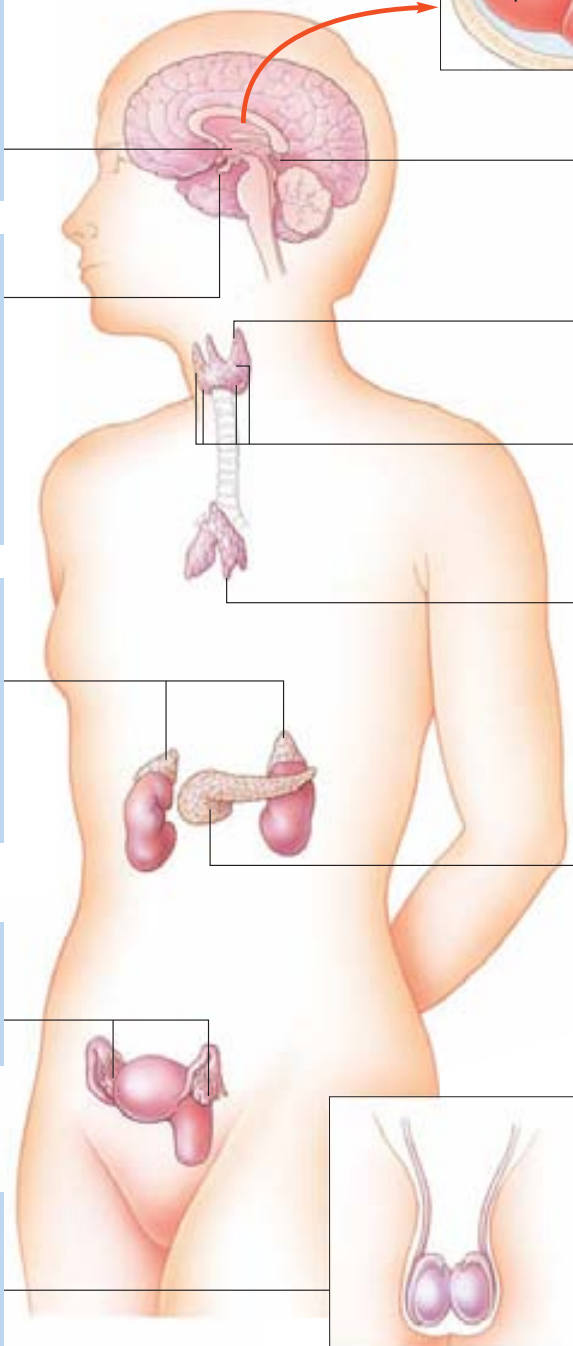
Fabrican y secretan hormona paratiroidea (aumenta el nivel de calcio en la sangre).

### Glándula del timo

Produce y secreta timosinas (que actúan en la maduración de células T, un tipo de leucocitos).

### Páncreas

Fabrica y secreta insulina (reduce el nivel de glucosa en la sangre) y glucagón (el cual aumenta el nivel de glucosa sanguínea).



**Figura 31.2 Animada**

Principales fuentes de hormonas en el sistema endocrino humano y los efectos de sus secreciones. No se muestran las células secretoras de hormonas en el epitelio glandular del estómago, en el intestino delgado, el hígado, el corazón, los riñones, el tejido adiposo, la placenta, la piel ni otros órganos.

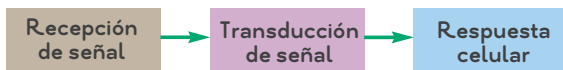


## 31.3 Naturaleza de la acción hormonal

- ▶ Para que una hormona produzca un efecto, debe enlazarse con receptores que se encuentran sobre o dentro de la célula blanco.
- ◀ Vínculos a Esteroides 3.4, Proteínas 3.5, Membranas celulares 5.6, Promotores 9.3, Determinación del sexo 8.2, Señalización celular 28.9

### Recepción, transducción de señales y respuesta

El procesamiento de señales se lleva a cabo en tres pasos (sección 28.9). La señal química se enlaza con un receptor sobre una célula blanco, la señal es transducida (se convierte a una forma que actúa en las células receptoras) y a continuación la célula blanco emite una respuesta:



Las hormonas animales son señales químicas derivadas del colesterol o los aminoácidos. El colesterol es el material inicial para las **hormonas esteroides**, como las hormonas sexuales testosterona y estrógeno. Las hormonas amínicas son aminoácidos modificados. Las hormonas peptídicas son cadenas cortas de aminoácidos; las hormonas proteicas son cadenas más largas. En la **tabla 31.1** se presenta una lista de ejemplos de los diversos tipos.

Las hormonas inician respuestas de distintas maneras, pero en todos los casos el enlace con el receptor es reversible y la respuesta declina al paso del tiempo. La declinación de respuesta ocurre porque el cuerpo descompone y elimina las moléculas de la hormona.

**Receptores intracelulares** Las hormonas esteroides se difunden con facilidad a través de la membrana formando un complejo hormona-receptor enlazado con un receptor en el citoplasma o en el núcleo. Con frecuencia, este complejo se enlaza con un promotor cerca de algún gen regulado hormonalmente. Como recordarás, la ARN polimerasa se enlaza con promotores antes de la transcripción de genes (sección 9.3). La transcripción y la traducción dan como resultado un producto proteico, como una enzima, la cual lleva la respuesta de la célula blanco a la señal. En la **figura 31.3A** se ilustra de manera general la acción de las hormonas esteroides.

**Receptores en la membrana plasmática** Las hormonas peptídicas y proteicas se enlazan con proteínas receptoras que abarcan un blanco en la membrana plasmática de la célula. A menudo

el enlace inicia una cascada de reacciones; como cuando el nivel de glucosa en la sangre desciende, las células del páncreas responden secretando glucagón. Esta hormona peptídica se enlaza con receptores en la membrana plasmática de células blanco (**figura 31.3B**). El enlace activa una enzima que cataliza la conversión de ATP a AMP cíclico (monofosfato de adenosina cíclicos, por sus siglas en inglés). El AMP cíclico sirve como **segundo mensajero**: una molécula que se forma en respuesta a una señal externa que provoca más cambios celulares. En este caso, el AMP cíclico activa enzimas, que a su vez activan otras enzimas adicionales y así sucesivamente. La última enzima que se activa acelera la descomposición del glucógeno a glucosa. A medida que la glucosa penetra al líquido intersticial y luego a la sangre, el nivel de glucosa sanguínea aumenta.

Algunas células llenan receptores para hormonas esteroides en la membrana. El enlace de una hormona esteroide con un receptor de membrana de este tipo no provoca un cambio en la expresión del gen. Se desencadena una respuesta más rápida a través de un segundo mensajero o modificando alguna propiedad de la membrana. Por ejemplo, cuando la hormona esteroide aldosterona se enlaza con receptores de membrana sobre células blanco en los riñones, estas células blanco rápidamente se hacen más permeables a los iones sodio.

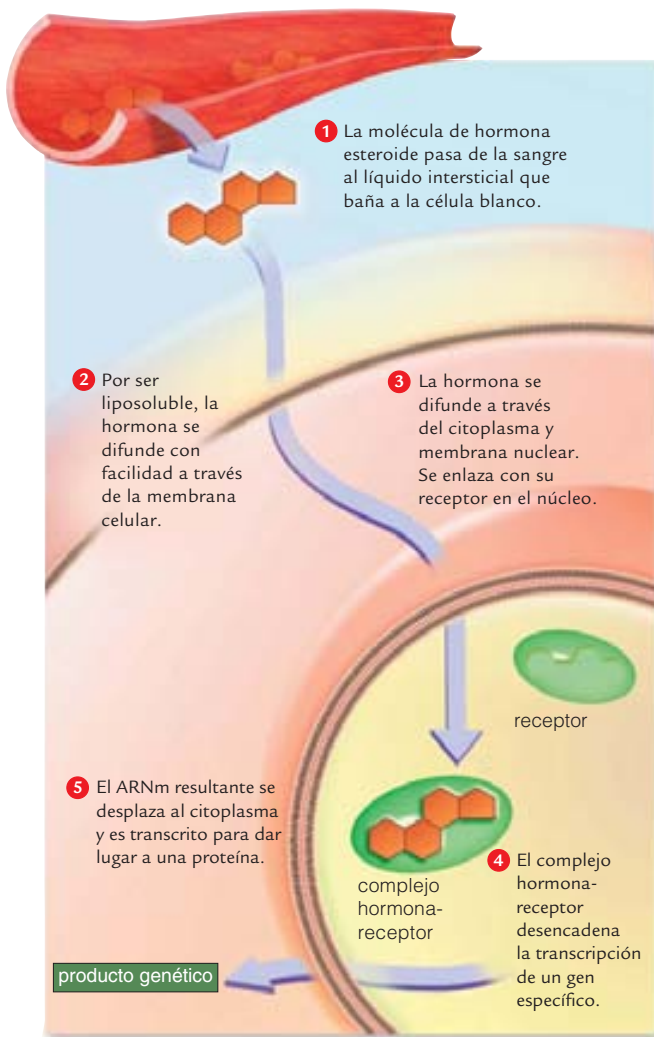
### Función y diversidad de los receptores

Los receptores hormonales son proteínas. Las mutaciones dan lugar a receptores con menor capacidad para enlace con la hormona o que no se reconocen. En estos casos, la hormona disminuirá su efecto o no tendrá ninguno, aun cuando esté presente la hormona que tome como blanco al receptor mutado en cantidades normales. Por ejemplo, en un embrión XY sin testosterona, que es una de las hormonas esteroides (sección 8.2), no se formarán los genitales masculinos normales. Los individuos XY que tienen síndrome de insensibilidad a los andrógenos secretan testosterona, pero una mutación modifica los receptores. Por carecer de receptores funcionales, se observan efectos similares a los de ausencia de testosterona. Como resultado, el embrión forma testículos, pero estos no descienden al escroto y los genitales tienen apariencia femenina. Este tipo de individuos a menudo son criados como mujeres.

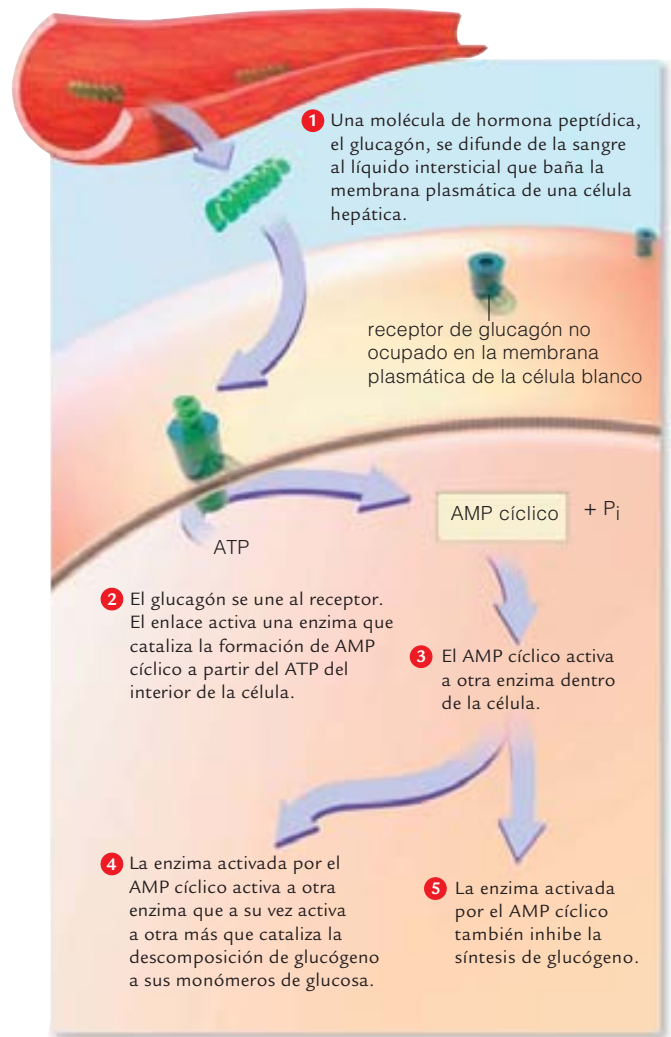
Las variaciones en la estructura de los receptores también afectan las respuestas a las hormonas. Los diferentes tejidos suelen tener proteínas receptoras que responden de distinto modo al enlace de una misma hormona. Por ejemplo, la ADH (hormona antidiurética, por sus siglas en inglés) secretada por el lóbulo posterior de la hipófisis actúa sobre las células renales y ayuda a mantener la concentración de solutos en el ambiente interno. En ocasiones la ADH se denomina vasopresina porque también se une a receptores en la pared de los vasos sanguíneos y provoca que se contraigan. En muchos mamíferos, la ADH ayuda a mantener la presión arterial. La ADH también se acopla con las células cerebrales e influye en el comportamiento sexual y social, como veremos en la sección 39.2. Esta diversidad de respuestas a una misma hormona es resultado de variaciones en los receptores de ADH. En cada tipo de célula existe un tipo de receptor

**Tabla 31.1** Categorías y ejemplos de hormonas

Hormonas esteroides	Testosterona y otros andrógenos, estrógenos, progesterona, aldosterona, cortisol
Aminas	Melatonina, epinefrina, hormona tiroidea
Péptidos	Glucagón, oxitocina, hormona antidiurética, calcitonina, hormona paratiroidea
Proteínas	Hormona del crecimiento, insulina, prolactina, hormona foliculo estimulante, hormona luteinizante



**A** Ejemplo de acción de una hormona esteroide dentro de una célula blanco.



**B** Ejemplo de acción de hormona peptídica dentro de una célula blanco.

**Figura 31.3 Animada** Mecanismos de acción de las hormonas.

>> **Adivina:** ¿Qué ejemplo demuestra la formación de un segundo mensajero y qué sustancia sirve como segundo mensajero?

de la hormona peptídica  
 Respuesta: El AMP cíclico sirve como segundo mensajero en el ejemplo

diferente que da lugar a una respuesta celular distinta. Daremos muchos ejemplos de acción hormonal en esta unidad, por lo que tendrás una idea general acerca de las variaciones de las respuestas celulares.

**hormona esteroide** Hormonas, como la testosterona, que se derivan del colesterol.

**segundo mensajero** Molécula que se forma dentro de una célula cuando una hormona se enlaza en la superficie de la célula; inicia reacciones que alteran la actividad en el interior de la célula.

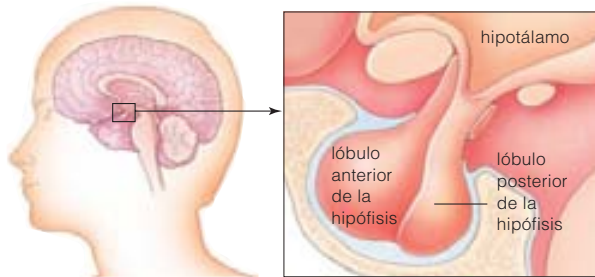
### Para repasar en casa ¿Cómo ejercen sus efectos las hormonas sobre las células blanco?

- > Las hormonas ejercen sus efectos enlazándose con receptores que se encuentran dentro de la célula o en la membrana.
- > La mayoría de las hormonas esteroideas y tiroideas se une con receptores en el interior de las células y alteran la expresión genética.
- > Las hormonas peptídicas y proteicas se enlazan con receptores de membrana. A menudo un segundo mensajero que se encuentra en el citoplasma transmite la señal al interior de la célula.
- > Las variaciones en la estructura del receptor influyen en el efecto que la hormona ejerce sobre la célula.

## 31.4 Hipotálamo y glándula hipófisis

- › El hipotálamo y la glándula hipófisis controlan la actividad de muchas glándulas endocrinas desde las profundidades del cerebro.
- ◀ Vínculos a Glándula exocrina 28.3, Cerebro humano 29.10

El **hipotálamo** es el principal centro de control del medio interno. Se encuentra en la base del cerebro y se conecta estructural y funcionalmente con la **hipófisis**. En los humanos, esta glándula del tamaño de un guisante tiene dos lóbulos:



El lóbulo posterior de la hipófisis libera hormonas sintetizadas por el hipotálamo. El lóbulo anterior fabrica sus propias hormonas, pero las libera en respuesta a las señales del hipotálamo. En la [tabla 31.2](#) se muestran las hormonas liberadas por cada lóbulo y sus funciones.

### Funcionamiento de la parte posterior de la hipófisis

En la [figura 31.4](#) se ilustra de qué manera el hipotálamo y el lóbulo posterior de la hipófisis interactúan para producir y secretar una hormona. Los cuerpos de las neuronas especializadas en el hipotá-

lamo producen las hormonas que son liberadas por la hipófisis posterior. Una de éstas, la hormona antidiurética (ADH), tiene como blanco las células renales y reduce la producción de orina. La ADH fabricada por los cuerpos de células del hipotálamo es transportada por sus axones hacia axones terminales en la hipófisis posterior. La llegada de un potencial de acción a estas terminales de axones provoca que la hipófisis posterior libere ADH hacia la sangre. Cuando la ADH llega a los riñones se une con las células blanco en los túbulos renales que reabsorben más agua. Como resultado, la orina se concentra.

La segunda hormona producida por las neuronas del hipotálamo y liberada por la hipófisis posterior es la oxitocina, la cual toma como blanco el músculo liso del útero y las glándulas mamarias, provocando contracciones uterinas durante el parto y el desplazamiento de la leche hacia los conductos lácteos cuando la mujer amamanta a su hijo.

### Funcionamiento de la región anterior de la hipófisis

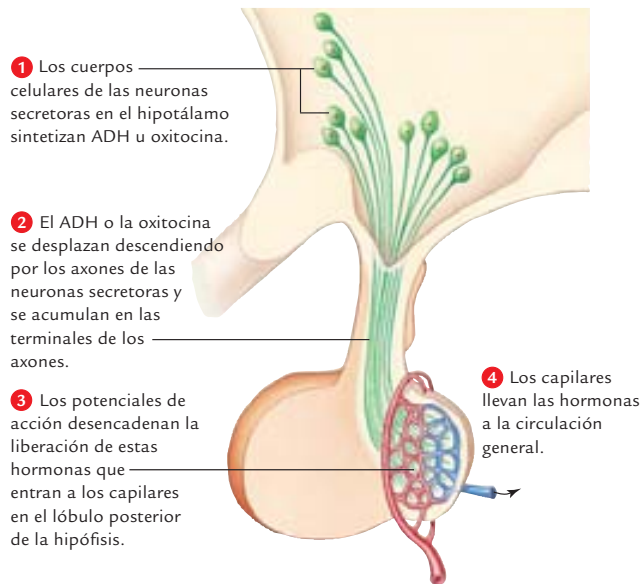
La hipófisis anterior produce hormonas que son secretadas en respuesta a las hormonas del hipotálamo ([figura 31.5](#)). La mayoría de las hormonas hipotalámicas que actúan sobre la hipófisis anterior son **hormonas liberadoras**; alientan la secreción de hormonas en células blanco. Sin embargo, el hipotálamo también produce **hormonas inhibidoras** que desalientan la secreción hormonal en células blanco.

La hipófisis anterior produce cuatro hormonas que actúan sobre otras glándulas endocrinas. La hormona adrenocorticotrópica (ACTH, por sus siglas en inglés) estimula la liberación de hormonas en las glándulas suprarrenales. La hormona tiroideo estimulante (TSH, por sus siglas en inglés) provoca que la

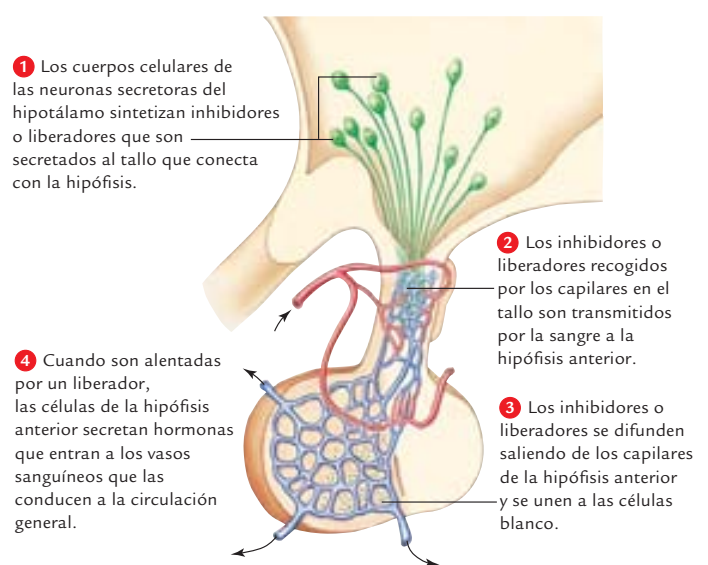
**Tabla 31.2** Hormonas secretadas por la glándula hipófisis

Lóbulo de la hipófisis	Hormona	Designación	Principales blancos	Principales acciones
Posterior Tejido nervioso (extensión del hipotálamo)	Hormona antidiurética (o vasopresina)	ADH	Riñones	Induce la conservación de agua mediante el control del volumen del líquido extracelular y las concentraciones de solutos
	Oxitocina	OT	Glándulas mamarias Útero	Induce el desplazamiento de la leche a los conductos secretores Induce contracciones uterinas durante el parto
Anterior Tejido glandular	Hormona adrenocorticotrópica	ACTH	Corteza suprarrenal	Estimula la liberación de cortisol y hormonas esteroides suprarrenales
	Hormona tiroideo estimulante	TSH	Glándula tiroides	Estimula la liberación de hormonas tiroideas
	Hormona folículo estimulante	HFE	Ovarios, testículos	En las mujeres, estimula la secreción de estrógeno y la maduración del óvulo; en los varones, ayuda a estimular la formación de espermatozoides
	Hormona luteinizante	HL	Ovarios, testículos	En las mujeres, estimula la secreción de progesterona, la ovulación, la formación de cuerpo lúteo; en los varones, estimula la secreción de testosterona y la liberación de espermatozoides
	Prolactina	PRL	Glándulas mamarias	Estimula y mantiene la producción de leche
	Hormona del crecimiento	GH	La mayoría de las células	Promueve el crecimiento en los niños; induce la síntesis de proteínas, la división celular; tiene funciones en el metabolismo de glucosa y proteínas en los adultos





**Figura 31.4 Animada** Funcionamiento de la hipófisis posterior. La hipófisis posterior fabrica y secreta hormonas en respuesta a las hormonas del hipotálamo.



**Figura 31.5 Animada** Funcionamiento de la hipófisis anterior. La hipófisis anterior secreta hormonas sintetizadas por el hipotálamo.

glándula tiroidea secreta hormona tiroidea. La hormona folículo estimulante HFE y la hormona luteinizante HL afectan la secreción de hormonas sexuales y la producción de gametos en las gónadas (los testículos del varón o los ovarios de la mujer).

La hipófisis anterior también produce otras dos hormonas. La prolactina estimula la producción de leche en las glándulas de los mamíferos. La hormona del crecimiento (GH, por sus siglas en inglés) ejerce efectos diversos en todo el cuerpo. Favorece el crecimiento de huesos y tejidos blandos en las personas jóvenes e influye en el metabolismo en los adultos.

El exceso de secreción de hormona tiroidea en los niños conduce al gigantismo hipofisario. Un adulto afectado tiene un cuerpo de forma normal, pero es más alto de lo común, como se ve en la **figura 31.6**. El exceso de secreción de la hormona del crecimiento durante la etapa adulta provoca acromegalia. Si continúa el depósito de nuevo hueso y cartílago, tarde o temprano se deforman las manos, los pies y la cara. La piel se engrosa, los labios y la lengua aumentan de tamaño. Los órganos internos también se ven afectados; el corazón suele quedar de mayor tamaño. Muchas veces la acromegalia es provocada por un tumor hipofisario. Si no se trata, puede dar lugar a problemas serios de salud.

La secreción baja de la hormona del crecimiento durante la niñez provoca enanismo hipofisario. Los adultos afectados tienen

la forma de una persona normal pero son más pequeños. El enanismo hipofisario puede ser hereditario o ser resultado de algún tumor hipofisario o de una lesión en la hipófisis. Las inyecciones de la hormona humana del crecimiento producida por ingeniería genética permiten aumentar la tasa de crecimiento del niño afectado. Sin embargo, este tratamiento es motivo de controversias. Muchos argumentan que ser de corta estatura no constituye un defecto que deba “curarse”.



**Figura 31.6** Gigantismo hipofisario. Bao Xishun, uno de los hombres más altos del mundo, mide 2.36 metros de alto.

**hipófisis** Glándula endocrina del tamaño de un guisante en el cerebro anterior que interactúa de manera cercana con el hipotálamo adyacente.

**hipotálamo** Región del cerebro anterior que controla los procesos relacionados con la homeostasis y tiene funciones endocrinas.

**hormona inhibidora** Hormona secretada por una glándula endocrina que desactiva las secreciones de otra.

**hormona liberadora** Hormona secretada por una glándula endocrina que estimula la secreción de otra hormona.

### Para repasar en casa ¿Cómo interaccionan el hipotálamo y la glándula hipófisis?

- Algunas neuronas secretoras del hipotálamo fabrican hormonas (ADH, OT) que se desplazan por los axones hacia la hipófisis posterior, la cual los libera.
- Otras neuronas del hipotálamo producen liberadores e inhibidores que son llevados por la sangre hasta la hipófisis anterior. Estas hormonas regulan la secreción de las hormonas de la hipófisis anterior (ACTH, TSH, HL, HFE, PRL y GH).

## 31.5 Fuentes y efecto de otras hormonas de los vertebrados

- Una célula del cuerpo de los vertebrados es el blanco de un conjunto diverso de hormonas secretadas por glándulas endocrinas y células secretoras.

En las siguientes secciones de este capítulo describiremos los efectos de las principales hormonas de los vertebrados liberadas por glándulas endocrinas distintas de la hipófisis. En la **tabla 31.3** se presentan las generalidades de esta información.

Además de las principales glándulas endocrinas, los vertebrados tienen células secretoras de hormonas en algunos órganos. En la sección 31.2 vimos que las células del intestino delgado fabrican secretina, hormona que estimula al páncreas para secretar bicarbonato. Partes del intestino secretan hormonas que afectan el apetito y la digestión. Además, el tejido adiposo (la grasa) fabrica leptina, una hormona que actúa sobre el cerebro y suprime el apetito. Describiremos las hormonas relacionadas con el apetito en el capítulo 36.

Cuando desciende el nivel de oxígeno en la sangre, los riñones secretan eritropoyetina, una hormona que estimula la producción y la maduración de eritrocitos. El corazón fabrica la hormona péptido natriurético auricular, que estimula los riñones para excretar agua y sales.

A medida que aprendas acerca de los efectos de hormonas específicas, ten presente que las células de la mayoría de los tejidos presentan receptores para más de una hormona. La respuesta que provoca una hormona puede oponerse o reforzar la respuesta de otra. Por ejemplo, cada fibra de músculo esquelético tiene receptores para glucagón, insulina, cortisol, epinefrina, estrógeno, testosterona, hormona del crecimiento, somatoestatina y hormona tiroidea, entre otras. De este modo, los niveles sanguíneos de todas estas hormonas afectan la actividad de las fibras musculares.

### Para repasar en casa ¿Cuál es el origen de las hormonas de los vertebrados y cómo interaccionan estas hormonas?

- Las hormonas son secretadas por la glándula hipófisis, el hipotálamo, las glándulas endocrinas y las células endocrinas. El intestino, los riñones y el corazón son algunos de los órganos que no se consideran como glándulas, pero que presentan células secretoras de hormonas.
- La mayoría de las células tiene receptores para diversas hormonas y los efectos de una hormona pueden reforzar u oponerse a los de otra hormona.

**Tabla 31.3** Fuentes y acción de hormonas de los vertebrados descritas en las secciones 31.6–31.10

Fuente	Ejemplos de secreciones	Principales blancos	Principales acciones		
Glándula tiroidea	Hormona tiroidea	La mayoría de las células	Regula el metabolismo; tiene funciones en el crecimiento y el desarrollo		
	Calcitonina	Hueso	Reduce los niveles de calcio en la sangre		
Paratiroides	Hormona paratiroidea	Hueso, riñones	Eleva el nivel de calcio en la sangre		
	Corteza suprarrenal	Glucocorticoides (incluyendo cortisol)	La mayoría de las células	Promueve la descomposición de glucógeno, grasas y proteínas como fuentes de energía; ayuda así a elevar el nivel sanguíneo de glucosa	
		Mineralocorticoides (incluyendo aldosterona)	Riñón	Promueve la reabsorción (conservación) del sodio; ayuda al control del equilibrio entre la sal y el agua en el cuerpo	
Médula suprarrenal	Epinefrina (adrenalina)	Hígado, músculo, tejido adiposo	Aumenta el nivel sanguíneo de azúcar y ácidos grasos; aumenta la frecuencia cardíaca y la fuerza de las contracciones musculares		
	Norepinefrina	Músculo liso de vasos sanguíneos	Promueve la constricción o dilatación de algunos vasos sanguíneos; afecta por lo tanto la distribución del volumen sanguíneo a diferentes regiones del cuerpo		
Islotes pancreáticos	Insulina	Hígado, músculo, tejido adiposo	Promueve la captación celular de glucosa; por lo tanto, reduce el nivel de glucosa en sangre		
	Glucagón	Hígado	Promueve la descomposición de glucógeno; aumenta el nivel de glucosa sanguínea		
	Somatostatina	Células secretoras de insulina	Inhibe la digestión de nutrientes; por lo tanto, inhibe su absorción en el intestino		
Gónadas	Testículos	Andrógenos (incluyendo testosterona)	Generales	Se requiere para la formación de espermatozoides, el desarrollo de genitales, la preservación de rasgos sexuales, el crecimiento y el desarrollo	
			Ovarios	Estrógenos	Generales
			Progesterona	Útero, mamas	Prepara y mantiene el recubrimiento uterino para el embarazo; estimula el desarrollo del tejido mamario
Glándula pineal	Melatonina	Gónadas (directamente)	Influye en los biorritmos cotidianos y en la actividad sexual estacional		
Glándula del timo	Timopoyetina, timosina	Linfocitos T	Alienta la maduración de linfocitos T (células T)		

## 31.6 Tiroides y glándulas paratiroides

› La tiroides regula la tasa metabólica y las paratiroides adyacentes regulan los niveles de calcio.

◀ Vínculo a Retroalimentación negativa 28.9

### Control de funcionamiento tiroideo o retroalimentación

La **glándula tiroides** humana se encuentra en la base del cuello unida a la tráquea. La tiroides secreta dos moléculas que contienen yodo (triyodotironina y tiroxina), conocidas como hormonas tiroideas. Las hormonas tiroideas aumentan la actividad metabólica de los tejidos del cuerpo. Además, la glándula tiroides secreta calcitonina, una hormona que provoca depósitos de calcio en huesos de los niños en crecimiento. Los adultos humanos normales producen poca calcitonina.

La hipófisis anterior y el hipotálamo regulan la secreción de hormona tiroidea mediante un ciclo de retroalimentación negativa (figura 31.7). Un bajo nivel de hormona tiroidea provoca que el hipotálamo secrete hormona liberadora tiroidea (TRH) 1. Esta hormona provoca que la hipófisis anterior secrete hormona estimuladora de la tiroides (TSH) 2. A su vez, la TSH estimula la secreción de hormona tiroidea 3. Cuando el nivel sanguíneo de la hormona tiroidea aumenta, disminuyen las secreciones TRH y TSH 4.

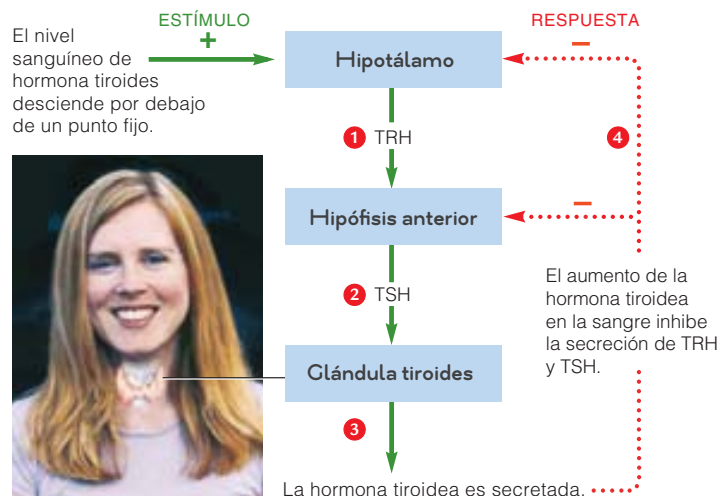
Una dieta deficiente en yodo puede provocar deficiencia de hormona tiroidea o hipotiroidismo. El hipotiroidismo también surge cuando el sistema inmune del organismo ataca por equivocación a la tiroides. En cualquier caso, la estimulación continua de la tiroides provoca un aumento del tamaño de la tiroides, conocido como bocio (figura 31.8A). Como la hormona tiroidea aumenta la tasa metabólica del cuerpo, la deficiencia suele provocar fatiga, aumento de sensibilidad al frío y aumento de peso. El hipotiroidismo dietético durante la niñez o la lactancia suele provocar cretinismo, síndrome de detención del crecimiento y afectación de la capacidad mental.



**Figura 31.8** Interacciones hormonales con la dieta. **A** Bocio provocado por deficiencia de yodo en la dieta. **B** Raquitismo provocado por falta de vitamina D. La hormona paratiroides ablandó los huesos del niño provocándole piernas zambas.

**glándula tiroides** Glándula endocrina en la base del cuello; produce hormona tiroidea que incrementa el metabolismo.

**glándulas paratiroides** Cuatro glándulas endocrinas pequeñas cuyo producto hormonal aumenta el nivel de calcio en la sangre.



**Figura 31.7** Ciclo de la retroalimentación negativa al hipotálamo y el lóbulo anterior de la hipófisis que regula la secreción de la hormona tiroidea,

›› **Adivina:** ¿Qué efecto produce un nivel alto de hormona tiroidea sobre el hipotálamo?

Respuesta: Inhibe la secreción de TRH.

En contraste, un exceso de hormona tiroidea provoca nerviosismo e irritabilidad, fiebre crónica y pérdida de peso. A menudo la alteración metabólica induce a que los tejidos por detrás del globo ocular se inflamen provocando ojos abultados (saltones).

### Glándulas paratiroides y niveles de calcio

Las **glándulas paratiroides** regulan el nivel de calcio en la sangre. Hay cuatro de estas glándulas, cada una aproximadamente del tamaño de un grano de arroz, sobre la superficie trasera de la tiroides. Cuando el nivel de calcio en la sangre declina, las glándulas paratiroides liberan hormona paratiroidea (PTH). La PTH aumenta la descomposición del hueso a fin de reponer el calcio en la sangre. También alienta la reabsorción de calcio en los riñones y la activación de la vitamina D, lo que ayuda al intestino a captar el calcio de los alimentos.

Los niños que no reciben suficiente vitamina D no absorben suficiente calcio para construir un nuevo hueso saludable. Su bajo nivel de calcio en la sangre provoca exceso de secreción de PTH, lo cual alienta la descomposición del hueso existente. El trastorno resultante se llama raquitismo. Los síntomas típicos incluyen piernas zambas y deformidades pélvicas (figura 31.8B).

En los adultos, la reducción de hormona paratiroides, como ocurre en ocasiones a causa de un tumor en las paratiroides, es una de las causas de la osteoporosis. En este trastorno, no se produce depósito de hueso, por lo cual los huesos se debilitan y se rompen con facilidad.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones de la tiroides y de las glándulas paratiroides?

- › La glándula tiroides tiene funciones en la regulación del metabolismo y el desarrollo.
- › Las glándulas paratiroides regulan el nivel de calcio en la sangre.



- › Las glándulas suprarrenales tienen dos zonas funcionales. La corteza externa secreta hormonas esteroides. La médula interna libera moléculas con funciones de neurotransmisores.
- ◀ Vínculos a Fuentes de energía del organismo 7.7, Nervios simpáticos 29.8

Hay dos **glándulas suprarrenales**, una encima de cada riñón. Cada glándula suprarrenal tiene aproximadamente el tamaño de una uva grande. Su capa externa es la **corteza suprarrenal** y la porción interna es la **médula suprarrenal**. Las dos partes de la glándula son controladas por distintos mecanismos y secretan sustancias diferentes.

### Corteza suprarrenal

La corteza suprarrenal libera hormonas esteroides. Una de estas hormonas, la aldosterona, controla la reabsorción de sodio y agua en los riñones. En el capítulo 37 se explica este proceso en detalle. Además, la corteza suprarrenal produce y secreta pequeñas cantidades de hormonas sexuales, como se explica en la sección 31.10. De momento describiremos el **cortisol**, una hormona que afecta el metabolismo y la respuesta inmune.

En la **figura 31.9** se ilustra el ciclo de retroalimentación negativa que rige los niveles de cortisol en la sangre. Una reducción

de los niveles de cortisol desencadena la secreción de hormona liberadora de corticotropina (CRH, por sus siglas en inglés) en el hipotálamo **1**. A continuación la CRH estimula la secreción de ACTH, una hormona de la hipófisis anterior **2**. La ACTH provoca la liberación de cortisol **3** en la corteza suprarrenal. El nivel de cortisol aumenta, provocando que el hipotálamo y la hipófisis anterior secreten menos CRH y ACTH y la secreción de cortisol se haga más lenta **4**.

El cortisol ayuda a mantener la glucosa sanguínea disponible para el cerebro induciendo a que las células hepáticas descompongan su glucógeno almacenado y suprimiendo la captación de glucosa en la mayoría de las células. Además, el cortisol induce a las células adiposas a degradar las grasas y al músculo esquelético a degradar las proteínas. Los productos de descomposición de estas reacciones (ácidos grasos y aminoácidos) tienen funciones como fuentes alternas de energía (sección 7.7).

En caso de lesiones, enfermedades o ansiedad, el sistema nervioso es más poderoso que el ciclo de retroalimentación, por lo que los niveles sanguíneos de cortisol pueden aumentar mucho. A corto plazo, esta respuesta ayuda a que llegue suficiente glucosa al cerebro cuando posiblemente el suministro de alimento sea bajo. El aumento de cortisol también suprime la respuesta inflamatoria, reduciendo así el dolor relacionado con la inflamación.

### Médula suprarrenal

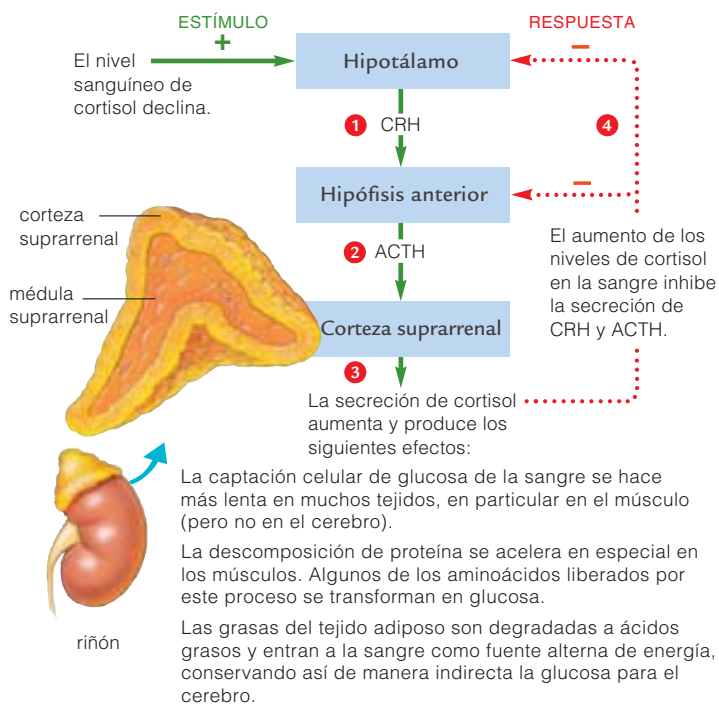
La médula suprarrenal contiene neuronas especializadas de la división simpática (sección 29.8). Al igual que otras neuronas simpáticas de la médula suprarrenal, liberan norepinefrina y epinefrina. Sin embargo, en este caso, la norepinefrina y la epinefrina penetran a la sangre y tienen funciones de hormonas en vez de actuar como neurotransmisores en la sinapsis. La epinefrina y la norepinefrina liberadas a la sangre ejercen el mismo efecto sobre un órgano blanco que un estímulo directo por parte de un nervio simpático.

Recuerda que la estimulación simpática tiene una función en la respuesta de lucha o huida. La epinefrina y la norepinefrina dilatan las pupilas, aumentan la frecuencia respiratoria e incrementan la frecuencia cardíaca. Preparan al cuerpo para enfrentarse a una situación emocionante o peligrosa.

### Salud, estrés y niveles elevados de cortisol

Cuando un animal está asustado o bajo estrés físico, las órdenes del sistema nervioso desencadenan una mayor secreción de cortisol, epinefrina y norepinefrina. A medida que estas secreciones llegan a sus blancos, ayudan al cuerpo a afrontar la amenaza inmediata desviando recursos dedicados a tareas de más largo plazo. Esta respuesta al estrés es altamente adaptativa por periodos breves, por ejemplo cuando el animal está huyendo de un depredador.

Sin embargo, la elevación de los niveles de cortisol puede ser nociva cuando el estrés no termina. Las respuestas fisiológicas al estrés crónico interfieren con el crecimiento, el sistema inmune, el funcionamiento sexual y el funcionamiento cardiovascular. Los altos niveles crónicos de cortisol dañan las células del hipocampo, una región cerebral muy



**Figura 31.9 Animada** Estructura de una glándula suprarrenal humana. Hay una glándula suprarrenal encima de cada riñón. En el diagrama se muestra el ciclo de retroalimentación negativa que rige la secreción de cortisol.

›› **Adivina:** ¿Qué efecto produciría la disminución de ACTH sobre la tasa de descomposición de grasa en el tejido adiposo?

Respuesta: La disminución de ACTH provocaría una reducción de la secreción de cortisol y menor descomposición de grasas.



**Figura 31.10** Síndrome de Cushing. *Izquierda*, una mujer con niveles altos de cortisol como resultado de un tumor en una glándula suprarrenal. Tiene la característica cara de luna. *Derecha*, la misma mujer tras la extirpación del tumor, que redujo sus niveles de cortisol a niveles normales.



**Figura 31.11** El presidente John F. Kennedy tenía el mal de Addison y recibía inyecciones periódicas de cortisol.

importante para la memoria y el aprendizaje (sección 29.11). A partir de estudios realizados en primates, se sabe que los animales sujetos a estrés social crónico tienen niveles de cortisol por arriba de lo normal y una salud inferior al promedio.

Los niveles altos de cortisol quizá expliquen el vínculo observado entre el estatus social bajo y la mala salud. Las personas en niveles bajos de la jerarquía socioeconómica suelen presentar más problemas de salud como obesidad, hipertensión y diabetes que las personas con más recursos. Estas diferencias persisten aun después de que los investigadores descartaran las causas más obvias, como las variaciones en la dieta y el acceso a cuidados médicos.

El impacto de los altos niveles de cortisol a largo plazo en los humanos se detecta en aquellos afectados por síndrome de Cushing o hipercortisolismo. Este trastorno metabólico puede ser disparado por un tumor en las glándulas suprarrenales, un exceso de secreción de ACTH por la hipófisis anterior o el uso continuo del fármaco cortisona. Los médicos a menudo prescriben cortisona para aliviar la inflamación crónica. El cuerpo la transforma en cortisol, el cual amortigua la respuesta inmune.

Los síntomas de hipercortisolismo incluyen una inflamación de la cara, que recibe el nombre de "cara de luna" (figura 31.10), y un aumento de depósitos grasos alrededor del torso. La presión arterial y la glucosa sanguínea se elevan demasiado. El conteo de leucocitos es bajo, de modo que las personas afectadas se encuentran más expuestas a las infecciones. La piel delgada, la reducción de la densidad ósea y las pérdidas musculares son comunes. A veces las

lesiones sanan con lentitud. El pelo de la cabeza se adelgaza. Los ciclos menstruales en la mujer se hacen erráticos o desaparecen. En ocasiones los hombres presentan impotencia. A menudo el hipocampo se reduce. Los pacientes con el nivel más alto de cortisol también presentan mayor reducción del volumen del hipocampo, además de memoria afectada.

### Insuficiencia suprarrenal

La tuberculosis y otras infecciones pueden dañar a las glándulas suprarrenales y hacer más lenta la secreción de cortisol o detenerla. El resultado es el mal de Addison o hipocortisolismo. En países desarrollados, este trastorno hormonal surge tras ataques autoinmunes a las glándulas suprarrenales. El presidente John F. Kennedy (figura 31.11) padecía la forma autoinmune de esta enfermedad. Los síntomas suelen incluir fatiga, debilidad, depresión, pérdida de peso y oscurecimiento de la piel. Cuando los niveles de cortisol descienden demasiado, el nivel de azúcar en la sangre y la presión arterial pueden descender a niveles que ponen en peligro la vida. El mal de Addison se trata con una forma sintética de cortisona.

**corteza suprarrenal** Porción más externa de la glándula suprarrenal; secreta aldosterona y cortisol.

**cortisol** Hormona de la corteza suprarrenal que influye en el metabolismo y la inmunidad; su secreción aumenta durante periodos de estrés.

**glándula suprarrenal** Glándula endocrina ubicada encima del riñón.

**médula suprarrenal** Porción interna de la glándula suprarrenal; secreta epinefrina y norepinefrina.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones de las hormonas que secretan las glándulas suprarrenales?

- » La corteza suprarrenal secreta aldosterona, cortisol y pequeñas cantidades de hormonas sexuales. La aldosterona afecta la concentración de la orina, y el cortisol afecta el metabolismo y la respuesta al estrés.
- » La médula suprarrenal libera epinefrina y norepinefrina, las cuales preparan al cuerpo para emociones o peligro.
- » La secreción de cortisol es regida por un ciclo de retroalimentación al hipotálamo y la hipófisis, pero en momentos de estrés ese ciclo se rompe y aumenta el nivel de cortisol en la sangre.
- » La elevación de cortisol a largo plazo daña la salud. La insuficiencia de cortisol puede ser mortal.

## 31.8 Hormonas pancreáticas

- › Dos hormonas pancreáticas con efecto opuesto funcionan de manera conjunta para regular el nivel de azúcar en sangre.
- ◀ Vínculo a Glucógeno 3.3

El **páncreas** se encuentra en la cavidad abdominal por detrás del estómago (figura 31.12) y tiene funciones tanto exocrinas como endocrinas. Sus células exocrinas secretan enzimas digestivas hacia el intestino delgado, mientras que sus células endocrinas se encuentran agrupadas en los islotes pancreáticos. Cada islote contiene tres tipos de células secretoras de hormonas.

Las células beta son las células más abundantes en los islotes pancreáticos y secretan insulina, la única hormona que provoca que las células blanco capturen y almacenen glucosa. Después de ingerir alimentos, aumenta el nivel sanguíneo de glucosa, lo cual estimula a las células beta a liberar insulina. Los principales blancos son el hígado, la grasa y las células del músculo esquelético. En particular, la insulina estimula a las células musculares y grasas a captar glucosa. En todas las células blanco activa las enzimas que tienen funciones en la síntesis de proteínas y grasas e inhibe las enzimas que catalizan la descomposición de proteínas y grasas. Como resultado de sus acciones, la insulina reduce el nivel de glucosa sanguínea (figura 31.12 1–5).

**páncreas** Órgano que secreta enzimas digestivas al intestino delgado y hormonas a la sangre.



**Figura 31.12 Animada** Arriba, la ubicación del páncreas. Derecha, la manera en que las células que secretan insulina y glucagón trabajan en forma antagónica para ajustar el nivel de glucosa sanguínea.

- Después de ingerir alimentos, la glucosa penetra a la sangre más rápido de lo que puede ser captada por las células, de modo que aumenta el nivel de glucosa en la sangre.
- El aumento detiene la secreción de glucagón en las células pancreáticas, y **3** estimula a otras células a secretar insulina.
- En respuesta a la insulina, las células adiposas y musculares captan y almacenan glucosa; las células de hígado y músculo fabrican más glucógeno.
- Como resultado, el nivel sanguíneo de glucosa declina a su nivel normal.
- Entre uno y otro alimento, la glucosa sanguínea declina a medida que las células la captan y la emplean en su metabolismo.
- La disminución de glucosa aumenta la secreción de glucagón, y **8** hace más lenta la secreción de insulina.
- En el hígado, el glucagón provoca que las células descompongan el glucógeno a glucosa, la cual entra a la sangre.
- Como resultado, la glucosa sanguínea aumenta hasta el nivel normal.

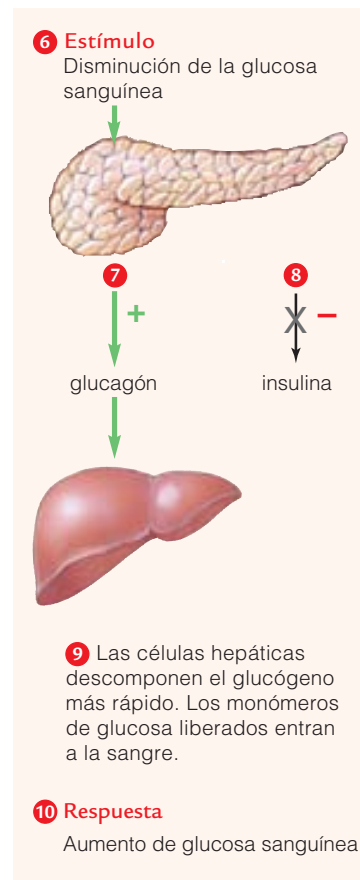
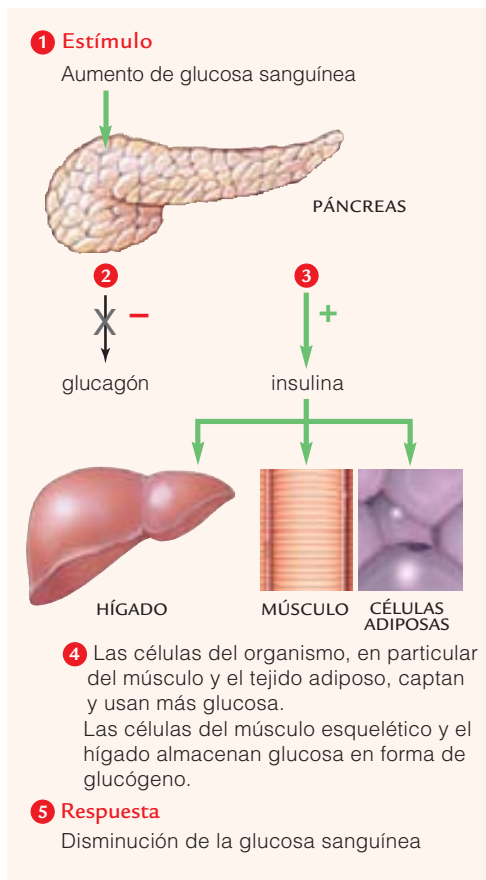
Las células alfa secretan la hormona péptido glucagón. Entre uno y otro alimento, todas las células captan glucosa de la sangre. Cuando el nivel de glucosa desciende por debajo de un punto fijo, las células alfa secretan glucagón, que se une a las células hepáticas provocando la activación de enzimas que descomponen el glucógeno a subunidades de glucosa. Con esto, el glucagón aumenta el nivel de glucosa en la sangre (figura 31.12 6–10).

Las células delta secretan somatostatina. Esta hormona ayuda a controlar la digestión y la absorción de nutrientes. También puede inhibir la secreción de insulina y glucagón.

Es común que exista cierto desplazamiento del nivel de glucosa sanguínea en todos los animales que tienen un patrón discontinuo de ingestión de alimentos. Al trabajar de manera opuesta, el glucagón y la insulina del páncreas mantienen ese nivel dentro de un rango que mantiene a las células funcionando correctamente.

### Para repasar en casa ¿Cómo mantienen las hormonas pancreáticas el nivel de glucosa sanguínea?

- › La insulina ayuda a que las células capturen y almacenen más glucosa; reduce el nivel sanguíneo de glucosa.
- › El glucagón desencadena la descomposición de glucógeno; por lo que aumenta el nivel sanguíneo de glucosa.



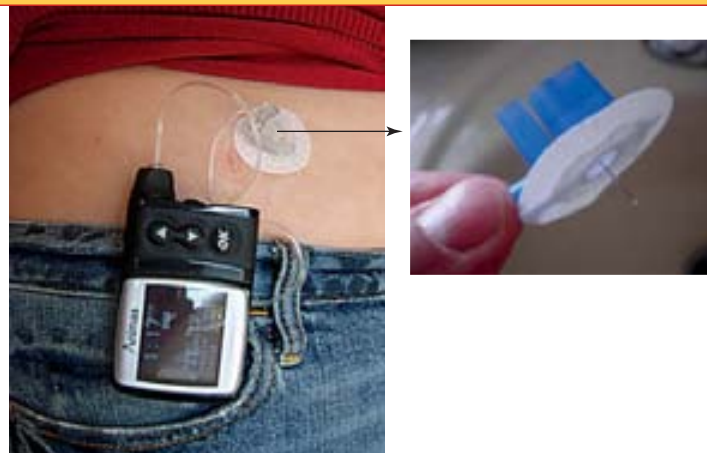


- ▶ La glucosa es la principal fuente de energía para las células cerebrales y la única para los eritrocitos. Cuando hay un exceso de glucosa en la sangre o niveles demasiado bajos, el cuerpo presenta problemas.
- ◀ Vínculo a Fuentes alternativas de energía para el cuerpo 7.7

La diabetes mellitus es un trastorno metabólico común. Su nombre puede traducirse de manera general como “expulsión de agua endulzada con miel”. Los diabéticos producen orina dulce porque su hígado, su grasa y sus células musculares no captan ni almacenan la glucosa como deberían. Los niveles altos de azúcar en la sangre (hiperglucemia) alteran el metabolismo normal. Cuando las células no captan glucosa, deben descomponer proteínas y grasas para obtener energía (sección 7.7). La descomposición de estas sustancias produce desechos dañinos. De manera simultánea, los niveles altos de azúcar en la sangre ocasionan que algunas células capten un exceso de glucosa y produzcan otras sustancias perjudiciales. La acumulación de moléculas nocivas provoca las complicaciones asociadas con la diabetes (tabla 31.4).

**Diabetes tipo 1** Hay dos tipos principales de diabetes mellitus. El tipo 1 se desarrolla cuando el cuerpo monta una respuesta autoinmune en contra de sus células beta secretoras de insulina. Algunos leucocitos identifican de manera incorrecta a las células como extrañas (no pertenecientes al organismo) y las destruyen. Los factores ambientales se suman a la predisposición genética a este trastorno. Los síntomas suelen aparecer durante la niñez y la adolescencia, y por este motivo la enfermedad recibe el nombre de diabetes juvenil. Todos los individuos afectados requieren inyecciones de insulina y deben monitorear su nivel sanguíneo de glucosa con cuidado. Los nuevos dispositivos llamados bombas de insulina suministran de forma continua esta sustancia (figura 31.13).

La diabetes tipo 1 constituye sólo entre 5 y 10 por ciento de todos los casos reportados, pero es la más peligrosa a corto plazo. En ausencia de un suministro constante de glucosa, el cuerpo de



**Figura 31.13** Bomba de insulina. El dispositivo está programado para aportar insulina mediante un catéter hueco que se proyecta a través de la piel penetrando al cuerpo. La bomba ayuda a evitar las fluctuaciones de glucosa sanguínea, reduciendo así el riesgo de complicaciones que surgen por niveles demasiado altos o bajos de ésta.

la persona afectada usa las grasas y proteínas como fuente de energía. Dos resultados son la pérdida de peso y la acumulación de cetonas en sangre y orina. Las cetonas son productos ácidos normales de la descomposición de grasas, pero el exceso puede alterar la acidez y los niveles de soluto en los líquidos corporales. Esta afección, llamada cetosis, interfiere con el funcionamiento cerebral normal y los casos extremos conducen a estado de coma o muerte.

**Diabetes tipo 2** En los casos de diabetes tipo 2, la forma más común de esta enfermedad, los niveles de insulina son normales o incluso altos. Sin embargo, las células blanco no responden a la hormona como deberían y los niveles de azúcar en la sangre permanecen altos. Por lo general los síntomas comienzan a desarrollarse en la edad madura, cuando comienza a declinar la producción de insulina. Los factores genéticos son importantes, pero la obesidad aumenta este riesgo.

La dieta, el ejercicio y los medicamentos orales permiten controlar la mayoría de los casos de diabetes tipo 2. No obstante, si los niveles de glucosa no se reducen, las células beta pancreáticas reciben estimulación continua y tarde o temprano dejan de funcionar y de producir insulina. Cuando eso ocurre, el diabético tipo 2 puede requerir inyecciones de insulina.

A nivel mundial, las tasas de diabetes tipo 2 van en aumento. Según una estimación, en la actualidad hay más de 150 millones de personas afectadas. La dieta occidental y el estilo de vida sedentario son factores que contribuyen a esta enfermedad. La prevención de la diabetes y sus complicaciones se reconocen como una de las prioridades de salud pública más importantes a nivel mundial.

**Tabla 31.4** Algunas complicaciones de la diabetes

Ojos	Cambios en la forma del cristalino y la visión; daños a los vasos sanguíneos de la retina; ceguera
Piel	Aumento de susceptibilidad de infecciones bacterianas y micóticas; parches de piel decolorada; engrosamiento de la piel en el dorso de la mano
Aparato digestivo	Enfermedad de las eciás; retraso de vaciado estomacal que provoca gastritis, náusea y vómito
Riñones	Aumento del riesgo de enfermedad e insuficiencia renal
Sistema circulatorio	Aumento del riesgo de ataque cardíaco, accidente cerebrovascular, presión arterial alta y aterosclerosis
Manos y pies	Alteración en la sensación de dolor; formación de callos, úlceras pédicas; posible amputación de pie o pierna debido a tejido necrótico formado a causa de mala circulación

#### Para repasar en casa ¿Qué es la diabetes?

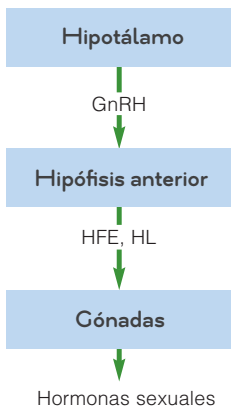
- ▶ La diabetes es un trastorno metabólico en el que el cuerpo no fabrica insulina o no responde a ella. Como resultado, las células no captan la glucosa como deberían, lo que provoca complicaciones en todo el cuerpo.

## 31.10 Gónadas, glándula pineal y timo

- › La producción de las gónadas, la glándula pineal y el timo sufren modificaciones conforme el individuo entra a la pubertad.
- ◀ Vínculo a Nervio óptico 30.5

### Gónadas

Las **gónadas** u órganos reproductivos primarios producen gametos (óvulos o espermatozoides) además de hormonas sexuales. Las gónadas de los vertebrados de sexo masculino son los testículos y la principal hormona que secretan es la testosterona u hormona sexual masculina. Las gónadas femeninas son los ovarios y secretan principalmente estrógenos y progesterona, las hormonas sexuales femeninas. En la **figura 31.14** se muestra la ubicación de las gónadas humanas.



**Figura 31.15** Control de la secreción de hormonas sexuales.

La pubertad es una etapa postembrionaria del desarrollo en la cual los órganos y las estructuras reproductivas maduran. En la pubertad, los ovarios del mamífero de sexo femenino incrementan la producción de estrógeno, lo que provoca que las mamas y otros rasgos sexuales secundarios femeninos se desarrollen. Los estrógenos y la progesterona controlan la formación de óvulos y preparan el útero para el embarazo. En el sexo masculino, el aumento de producción de testosterona desencadena el inicio de la formación de espermatozoides y el desarrollo de rasgos sexuales secundarios.

El hipotálamo y la hipófisis anterior controlan la secreción de hormonas sexuales (**figura 31.15**). Tanto en varones como en mujeres, el hipotálamo produce GnRH (hormona liberadora de gonadotropina).

Esta sustancia liberadora provoca que la hipófisis anterior secrete hormona estimulante de foliculo (HFE) y hormona luteinizante (HL). HFE y HL provocan que las gónadas secreten hormonas sexuales.

### Glándula pineal

La **glándula pineal** se encuentra en la parte interna del cerebro de los vertebrados. Esta glándula pequeña con forma de piña de pino secreta melatonina. La secreción de esta sustancia declina cuando la retina detecta la luz y envía potenciales de acción a lo largo del nervio óptico hasta el cerebro (sección 30.5).

El objetivo de la melatonina son las neuronas que reducen la temperatura corporal y nos dejan somnolientos cuando la luz escasea. El nivel sanguíneo de melatonina alcanza un máximo a medianoche. La exposición a la luz brillante da inicio a un reloj biológico que controla el patrón de sueño y el estado de alerta al despertar. A los viajeros que atraviesan muchas zonas horarias se les recomienda asolearse un poco tras llegar a su destino para minimizar el desfase de husos horarios (*jet lag*). En el invierno, el nivel más alto de melatonina provoca el trastorno afectivo estacional en ciertas personas.

**glándula pineal.** Glándula endocrina en las profundidades del cerebro; secreta melatonina cuando la retina no es estimulada por la luz.

**gónadas** Órganos reproductivos primarios (ovarios o testículos) que producen gametos y hormonas sexuales.

**timo** Glándula endocrina por debajo del esternón; secreta hormonas que alientan la maduración de linfocitos T (células T).



**Figura 31.14** Ubicación de las gónadas humanas. Estos órganos producen gametos y secretan hormonas sexuales.

Las personas afectadas se sienten cansadas y deprimidas. Suelen buscar alimentos ricos en carbohidratos. La luz artificial brillante por las mañanas reduce la actividad de la glándula pineal y puede mejorar el estado de ánimo.

La melatonina puede afectar las gónadas humanas. Una declinación en la producción de esta hormona se inicia en la pubertad y quizás ayude a desencadenarla. Se sabe que algunos trastornos de la glándula pineal se aceleran o se hacen más lentos en la pubertad.

La melatonina también ejerce un efecto protector contra algunos tipos de cáncer. Inhibe directamente la división de células cancerosas y además suprime la producción de hormonas sexuales, lo que puede alentar el crecimiento de algunos tipos de cáncer. Trabajar rutinariamente en el turno nocturno o tener malos hábitos de sueño puede modificar la secreción de melatonina y aumentar el riesgo de cáncer.

### Timo

El **timo** se encuentra detrás del esternón. Las hormonas que secreta (timosina) ayudan a madurar a los llamados linfocitos T o células T, que luchan contra las infecciones. El timo crece hasta que la persona llega a la pubertad, momento en el cual tiene el tamaño aproximado de una naranja. Después, el aumento de hormonas sexuales ocasiona que el timo se reduzca y sus secreciones declinen. En la mayoría de las personas, esta declinación no es un problema porque tienen abundantes células T fabricadas en una etapa más temprana de la vida. Sin embargo, el sida mata las células T. En la actualidad, los investigadores intentan encontrar maneras de restaurar el funcionamiento inmune en los pacientes de sida reactivando el timo.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones endocrinas de las gónadas, la glándula pineal y el timo?

- › Los ovarios de una mujer o los testículos del hombre son gónadas que fabrican hormonas sexuales además de gametos.
- › La glándula pineal dentro del cerebro produce melatonina que influye en los ciclos de sueño y vigilia, y en el inicio de la pubertad. Además, la melatonina protege contra ciertos tipos de cáncer.
- › El timo se encuentra en el tórax y secreta timosinas que son necesarias para la maduración de los leucocitos llamados células T.

- ▶ En este capítulo describimos las hormonas de los vertebrados, pero las hormonas y sus receptores también coordinan la actividad en el cuerpo de los invertebrados.
- ◀ Vínculos a Intrones 9.3, Muda en los artrópodos 23.10

### Evolución de la diversidad de receptores

¿Cómo evolucionaron los vertebrados hasta tener tantas hormonas y receptores hormonales distintos? La evidencia molecular apunta a las duplicaciones genéticas y las divergencias subsecuentes a través de mutaciones. El análisis genético ha revelado los ancestros invertebrados de algunos receptores hormonales de los vertebrados. Por ejemplo, las anémonas tienen receptores en la membrana similares en su estructura a los receptores de los vertebrados para TSH, HL, HFE y otras moléculas señalizadoras. Además de esta semejanza estructural, los genes que codifican estos receptores tienen secuencias de nucleótidos similares tanto en vertebrados como en invertebrados y presentan el mismo número y tipo de intrones en regiones similares. Estas semejanzas son consideradas como evidencia de que el gen para este grupo de proteínas receptoras surgió hace millones de años en el ancestro común de las anémonas y los vertebrados.

### Control de la muda

En los artrópodos, las hormonas regulan la muda periódica de la cutícula que permite el crecimiento del animal. Se forma una nueva cutícula suave debajo de la antigua, que después es desechada (sección 23.10). Antes de que se endurezca la nueva cutícula, la masa corporal aumenta debido a la rápida captación de aire o agua en divisiones continuas de células mitóticas. Los detalles varían entre los grupos. Sin embargo, en todos los casos la muda se encuentra principalmente bajo control de la ecdisona, una hormona esteroide única en los invertebrados.

En los artrópodos, la glándula de la muda produce y almacena ecdisona y la libera para su distribución por el organismo en el momento de la muda. Las neuronas secretoras hormonales del cerebro parecen controlar su liberación. Responden a una combinación de señales internas y del ambiente, incluyendo luz y temperatura.

En la **figura 31.16** se muestra el control de la muda en los cangrejos y otros crustáceos. Justo antes y durante el episodio de muda, las interacciones coordinadas entre la ecdisona y otras hormonas producen cambios estructurales y fisiológicos. Estas interacciones hacen que la cutícula antigua se separe de la epidermis y los músculos, también inducen cambios que disuelven las capas internas de la cutícula y reciclan los restos, promoviendo divisiones celulares rápidas, secreción y formación de pigmentos que ayudan a fabricar la nueva cutícula.

Los pasos difieren ligeramente entre los insectos, los cuales no tienen una hormona inhibidora de la muda. En vez de ello, la estimulación del cerebro del insecto inicia una cascada de señales que desencadenan la producción de la ecdisona que induce la muda. Los productos químicos que simulan la ecdisona o interfieren con ella y otras hormonas pueden emplearse como insecticidas. Los nemátodos también requieren ecdisona para su muda y pueden morir a causa de los inhibidores de ecdisona.

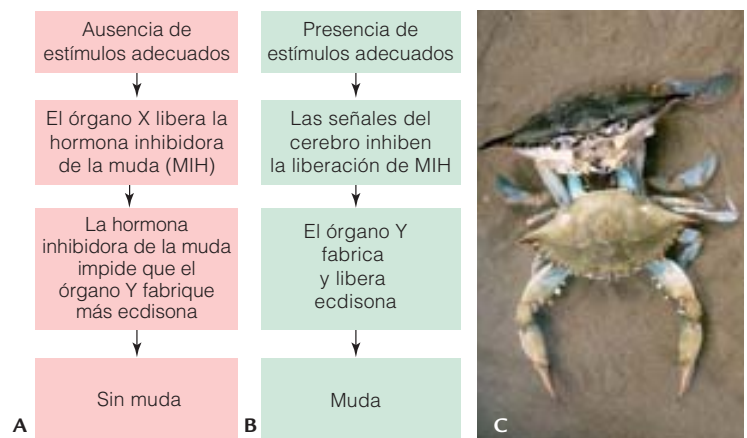
## Equilibrio hormonal (una vez más)

La foto de la *derecha* muestra el desarrollo de mamas en una niña que aún no ha cumplido dos años. La exposición de altos niveles de productos químicos sintéticos llamados ftalatos quizá sea una causa de este aumento prematuro de las mamas. Los ftalatos son modificadores endocrinos que simulan la hormona sexual femenina llamada estrógeno y suprimen la secreción de testosterona necesaria para el desarrollo normal de los varones. Recientemente, al reconocer estos efectos, el congreso de Estados Unidos prohibió el uso de ftalatos en juguetes para niños menores de 12 años. Sin embargo, los ftalatos aún se emplean en otros artículos de plástico blando y se utilizan para producir el aroma de muchos productos cosméticos personales como champús y lociones. La Academia Americana de Pediatría recomienda que los padres de lactantes y niños pequeños eviten el uso de productos aromáticos para su cuidado.



**¿Cómo votarías?** Se sospecha que diversos químicos sintéticos son modificadores endocrinos. ¿Consideras que este tipo de productos debe seguirse usando mientras se investigan sus efectos? Para más detalles, visita [CengageNow.com](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 31.16** El control hormonal de la muda en crustáceos como los cangrejos. En este proceso intervienen dos órganos que secretan hormonas. El órgano X se encuentra en el tallo ocular y el órgano Y se encuentra en la base de las antenas del cangrejo.

**A** En ausencia de señales para muda en el ambiente, las secreciones del órgano X impiden la muda. **B** Cuando el cerebro es estimulado por señales ambientales adecuadas, envía señales nerviosas que inhiben la actividad del órgano X. Al suprimirse el órgano X, el órgano Y libera la ecdisona, la cual estimula la muda.

**C** Un cangrejo azul que ha experimentado una muda reciente con su antigua coraza. La nueva muda queda blanda aproximadamente por 12 horas, con lo cual el cangrejo es "de concha blanda". Durante este tiempo es muy vulnerable a los depredadores, incluyendo a quienes gustan de comer mariscos.

### Para repasar en casa ¿Fabrican hormonas los invertebrados?

- ▶ Es posible rastrear en los invertebrados las raíces evolutivas de algunos receptores hormonales de los vertebrados.
- ▶ Los invertebrados también producen hormonas que no tienen equivalente en los vertebrados. Un ejemplo son las hormonas que controlan la muda en los artrópodos.



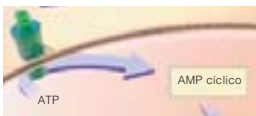
## Resumen



**Sección 31.1** Los **modificadores endocrinos** son sustancias sintéticas que interfieren con la acción del sistema endocrino. La atrazina, herbicida muy utilizado que a menudo se lixivia al agua, modifica el funcionamiento endocrino de los anfibios.



**Sección 31.2** Las células de los animales se comunican con las células adyacentes del cuerpo a través de las uniones de espacios, los neurotransmisores y las **moléculas señalizadoras locales**. Las **hormonas de los animales** viajan por la sangre y pueden transmitir señales entre células que se encuentran en partes distantes del organismo. Todas las glándulas y células que secretan hormonas en el organismo constituyen el **sistema endocrino**.



**Sección 31.3** Las **hormonas esteroideas** son liposolubles y se derivan del colesterol. Pueden penetrar la célula y unirse con receptores en su interior.

Los péptidos y las hormonas proteicas se derivan de los aminoácidos. Se unen con receptores en la membrana celular. A menudo el enlace desencadena la formación de un **segundo mensajero**, una molécula que produce cambios dentro de la célula. Para que la célula responda a una hormona, debe tener receptores funcionales.



**Sección 31.4** El **hipotálamo**, que se encuentra en la base del cerebro anterior, está vinculado estructural y funcionalmente a la **glándula hipófisis**.

Los axones de las neuronas en el hipotálamo se extienden hasta la hipófisis posterior, donde liberan oxitocina y hormona antidiurética. La oxitocina tiene como blanco el músculo liso de las glándulas mamarias y el útero. La hormona antidiurética se concentra en la orina actuando sobre el riñón.

Las **hormonas liberadoras** y las **hormonas inhibidoras** que secreta el hipotálamo controlan la secreción de las hormonas que fabrica el lóbulo anterior de la hipófisis. Cuatro hormonas de la hipófisis anterior tienen como blanco otras glándulas (la corteza suprarrenal, la glándula tiroides y las gónadas). Otra hormona de la hipófisis anterior provoca la producción de leche. La hormona del crecimiento (GH), secretada por la hipófisis anterior, actúa en todo el cuerpo. El gigantismo y el enanismo hipofisario se deben a mutaciones.

**Sección 31.5** Además de las glándulas endocrinas principales, el cuerpo humano tiene células que secretan hormonas en muchos órganos. Una célula presenta receptores para diversas hormonas y su comportamiento depende del efecto de todas las hormonas que actúan sobre ella.



**Sección 31.6** Un ciclo de retroalimentación negativa entre la hipófisis anterior y el hipotálamo rige a la **glándula tiroides**. El yodo es necesario para la síntesis de hormona tiroidea, la cual aumenta la tasa metabólica y tiene una función importante en el desarrollo. Hay cuatro glándulas **paratiroides** ubicadas en la parte trasera de la glándula tiroides y son las principales reguladoras de los niveles de calcio en la sangre. Sus secreciones actúan sobre huesos y riñones.



**Sección 31.7** Hay una **glándula suprarrenal** encima de cada riñón. La **corteza suprarrenal** secreta dos hormonas esteroideas: la aldosterona, que actúa sobre los riñones, y el cortisol. La secreción de **cortisol** afecta el metabolismo y es regulada por un ciclo de retroalimentación negativa hacia la hipófisis anterior y el hipotálamo. En momentos de estrés, el sistema nervioso central sobrepasa los controles de retroalimentación, de modo que los niveles de cortisol aumentan. A largo plazo, el exceso de cortisol produce un impacto negativo sobre la salud.

La norepinefrina y la epinefrina liberadas por las neuronas de la **médula suprarrenal** influyen en los órganos igual que la estimulación simpática: provocan la respuesta de lucha o huida.



**Secciones 31.8, 31.9** La insulina y el glucagón que secretan los islotes pancreáticos de la glándula llamada **páncreas** son los principales reguladores del nivel de glucosa en la sangre. La insulina estimula la captación de glucosa en las células de músculo e hígado y reduce por lo tanto la glucosa sanguínea. El glucagón estimula la liberación de glucosa aumentando sus niveles sanguíneos. La diabetes mellitus es un trastorno en el cual el cuerpo no fabrica insulina o bien no responde a ella.



**Sección 31.10** Las **gónadas** (ovarios y testículos) secretan estrógenos, progesterona y testosterona. Estas hormonas sexuales son esteroideas que tienen una función en la reproducción, así como en el desarrollo de los rasgos sexuales secundarios. La secreción de melatonina en la **glándula pineal** de los vertebrados afecta el ciclo cotidiano de sueño y vigilia, además del inicio de la pubertad. La exposición a la luz suprime la producción de melatonina.

El **timo**, ubicado debajo del esternón, secreta hormonas que alientan la maduración de leucocitos llamados células T, que luchan contra las infecciones.



**Sección 31.11** Las proteínas receptoras hormonales de los vertebrados a menudo son similares a las proteínas receptoras en los invertebrados y probablemente evolucionaron a partir de ellas. Los invertebrados tienen hormonas que no tienen equivalente en los vertebrados; por ejemplo, la hormona esteroide ecdisona regula la muda de los artrópodos como los cangrejos y los insectos.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- \_\_\_\_\_ son moléculas señalizadoras que viajan por la sangre hasta las células blanco.
  - Las hormonas
  - Los neurotransmisores
  - Las moléculas señalizadoras locales
  - todas las anteriores
- En el hipotálamo se produce hormona antidiurética, la cual es distribuida por \_\_\_\_\_.
  - la hipófisis anterior
  - la hipófisis posterior
  - los riñones
  - la glándula pineal
- El exceso de producción de \_\_\_\_\_ provoca el gigantismo.
  - hormona del crecimiento
  - cortisol
  - insulina
  - melatonina

**Conteo espermático en las granjas** La contaminación del agua con productos químicos agrícolas afecta el funcionamiento reproductivo de algunos animales. ¿Ocasiona algún efecto en los humanos? La epidemióloga Shanna Swan y sus colegas estudiaron los espermatozoides recolectados de varones de cuatro ciudades estadounidenses (figura 31.17). Los varones tenían esposas que estaban embarazadas y habían acudido a una visita prenatal, de modo que todos ellos eran fértiles. De las cuatro ciudades, Columbia, Missouri, es donde hay más granjas. La ciudad de Nueva York, en Nueva York, es un área donde no se practica la agricultura.

1. ¿En qué sitios reportaron mayor y menor conteo espermático los investigadores?
2. ¿En qué ciudades se observó mayor y menor movilidad (capacidad de desplazamiento) espermática en las muestras?
3. La edad, el tabaquismo y las enfermedades de transmisión sexual perjudican a los espermatozoides. ¿Sería posible que la diferencia en cualquiera de estas variables explicara las diferencias regionales del conteo espermático?

	Ubicación de la clínica			
	Columbia, Missouri	Los Ángeles, California	Minneapolis, Minnesota	Nueva York, Nueva York
Edad promedio	30.7	29.8	32.2	36.1
Porcentaje de personas que no fuman	79.5	70.5	85.8	81.6
Porcentaje con historia de ETS	11.4	12.9	13.6	15.8
Conteo espermático (millones/ml)	58.7	80.8	98.6	102.9
Porcentaje de espermatozoides móviles	48.2	54.5	52.1	56.4

**Figura 31.17** Datos de un estudio con espermatozoides obtenidos de varones en cuatro ciudades que tenían compañeras embarazadas y que visitaron clínicas prenatales. ETS significa enfermedad de transmisión sexual.

4. Las hormonas esteroideas se sintetizan a partir de \_\_\_\_\_.
  - a. aminas
  - b. péptidos
  - c. proteínas
  - d. colesterol
5. \_\_\_\_\_ reduce los niveles sanguíneos de azúcar; \_\_\_\_\_ los eleva.
6. La hipófisis detecta la elevación de la concentración hormonal en la sangre e inhibe la glándula que secreta esa hormona. Esto constituye un ciclo de retroalimentación a \_\_\_\_\_.
7. \_\_\_\_\_ tiene funciones endocrinas y exocrinas.
  - a. El hipotálamo
  - b. El páncreas
  - c. La glándula pineal
  - d. Las glándulas paratiroides
8. La secreción de \_\_\_\_\_ estimula la descomposición del hueso.
  - a. glucagón
  - b. melatonina
  - c. hormona tiroides
  - d. hormona paratiroides
9. La exposición a la luz \_\_\_\_\_ los niveles de melatonina.
  - a. eleva
  - b. reduce
  - c. no afecta
10. Durante momentos de estrés, las glándulas suprarrenales aumentan la secreción de \_\_\_\_\_.
  - a. yodo
  - b. hormona antidiurética
  - c. cortisol
  - d. secretina
11. La hormona sexual masculina (testosterona) es secretada en respuesta a una hormona secretada en \_\_\_\_\_.
  - a. los testículos
  - b. los ovarios
  - c. la glándula hipófisis
  - d. el páncreas
12. El tamaño de \_\_\_\_\_ disminuye después de la pubertad.
  - a. el páncreas
  - b. la hipófisis
  - c. la glándula pineal
  - d. el timo
13. Indica si la siguiente afirmación es verdadera o falsa. La hormona esteroide ecdisona es fabricada por insectos, cangrejos y la mayoría de los vertebrados.
14. Las personas que padecen diabetes tipo 1 no pueden fabricar \_\_\_\_\_ y requieren inyecciones de la misma.

4. ¿Estos datos apoyan la hipótesis de que vivir en la cercanía de una granja puede perjudicar el funcionamiento reproductivo masculino?

15. Relaciona el término de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.
 

___ médula suprarrenal	a. es afectada por la duración del día
___ glándula tiroides	b. tiene efectos locales potentes
___ glándula paratiroides	c. eleva los niveles de calcio en la sangre
___ islotes pancreáticos	d. es la fuente de epinefrina
___ glándula pineal	e. secreta insulina, glucagón
___ prostaglandina	f. estas hormonas requieren yodo

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Un tumor en la glándula hipófisis puede provocar que una mujer produzca leche aunque no esté embarazada. ¿En qué lóbulo de la hipófisis estaría ubicado un tumor de este tipo y a qué hormona afectaría?
2. Las mujeres totalmente ciegas tienden a presentar la pubertad en etapa más temprana que las mujeres que ven normalmente. Además, tienen menos probabilidades de padecer cáncer de mama. De acuerdo a una hipótesis, estas diferencias se deben al nivel de melatonina de las mujeres ciegas. De acuerdo con esta información, ¿esperarías que el nivel promedio de melatonina en las mujeres ciegas fuera más alto o más bajo que el nivel en mujeres con vista normal?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

➤ Glándulas endocrinas humanas; Mecanismo de acción hormonal; Interacciones entre hipófisis e hipotálamo; Control de secreción de cortisol por retroalimentación negativa; Control hormonal del nivel sanguíneo de glucosa.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo se explican algunos rasgos de los animales y tendencias evolutivas introducidas en los capítulos 23 y 24. Emplearás tus conocimientos acerca del tejido conectivo (28.4), el tejido muscular (28.5), las uniones neuromusculares (29.6) y los efectos hormonales sobre los huesos (31.6). Verás ejemplos de transporte activo (5.7) y herencia ligada al sexo (14.4). La discusión de la contracción muscular incluye un examen detallado del papel de la actina y la miosina (4.10).



### Esqueletos de los animales

Los músculos del animal ejercen fuerza contra el esqueleto del mismo. En algunos invertebrados los músculos cambian la forma de una cavidad corporal llena de líquido. Otros invertebrados tienen un esqueleto duro externo. Los vertebrados tienen esqueleto duro interno constituido por cartílago y (en la mayoría de los grupos) huesos.



### Estructura y funciones de los huesos

Los huesos son órganos ricos en minerales que los músculos de los vertebrados jalan para mover el cuerpo. Además, los huesos dan protección y apoyo a los órganos blandos y almacenan minerales. Las células sanguíneas se forman en algunos huesos. Los ligamentos conectan los huesos entre sí en la mayoría de las articulaciones.



# 32 Soporte estructural y movimiento

## 32.1 Músculos y miostatina

Como las neuronas, las células del músculo esquelético, por lo general, no se dividen después del nacimiento. El músculo adquiere más volumen no al agregar células, sino cuando las ya existentes aumentan de tamaño. Dentro de cada fibra muscular los filamentos de proteína que participan en la contracción muscular son sintetizados y descompuestos de manera continua. El ejercicio inclina este proceso a favor de la síntesis, de modo que las células musculares se hacen más grandes y el músculo aumenta de fuerza. El cuerpo es como una máquina que mejora con el uso. A medida que uno usa más los músculos, éstos se hacen más poderosos.

Algunas hormonas también alientan el aumento de masa muscular. Por ejemplo, un efecto de la hormona sexual testosterona es alentar las células musculares a sintetizar más proteínas. Los varones producen cantidades mucho mayores de testosterona que las mujeres, y por eso tienen más músculos. La hormona humana del crecimiento también estimula la síntesis de proteínas musculares.

Las versiones sintéticas de hormonas naturales para aumentar el tamaño muscular, llamadas hormonas “anabólicas”, hacen los músculos más fuertes y mejoran así la capacidad atlética. Sin embargo, la mayoría de las organizaciones deportivas consideran que el uso de estos fármacos es hacer trampa y penalizan a los atletas que los usan.

Algunas personas tienen una ventaja genética natural en lo que respecta a la formación de músculo. Liam Hoekstra, el muchacho de Michigan que se muestra a la izquierda, es una de ellas. En su primer cumpleaños, Liam ya podía hacer abdominales. A la edad de 3 años, levantaba con facilidad pesas de 2.3 kilogramos. Este muchacho es homocigoto debido a una mutación del gen de miostatina, proteína reguladora que normalmente actúa como freno para la producción de proteínas musculares. En ausencia de miostatina para apoyar la producción de proteína, el individuo tiene músculos abultados, poca grasa corporal y fuerza notable.

Evidencia adicional acerca de los efectos de la miostatina en la capacidad atlética proviene de un estudio de un tipo de perro llamado whippets, el cual es criado para las carreras. Algunos whippets son homocigotos por una mutación que les impide producir miostatina. Estos perros, llamados whippets acosadores, son de músculos fuertes (figura 32.1). Los whippets acosadores no constituyen el ideal de cómo debería

verse ese tipo de perro, por lo cual no suelen emplearse en las carreras ni para la reproducción. Sin embargo, los perros heterocigotos por el alelo mutante de miostatina sí se emplean en las carreras. En comparación con los whippets normales, éstos producen menos miostatina, son más musculosos y tienen más probabilidades de ganar las carreras.

Las compañías farmacéuticas esperan algún día desarrollar fármacos que inhiban la producción de miostatina o su actividad, para usarlos en el tratamiento de trastornos que provocan desaparición de músculo, como la distrofia muscular. La reducción de niveles de miostatina también desalienta la formación de depósitos de grasa, de modo que los inhibidores de miostatina también podrían ser de ayuda para el tratamiento de la obesidad. ¿Habrá atletas que empleen fármacos inhibidores de la miostatina para llevar su cuerpo más allá de los límites naturales? Sin duda que sí. Algunos ya adquieren suplementos nutricionales que supuestamente se enlazan con la miostatina y reducen su actividad. En pruebas clínicas, estos suplementos no han tenido efectos sobre la fuerza, pero las esperanzas con respecto a sus propiedades ayudan para su comercialización.



**Figura 32.1** *Página opuesta*, una deficiencia genética en la proteína miostatina hace que este jovencito de Michigan sea excepcionalmente musculoso y fuerte.

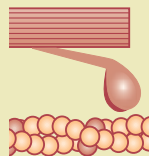
Arriba, el whippet acosador (izquierda), un perro de músculos grandes, también carece de miostatina. El whippet con genes de miostatina normales (derecha) presenta un cuerpo de músculos ligeros.



### Relaciones entre músculo y hueso

El músculo esquelético se relaciona con los huesos y con otros músculos esqueléticos. Los músculos sólo pueden jalar el hueso;

no pueden empujarlo. Muchos músculos trabajan en pares, y la acción de uno de ellos es opuesta a la del otro. Los tendones unen el músculo esquelético a los huesos.



### Cómo se contrae el músculo esquelético

Una fibra muscular contiene muchas miofibrillas, cada una dividida en diagonal en sarcómeros. A su vez, los sarcómeros contienen

filamentos paralelos de las proteínas actina y miosina. El músculo se contrae cuando las interacciones entre estas proteínas, impulsadas por el ATP, acortan los sarcómeros.



### Factores que afectan la contracción

Las fibras musculares están organizadas en unidades motoras que se contraen como respuesta a señales de una neurona

motora. Algunas enfermedades o trastornos interfieren con el funcionamiento muscular. El ejercicio mejora la resistencia y la fuerza del músculo.

## 32.2 Esqueleto de los animales

- › El esqueleto animal puede ser interno o externo. En cualquier caso, los músculos ejercen fuerza contra él para mover las partes del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Rasgos de los artrópodos 23.10; Evolución de las quijadas 24.3, Miembros 24.4 y Bipedalismo 24.9; Tejido conectivo 28.4

### Tipos de esqueletos

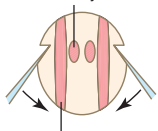
Los músculos producen movimiento de las partes corporales al interactuar con el esqueleto. Muchos invertebrados de cuerpo suave tienen **esqueleto hidrostático**, una cámara interna llena de líquido o varias de ellas, contra las cuales ejercen fuerza los músculos. Por ejemplo, la lombriz de tierra tiene un celoma dividido en muchas cámaras llenas de líquido, una en cada segmento. En la sección 23.7 explicamos cómo los músculos alteran la forma de estos segmentos al oprimir las cámaras llenas de líquido. Por analogía, piensa en la manera en que cambia la forma de un globo lleno de agua al apretarlo. Los cambios coordinados en la forma de los segmentos corporales permiten el desplazamiento de la lombriz. De manera similar, una anémona marina puede cambiar su forma redistribuyendo el agua atrapada dentro de su cavidad gastrovascular (figura 32.2).

El **exoesqueleto** es una concha, cutícula u otra parte dura externa al cuerpo que recibe la fuerza de una contracción muscular.

Los músculos de una almeja actúan sobre su concha para cerrarla. De forma similar, hay músculos unidos al exoesqueleto articulado del artrópodo que lo mueven. Una mosca vuela cuando la acción de los músculos unidos a su tórax provocan que sus alas se desplacen hacia arriba y hacia abajo (figura 32.3). Recuerda que el exoesqueleto de un artrópodo es un material secretado sin vida. A medida que el animal crece, de manera periódica muda de exoesqueleto y forma otro nuevo y más grande.

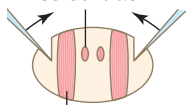


músculo longitudinal se relaja



A músculo vertical se contrae

músculo longitudinal se contrae



B músculo vertical se relaja

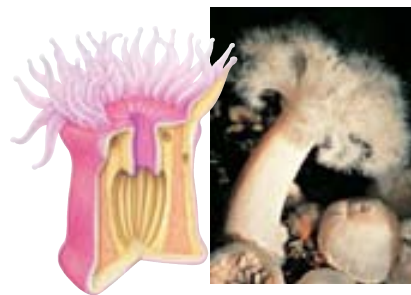
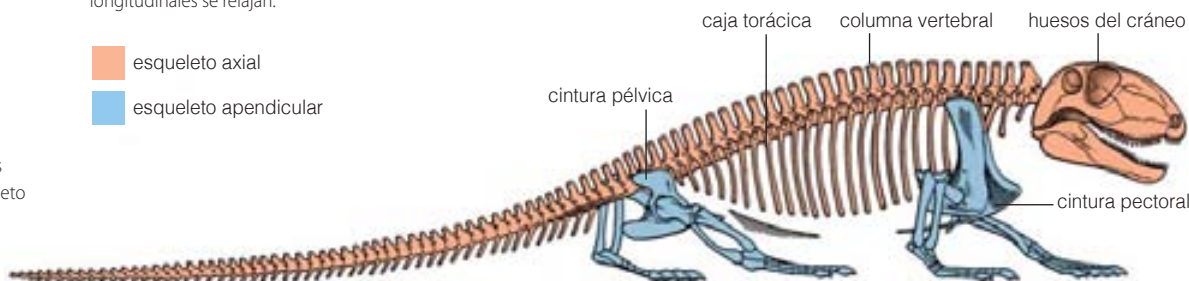
**Figura 32.3 Animada** Cómo vuela una mosca. Las alas están unidas en el tórax en puntos pivotaes. Hay músculos longitudinales que corren a lo largo del tórax y músculos verticales que corren de la parte superior del tórax a la inferior.

**A** Las alas se desplazan hacia abajo cuando la relajación del músculo vertical y la contracción del músculo longitudinal jalan hacia dentro los lados del tórax.

**B** Las alas se desplazan hacia arriba conforme los músculos verticales se contraen y los músculos longitudinales se relajan.

esqueleto axial  
esqueleto apendicular

**Figura 32.4** Elementos característicos del esqueleto de los primeros reptiles.



**Figura 32.2 Animada** Anémona marina con esqueleto hidrostático. Presenta músculos a lo largo de todo el cuerpo que corren de arriba hacia abajo del mismo. El cuerpo cambia de forma cuando estos músculos ejercen fuerza sobre el agua atrapada en la cavidad gastrovascular central.

El **endoesqueleto** es un marco interno de elementos duros. Los equinodermos, como las estrellas de mar, tienen un endoesqueleto formado con placas duras ricas en calcio. Los vertebrados también tienen endoesqueleto.

### Características del endoesqueleto de los vertebrados

El esqueleto de los tiburones y otros peces cartilaginosos está formado por cartílago, un tejido conectivo flexible. Otros esqueletos de vertebrados contienen algo de cartílago, pero su esqueleto está formado principalmente de tejido óseo (sección 28.4).

El término “vertebrado” se refiere a la **columna vertebral**, esqueleto o espina dorsal, característica común de todos los miembros de este grupo (figuras 32.4 y 32.5). El esqueleto soporta el cuerpo, sirve como punto de unión para los músculos y protege la médula espinal que corre por un canal en su interior. Los segmentos óseos llamados **vértebras** constituyen la columna vertebral. Los **discos intervertebrales** de cartílago entre las vértebras actúan como amortiguadores y puntos de flexión.

La columna vertebral y los huesos de la cabeza y la caja torácica constituyen el **esqueleto axial**. El **esqueleto apendicular** está formado por la cintura pectoral (hombros), la cintura pélvica (cadera) y los miembros (o aletas óseas).

Como sabes, el esqueleto de los vertebrados evolucionó a lo largo del tiempo. Por ejemplo, la mandíbula se deriva de los arcos que soportan las branquias en los antiguos peces sin mandíbula (sección 24.3), y los huesos de los miembros de los vertebrados terrestres son homólogos a los huesos en las aletas de los peces de aletas lobulares o carnosas (sección 24.4).

## Esqueleto humano

El esqueleto humano tiene algunas características típicas de los vertebrados y también modificaciones relacionadas con la postura erecta (figura 32.5). El cráneo humano está formado por huesos planos que forman una caja que protege el cerebro. Éste y la médula espinal se conectan a través de una apertura en la base del cráneo. Los huesos de la cara incluyen los pómulos y otros huesos en torno a los ojos, el hueso que constituye el puente de la nariz y los huesos de la mandíbula.

Tanto los varones como las mujeres tienen 12 pares de costillas. Las costillas y el esternón forman una caja protectora en el interior de la cual se encuentran el corazón y los pulmones.

La columna vertebral se extiende desde la base del cráneo hasta la cintura pélvica. La forma de la columna de los humanos es otra adaptación a la postura erecta. La columna vertebral, vista de lado, tiene forma de S, lo que mantiene la cabeza y el torso centrados sobre los pies.

Las porciones inferiores de la columna vertebral son el sacro y el cóccix. El sacro consta de cinco vértebras que se han fusionado dando lugar a una estructura triangular de gran tamaño. El cóccix está formado por cuatro vértebras fusionadas que se derivan de la cola embrionaria. A las cinco semanas de la gestación, el embrión humano tiene una cola de 12 vértebras. A medida que se desarrolla, la mayor parte de la cola se reabsorbe y forma el cóccix, que es más corto y más pequeño.

La cintura pectoral consta de la escápula (los omóplatos) y la clavícula. La delgada clavícula transfiere la fuerza de los brazos al esqueleto axial. Cuando una persona cae sobre su brazo estirado, se transfiere fuerza excesiva a la clavícula y con frecuencia ésta se rompe.

El brazo tiene un hueso llamado húmero. El antebrazo tiene dos huesos, el radio y la ulna o cúbito. Los carpales son los huesos de la muñeca y los metacarpos son los huesos de la palma; las falanges son los huesos de los dedos.

La cintura pélvica consta de dos conjuntos de huesos fusionados, cada par ubicado a cada lado del cuerpo. Protege los órganos del interior de la cavidad pélvica y da apoyo al torso cuando la persona se pone de pie.

El hueso más largo del cuerpo es el fémur. Está unido a los huesos de la pierna (tibia y fíbula o peroné) en la rodilla, la cual está protegida por la patela o rótula. Los tarsos son los huesos del tobillo y los metatarsos son los huesos de la planta del pie. Igual que los huesos de los dedos de la mano, los huesos de los dedos de los pies se llaman falanges.

**columna vertebral** Esqueleto o espina dorsal.

**disco intervertebral** Disco de cartilago entre dos vértebras.

**endoesqueleto** Esqueleto interno.

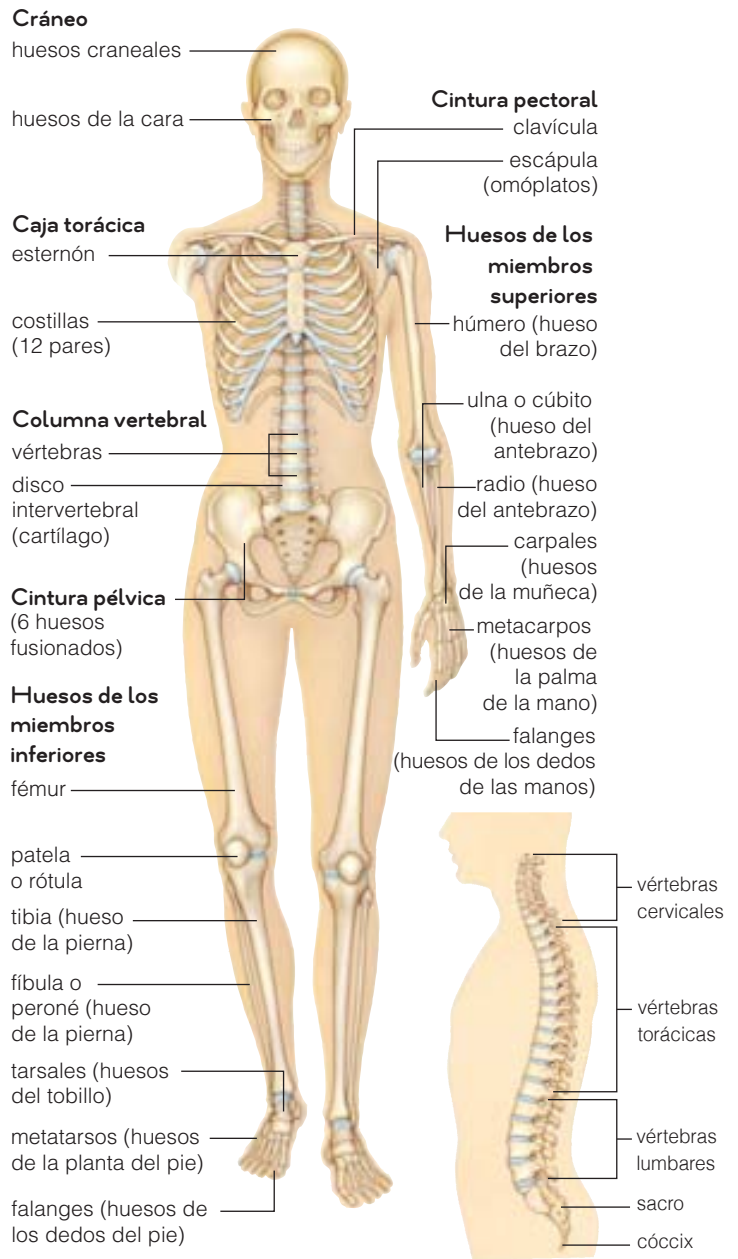
**esqueleto apendicular** Huesos de miembros o aletas y huesos unidos al tronco, en vertebrados.

**esqueleto axial** Huesos de cabeza, tronco y cola en vertebrados.

**esqueleto hidrostático** Cámara llena de líquido sobre la cual ejercen fuerza los músculos para redistribución de líquido en invertebrados de cuerpo suave.

**exoesqueleto** Partes externas endurecidas con las cuales se unen los músculos para el movimiento en algunos invertebrados.

**vértebras** Huesos de la columna vertebral.



**Figura 32.5 Animada** Izquierda, hueso grande (color canela) y cartilago (azul claro) que constituyen el esqueleto humano. Derecha, vista lateral de la columna vertebral donde se aprecia su curvatura y las diferentes regiones.

### Para repasar en casa ¿Qué tipos de esqueletos tienen los animales?

- Los invertebrados de cuerpo blando, como las anémonas marinas y la lombriz de tierra, tienen un esqueleto hidrostático que contiene líquido, el cual es redistribuido cuando los músculos se contraen.
- Algunos moluscos y todos los artrópodos tienen un esqueleto externo duro formado por secreciones, llamado exoesqueleto.
- Los equinodermos y vertebrados tienen un esqueleto interno o endoesqueleto.
- El esqueleto de los vertebrados consta de cartílagos y, en la mayoría de los grupos, huesos. Las modificaciones evolutivas del esqueleto del vertebrado ancestral permitieron que los humanos caminaran erectos.

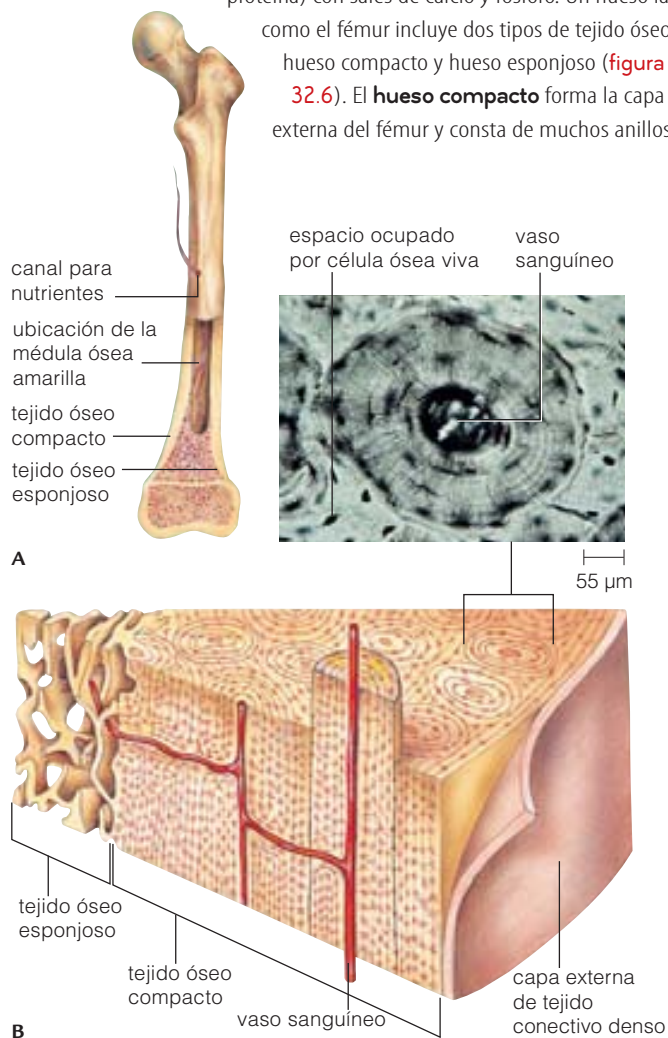


- Los huesos están formados por células vivas en una matriz extracelular secretada que experimenta remodelación continua.
- Vínculos a Tejido conectivo 28.4, Hormona paratiroidea 31.6

### Estructura y funcionamiento de los huesos

Los 206 huesos del esqueleto humano adulto varían de tamaño, desde los huesos del oído medio que son tan pequeños como un grano de arroz hasta el masivo fémur, ubicado en el muslo, y que pesa cerca de un kilogramo. El fémur y otros huesos de brazos y piernas son huesos largos. Las costillas, el esternón y la mayoría de los huesos del cráneo son huesos planos. Otros huesos, como los carpales de las muñecas, son cortos y de forma más o menos cuadrada.

Cada hueso está recubierto por tejido conectivo denso que forma una cubierta llena de nervios y vasos sanguíneos. El tejido óseo consta de células óseas en una matriz extracelular (sección 4.11). Esta matriz es principalmente de colágeno (una proteína) con sales de calcio y fósforo. Un hueso largo como el fémur incluye dos tipos de tejido óseo: hueso compacto y hueso esponjoso (figura 32.6). El **hueso compacto** forma la capa más externa del fémur y consta de muchos anillos



**Figura 32.6 Animada** A Estructura del fémur humano, que se encuentra en el muslo y B corte transversal de sus tejidos óseos esponjoso y compacto.

concéntricos de tejido óseo mineralizado con células óseas vivas en los espacios entre anillos. Los nervios y vasos sanguíneos corren por un canal en el centro de cada anillo. Los extremos abultados de los huesos largos están llenos de **hueso esponjoso**, el cual es fuerte, pero liviano; su matriz presenta muchas cavidades.

La médula ósea es el tejido blando que llena las cavidades dentro del hueso. La **médula ósea roja** que llena los espacios del hueso esponjoso es el principal sitio de formación de eritrocitos. La médula ósea amarilla llena la cavidad central del fémur de los adultos y la mayoría de los demás huesos largos maduros, y consta sobre todo de grasa. En casos de pérdida extrema de sangre, la **médula ósea amarilla** puede transformarse en médula ósea roja. En la **tabla 32.1** se resumen las funciones del hueso.

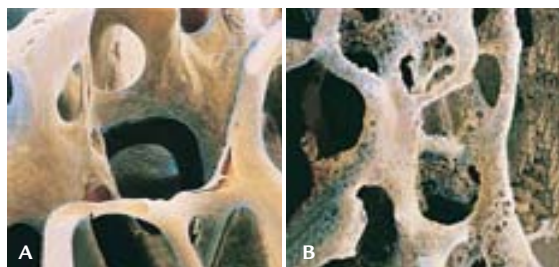
### Formación y recambio óseos

En todos los embriones de los vertebrados se forma un esqueleto de cartílago. En los tiburones y otros peces cartilaginosos, este esqueleto persiste hasta la etapa adulta, mientras que en otros vertebrados, el cartílago embrionario sirve como modelo para el esqueleto óseo. Antes del nacimiento, la mineralización de este modelo transforma su mayor parte en hueso.

Hasta que la persona ha cumplido alrededor de 24 años, las células óseas secretan más matriz de la que desintegran, de modo que la masa ósea aumenta. En etapas posteriores de la vida, las células que producen hueso tienen menos actividad y la masa ósea declina de forma gradual. Sin embargo, ocurre remodelación ósea a lo largo de toda la vida. Es necesario que el cuerpo repare constantemente las fracturas microscópicas ocasionadas por el movimiento normal. Además, se forma y descompone hueso en respuesta a señales hormonales. Los huesos almacenan la mayor parte del calcio del cuerpo. La hormona paratiroidea, principal reguladora del calcio sanguíneo, incrementa la concentración de calcio en la sangre, alentando la captación de calcio del intestino y la liberación de calcio en huesos. Otras hormonas también afectan el recambio óseo. Las hormonas sexuales estrógeno y testosterona alientan la formación de hueso, mientras que el cortisol, que es la hormona que se produce durante periodos de estrés, lo hace más lento.

#### Tabla 32.1 Funciones del hueso

- Movimiento.** Los huesos interactúan con el músculo esquelético para modificar o mantener la posición del cuerpo y sus partes.
- Apoyo.** Los huesos dan apoyo a los músculos que se anclan en ellos.
- Protección.** Muchos huesos forman cámaras o canales endurecidos que encierran y protegen los órganos internos blandos.
- Almacenamiento de minerales.** Los huesos son un reservorio de calcio e iones fosfato. Los depósitos y retiros de estos iones ayudan a mantener su concentración en los líquidos corporales.
- Formación de células sanguíneas.** Sólo ciertos huesos contienen el tejido donde se forman las células sanguíneas.



**Figura 32.7** A Hueso esponjoso normal. B Efecto de la osteoporosis.

La osteoporosis es un trastorno en el cual la pérdida de hueso es más rápida que la formación del mismo. Como resultado, los huesos se debilitan y tienen más probabilidades de romperse (figura 32.7). Este trastorno es más común en mujeres posmenopáusicas porque éstas producen menos hormonas sexuales que alientan la formación de hueso. Sin embargo, casi 20 por ciento de los casos de osteoporosis se da en varones.

Para reducir el riesgo de osteoporosis es preciso comprobar que la dieta suministre niveles adecuados de calcio y vitamina D, la cual facilita la absorción del calcio intestinal. Además, es conveniente evitar el tabaquismo y la ingesta excesiva de alcohol, pues hacen más lenta la formación de depósitos óseos. El ejercicio regular alienta la renovación del hueso y se recomienda evitar una ingesta excesiva de refrescos de cola. Varios estudios han demostrado que las mujeres que beben más de dos refrescos de ese tipo al día tienen una densidad ósea más baja de lo normal.

### Sitio donde los huesos se unen: las articulaciones del esqueleto

Una **articulación** es un área donde se unen los huesos. El tejido conectivo mantiene los huesos en su sitio de manera segura en articulaciones fibrosas, como las que se encuentran entre los huesos del cráneo. Los cojinetes o discos de cartílago conectan los huesos que se encuentran en articulaciones cartilaginosas formando una conexión flexible que permite algo de movimiento. Las vértebras están conectadas entre sí por articulaciones cartilaginosas y también con algunas costillas que se unen con el esternón. Las articulaciones de la cadera, el hombro, la muñeca, el codo y la rodilla se conocen como sinoviales, que son las de tipo más común. En este tipo de articulación, los extremos de los huesos están recubiertos de cartílago y encerrados en una cápsula llena de líquido. Cordones de tejido conectivo denso llamados **ligamentos** mantienen en su sitio los huesos en una articulación sinovial (figura 32.8).

**articulación** Región donde se unen los huesos.

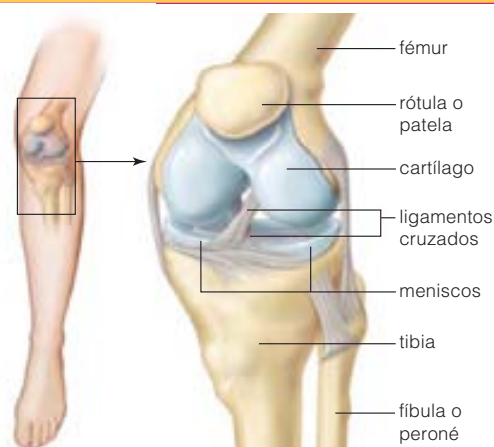
**hueso compacto** Hueso denso que constituye el eje de los huesos largos.

**hueso esponjoso** Hueso ligero con muchos espacios internos; contiene médula ósea roja.

**ligamento** Tira de tejido conectivo denso que mantiene unidos los huesos en una articulación.

**médula ósea amarilla** Médula ósea formada en su mayoría por grasa; llena las cavidades de la mayoría de los huesos largos.

**médula ósea roja** Médula ósea que produce eritrocitos.



**Figura 32.8** Anatomía de la rodilla, una articulación sinovial de tipo bisagra. Los ligamentos mantienen en su sitio los huesos. Las cuñas de cartílago llamadas meniscos proporcionan estabilidad adicional.

Los distintos tipos de articulaciones sinoviales permiten diversos movimientos. Las articulaciones esféricas de hombros y caderas posibilitan el movimiento rotacional. En otras articulaciones, incluyendo algunas de muñecas y codos, los huesos se deslizan uno sobre otro. Las articulaciones del codo y la rodilla tienen funciones similares a las de la bisagra de una puerta, facilitan que los huesos se muevan hacia delante y hacia atrás sólo en un plano.

Los esguinces, que son la lesión articular más común, ocurren cuando los ligamentos se estiran demasiado o se rompen. Los atletas a menudo se desgarran los ligamentos cruzados de la articulación de la rodilla y requieren intervención quirúrgica. La palabra “cruzado” se refiere a una cruz, pues estos ligamentos se cruzan uno con otro en el centro de la articulación, estabilizando la rodilla. Cuando estos ligamentos se rompen en su totalidad, los huesos pueden desplazarse de modo que la rodilla cede si la persona intenta ponerse de pie.

Una dislocación ocurre cuando los huesos de una articulación se salen de su sitio; suele ser muy dolorosa y requiere tratamiento inmediato. Los huesos deben ser colocados en posición correcta e inmovilizados un tiempo para permitir su curación.

La artritis es la inflamación crónica de las articulaciones. El tipo de artritis más común, la osteoartritis, suele aparecer en edad avanzada, cuando el cartílago casi desaparece en articulaciones específicas. Por ejemplo, las mujeres que usan zapatos de tacón corren mayor riesgo de sufrir osteoartritis de la rodilla cuando envejecen. La artritis reumatoide es un trastorno en el cual el sistema inmune ataca por error todas las articulaciones sinoviales del organismo. La artritis reumatoide puede ocurrir a cualquier edad y las mujeres tienen probabilidades dos o tres veces mayores de resultar afectadas que los varones.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las características estructurales y funcionales de los huesos?

- Los huesos son órganos mineralizados ricos en colágeno, que tienen funciones de movimiento, apoyo, protección, almacenamiento de iones minerales y formación de células sanguíneas. Sufren remodelación constante.
- Los huesos se encuentran uno con otro en las articulaciones. En las articulaciones sinoviales, como la de la rodilla, se observan ligamentos de tejido conectivo denso que mantienen los huesos en su sitio.

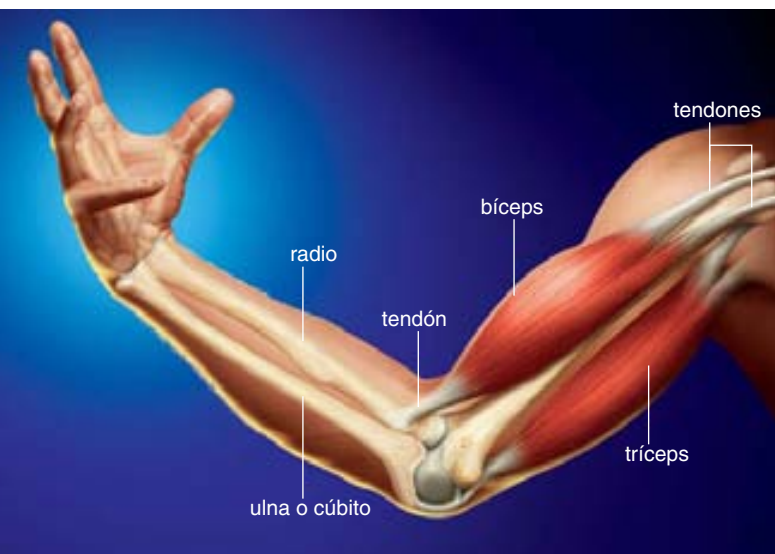
- › Los músculos esqueléticos mueven las partes del cuerpo jalando los huesos.
- ◀ Vínculos a Tejido muscular 28.5, Tejido conectivo 28.4, Reflejo de extensión y acto reflejo 29.9

### Funciones del músculo esquelético

El músculo esquelético nos permite bailar, sonreír y hablar. En ocasiones se llama músculo voluntario porque podemos controlar su funcionamiento a voluntad. Sin embargo, este músculo también participa en acciones reflejas, como el reflejo de extensión descrito en la sección 29.9.

La cubierta de tejido conectivo denso alrededor de cada músculo esquelético y que se extiende más allá de él formando una tira similar a una cuerda, se llama **tendón**. Con frecuencia, los tendones unen el extremo del músculo a un hueso. Los músculos y los huesos actúan como un sistema de palancas, en el cual una barra rígida se une a un punto fijo y se mueve en torno a él. Los músculos conectan con los huesos (barras rígidas) cerca de una articulación (un punto fijo). Cuando un músculo se contrae, transfiere fuerza al hueso al cual está unido y lo mueve.

La **figura 32.9** muestra los músculos del brazo: el bíceps y el tríceps. Hay dos tendones unidos con la parte superior del bíceps y la escápula (el omóplato). En el extremo opuesto del músculo hay un tendón que une el bíceps con el radio en el antebrazo. Cuando el bíceps se contrae (se acorta), el antebrazo es jalado hacia el hombro. Puedes percibir esta contracción extendiendo el brazo hacia fuera, colocando la otra mano sobre el bíceps y después doblando poco a poco el codo. ¿Sientes cómo se contrae tu bíceps? Aunque el bíceps sólo se acorta un poco, provoca un movimiento considerable del hueso con el cual está conectado.



**Figura 32.9 Animada** Músculos opuestos en el brazo. Cuando el bíceps se contrae el tríceps se relaja, y el antebrazo es jalado hacia el brazo. Cuando el tríceps se contrae y el bíceps se relaja, el brazo se estira en el codo.

›› **Adivina:** ¿Qué hueso jala el bíceps?  
 Respuesta: El radio

Los músculos sólo pueden jalar, no pueden empujar. A menudo dos músculos trabajan de manera opuesta y la acción de uno de ellos resiste o se opone a la acción del otro. Por ejemplo, el tríceps del brazo se opone al bíceps. Al jalar el antebrazo hacia el hombro, el tríceps se relaja y el bíceps se contrae. Las contracciones del tríceps acopladas con el relajamiento del bíceps se oponen a este movimiento, extendiendo el brazo.

El cuerpo humano tiene alrededor de 700 músculos esqueléticos, algunos cerca de la superficie y otros en el interior de la pared corporal. En la **figura 32.10** se muestra un ejemplo de algunos de los músculos más grandes y se describen sus funciones. En conjunto, los músculos esqueléticos constituyen casi 40 por ciento del peso del cuerpo de un hombre joven de constitución media.

La mayoría de los músculos esqueléticos mueve huesos, pero algunos tienen otras funciones. Los músculos que jalan la piel de la cara provocan cambios de expresión. Hay otros unidos al globo ocular que permiten su hundimiento y abren y cierran los párpados. La lengua es un músculo esquelético, y los esfínteres de este músculo permiten el control voluntario de la defecación y la orina. Los músculos esqueléticos tienen funciones en la respiración y mantienen la circulación sanguínea por todo el cuerpo. La actividad de este músculo también genera calor, el cual ayuda a mantener el cuerpo a temperatura cálida.

Es conveniente tener presente que sólo el músculo *esquelético* interactúa con el hueso. El músculo liso es sobre todo un componente de los órganos internos blandos, como el estómago. El músculo cardíaco sólo se forma en la pared cardíaca. En capítulos posteriores consideraremos la estructura y funcionamiento del músculo liso y el músculo cardíaco.

### Tendones adoloridos o desgarrados

Las lesiones de los tendones son comunes y sanan muy lento. El exceso de uso de un tendón a corto plazo, como ocurre al correr con demasiado vigor, puede provocar tendinitis, que constituye un daño menor que produce dolor e inflamación. La tendinitis se trata con reposo y fármacos antiinflamatorios. El uso excesivo crónico de un tendón puede modificar su estructura y provocar tendinitis. En este caso, los fármacos antiinflamatorios no ayudan a la solución del problema e incluso pueden dificultarla. La tendinitis se trata con reposo y fisioterapia. Cuando un tendón se desgarró y la lesión altera el funcionamiento normal, el único tratamiento es la intervención quirúrgica.

**tendón** Banda de tejido conectivo denso que conecta el músculo esquelético con el hueso.

### Para repasar en casa ¿Cómo interactúan los músculos y tendones con los huesos?

- › Los tendones similares a cuerdas o tiras de tejido conectivo denso unen el músculo esquelético con el hueso.
- › El músculo esquelético transmite fuerza contráctil a los huesos. Los movimientos musculares pequeños pueden producir gran movimiento de los huesos. Muchos grupos de músculos ejercen acciones opuestas.



**Bíceps braquial**  
dobla el antebrazo  
en el codo

**Tríceps braquial**  
endereza el antebrazo

**Pectoral mayor**  
jala el brazo hacia  
delante y lo acerca  
al cuerpo

**Recto abdominal**  
comprime el abdomen,  
dobla la columna  
vertebral

**Sartorio**  
eleva y rota el muslo;  
flexiona la pierna en  
la rodilla; es el músculo  
más largo del cuerpo

**Cuadríceps**  
(conjunto de cuatro músculos)  
flexiona el muslo en la  
cadera, extiende la pierna  
en la rodilla

**Deltoides**  
eleva el brazo  
en el hombro

**Trapezio**  
eleva y rota la  
escápula  
(omóplato)

**Latísimo dorsal**  
jala el brazo hacia  
dentro, extiende  
el brazo detrás de  
la cabeza, rota el  
brazo en el hombro

**Glúteo máximo**  
(uno de los tres  
músculos del glúteo)  
se extiende  
lateralmente,  
rota el muslo en  
la cadera

**Bíceps femoral**  
(uno de los tres  
músculos del muslo)  
extiende la pierna  
hacia atrás;  
dobla la rodilla

**Gastrocnemio**  
dobla la pierna en  
la rodilla; gira el  
pie hacia abajo

**Tendón de Aquiles**  
une el gastrocnemio  
con el hueso  
calcáneo

**Figura 32.10 Animada** Músculos principales del sistema musculoesquelético humano. Estos músculos son bien conocidos por los fisiculturistas entusiastas. El cuerpo tiene muchos otros músculos que no se muestran.

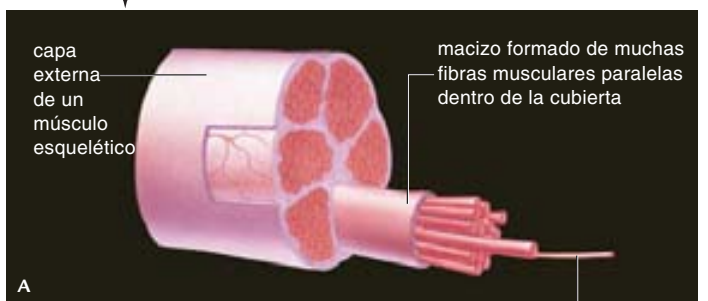
Los tendones se marcan de color azul claro. Por ejemplo, el tendón de Aquiles que es el más grande del cuerpo, une los músculos de la pantorrilla con el hueso del tobillo.

## 32.5 Cómo se contrae el músculo esquelético

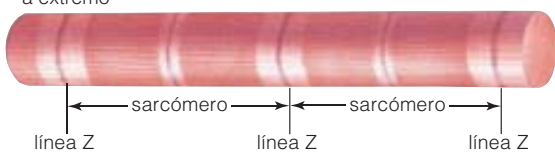
- Los huesos permiten que el cuerpo humano se mueva al acortarse el músculo esquelético unido a ellos. El músculo se acorta cuando las fibras musculares y las unidades contráctiles en su interior se acortan.
- Vínculo a Actina 4.10

### Estructura del músculo esquelético

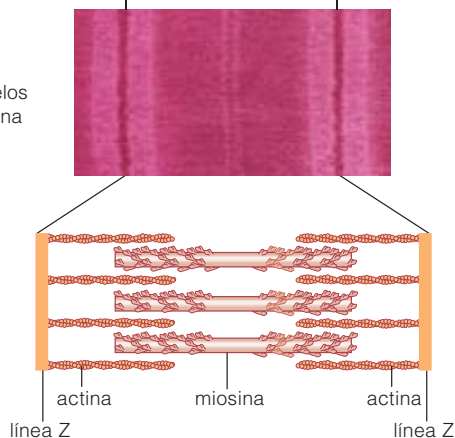
La función del músculo esquelético se deriva de su organización interna. Las **fibras del músculo esquelético** corren paralelas al



**B** miofibrilla constituida por sarcómeros ordenados de extremo a extremo



**C** sarcómero con filamentos paralelos de actina y miosina



**Figura 32.11 Animada** Acercamiento al músculo esquelético del bíceps para observar los filamentos de actina y miosina de una sola unidad contráctil.

eje largo del músculo (**figura 32.11A**). Las fibras multinucleadas se forman durante el desarrollo temprano cuando las células musculares embrionarias se fusionan. Muchas **miofibrillas** (macizos de filamentos de proteína) corren a lo largo de la fibra. Cada miofibrilla tiene bandas cruzadas de claras a oscuras que se observan cuando el músculo se tiñe para verlo al microscopio, además proporcionan a la fibra muscular su apariencia estriada y también definen las unidades de la contracción muscular o **sarcómeros** (**figura 32.11B**). Los extremos de un sarcómero están anclados con sus vecinos en una malla de elementos del citoesqueleto llamada línea Z.

El sarcómero tiene arreglos paralelos de filamentos gruesos y delgados (**figura 32.11C**). Los filamentos delgados unidos a las líneas Z se extienden hacia dentro, hacia el centro del sarcómero. Cada filamento delgado consta de dos cadenas de **actina**, una proteína globular. Los filamentos más gruesos se encuentran en el centro del sarcómero. Un filamento grueso consta de **miosina**, proteína que tiene una cabeza similar a un mazo. Cada cabeza de miosina está ubicada a pocos nanómetros de distancia de un filamento delgado.

Las fibras musculares, las miofibrillas, los filamentos delgados y los filamentos gruesos tienen todos la misma orientación; corren paralelos al eje largo del músculo. ¿Para qué función sirve esta orientación repetitiva? Para la fuerza de contracción; todos los sarcómeros de todas las fibras del músculo trabajan juntos jalando el hueso en la misma dirección.

### Modelo del filamento deslizante

El **modelo del filamento deslizante** explica de qué manera las interacciones entre filamentos gruesos y delgados producen la contracción muscular. Los filamentos de actina y miosina no cambian de longitud y los filamentos de miosina no cambian de posición. En vez de ello, las cabezas de miosina se unen con los filamentos de actina y los deslizan hacia el centro del sarcómero. A medida que los filamentos de actina son jalados hacia el interior, los extremos del sarcómero se acercan y el sarcómero se acorta.

La **figura 32.12** proporciona una descripción paso a paso de la contracción del sarcómero, iniciando con su posición en el músculo en reposo **1**. Parte de la cabeza de miosina puede enlazarse con ATP para descomponerlo en ADP y fosfato. Esta reacción prepara la miosina para la acción **2**. Por analogía, el enlace del ATP con una

**actina** Proteína que es el principal componente de los filamentos delgados de las fibras musculares.

**fibra de músculo esquelético** Célula multinucleada del músculo esquelético.

**miofibrillas** Componentes del músculo esquelético similares a hilos, bandas cruzadas que consisten en sarcómeros unidos de extremo a extremo.

**miosina** Proteína en los filamentos gruesos de las fibras musculares.

**modelo de filamento deslizante** Explicación de la manera en que las interacciones entre los filamentos de actina y miosina acortan el sarcómero y producen la contracción muscular.

**sarcómero** Unidad contráctil del músculo esquelético y cardíaco.

**Figura 32.12 Animada** Modelo del filamento deslizantes para la contracción del músculo esquelético.

- 1 Sarcómero de un músculo en reposo. Los filamentos de actina y miosina se encuentran uno junto a otro sin interactuar.
- 2 Las cabezas de miosina de los filamentos gruesos fueron activadas por la transferencia de un grupo fosfato del ATP. El ADP y el fosfato permanecen unidos en la miosina.
- 3 La liberación de calcio almacenado de forma intracelular permite que la miosina se enlace con la actina. Se forman puentes cruzados cuando las cabezas de miosina se enlazan con sitios que se encuentran sobre los filamentos de actina adyacentes.
- 4 La cabeza de miosina libera el ADP y el fosfato unidos a ella al inclinarse hacia el centro del sarcómero, deslizando junto con ella los filamentos de actina que están unidos a ella.
- 5 Las cabezas de miosina se enlazan con más ATP, lo que provoca que liberen las actinas unidas con ellas y regresen a su orientación original, listas para actuar de nuevo.
- 6 Muchas cabezas de miosina se enlazan de manera repetida con los filamentos de actina adyacentes y los jalan. Esta acción colectiva provoca que el sarcómero se acorte (se contraiga).

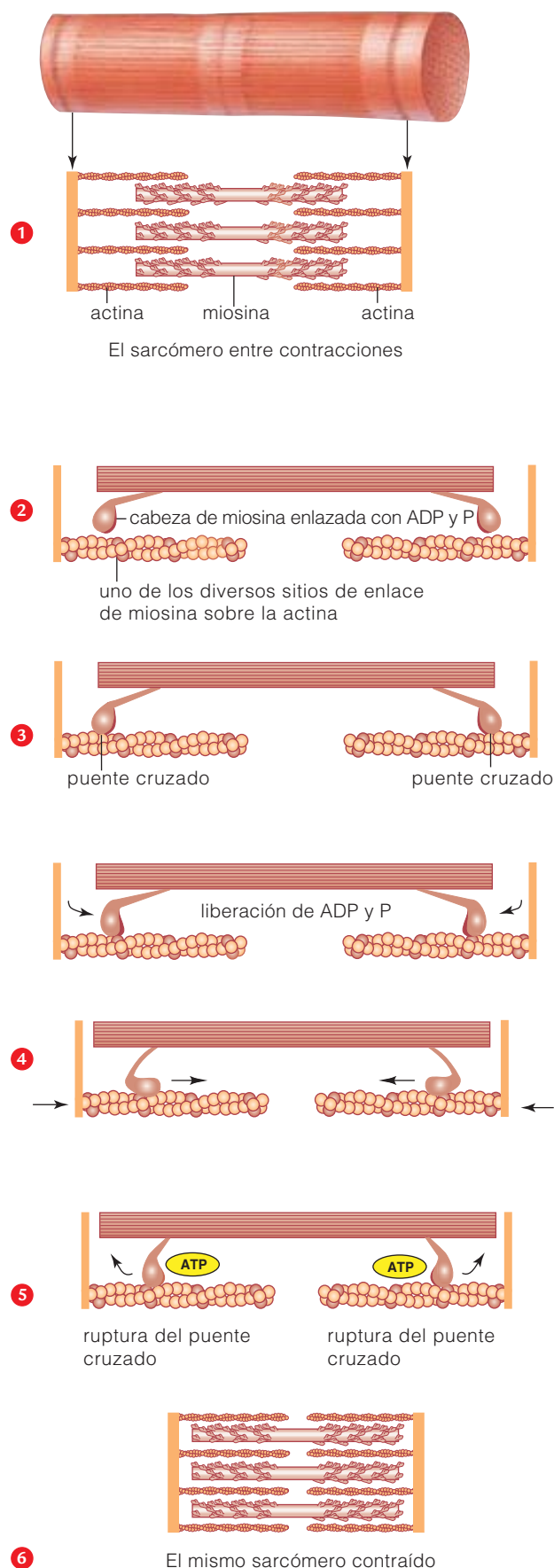
cabeza de miosina energiza la miosina, de manera similar a jalar la liga de una resortera para lanzar una piedra.

La contracción muscular ocurre cuando las señales nerviosas provocan un aumento del nivel de calcio, el cual permite que las cabezas de miosina formen puentes cruzados con los filamentos de actina **3**. El ADP y el fosfato unidos a la miosina con anterioridad, son liberados y cada cabeza de miosina se inclina como si fuera una resortera regresando de nuevo a su posición de reposo. A medida que la cabeza de miosina se inclina, jala el filamento de actina y la línea Z hacia el centro del sarcómero **4**.

El enlace de un nuevo ATP y su descomposición en ADP y fosfato, libera la cabeza de miosina de la actina y la cabeza regresa a su posición original **5**. Si aún hay calcio presente, la cabeza se une con otro sitio de enlace en la actina, se inclina en otro punto y repite el proceso. Las contracciones del sarcómero ocurren cuando cientos de cabezas de miosina realizan una serie de golpes repetidos a lo largo de los filamentos de actina **6**.

### Para repasar en casa ¿Cómo afecta la estructura del músculo sus funciones?

- › Los sarcómeros son las unidades básicas de la contracción en el músculo esquelético. Están ordenados extremo con extremo en miofibrillas, que corren paralelas a las fibras musculares. A su vez estas fibras corren paralelas en todo el músculo.
- › La orientación paralela de los componentes del músculo esquelético concentra la fuerza contráctil del músculo en cierta dirección.
- › Mediante interacciones entre filamentos de miosina y actina impulsadas por energía, los diversos sarcómeros de la célula muscular se acortan y producen la contracción del músculo.
- › Durante la contracción muscular, la longitud de los filamentos de actina y miosina no cambia y los filamentos de miosina no cambian de posición. Los sarcómeros se acortan porque los filamentos de miosina jalan los filamentos vecinos de actina hacia dentro, hacia el centro del sarcómero.





- › Una neurona motora envía una señal a un músculo para que se produzca la contracción muscular.
- › La contracción muscular requiere energía en forma de ATP.
- ◀ Vínculos a Transporte activo 5.7, Vías liberadoras de energía, capítulo 7, Unión neuromuscular 29.6

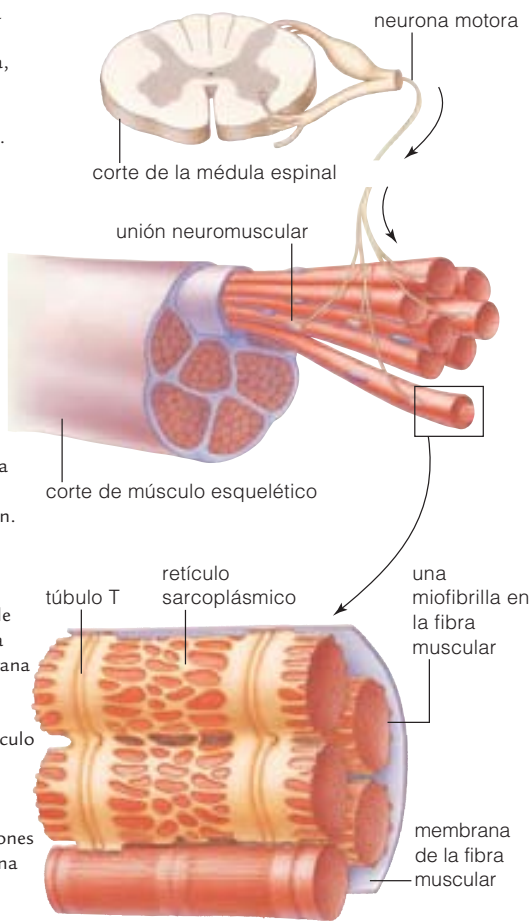
### Control nervioso de la contracción

Las neuronas motoras del cerebro y la médula espinal controlan la contracción del músculo esquelético (figura 32.13 1). El axón de una neurona motora hace sinapsis con un músculo en la unión neuromuscular 2. Cuando un potencial de acción llega a las terminales del axón en la unión neuromuscular, induce la liberación del neurotransmisor acetilcolina (ACh). Igual que las neuronas, las fibras musculares son excitables. Cuando la ACh se enlaza con receptores en la membrana de la fibra muscular, viajan potenciales de acción a lo largo de la membrana, descendiendo por las extensiones de la membrana llamadas túbulos T 3.

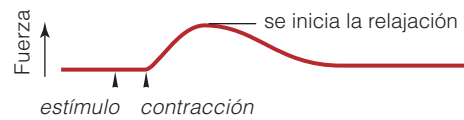
1 Una señal viaja a lo largo del axón de una neurona motora, desde la médula espinal hasta el músculo esquelético.

2 La señal es transferida de la neurona motora al músculo en las uniones neuromusculares. En este sitio, el ACh liberado por las terminales del axón de la neurona se difunde hacia la fibra muscular y provoca potenciales de acción.

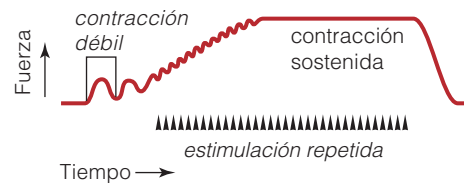
3 Los potenciales de acción se propagan a lo largo de la membrana de la fibra muscular hasta los túbulos T y después pasan el retículo sarcoplásmico, que libera iones calcio, los cuales a su vez promueven interacciones con la miosina y actina que dan lugar a la contracción.



**Figura 32.13 Animada** Ruta por la cual el sistema nervioso controla la contracción del músculo esquelético. La membrana de la fibra muscular encierra muchas miofibrillas individuales. Extensiones tubulares de la membrana se conectan con el retículo sarcoplásmico que recubre las miofibrillas.



A La estimulación previa provoca una contracción leve.



B La estimulación repetida con un intervalo breve provoca una contracción sostenida de mayor fuerza.

**Figura 32.14 Animada** Registro de fuerza (tensión muscular) generada en respuesta a la estimulación de una unidad motora.

Los túbulos T suministran potenciales de acción al **retículo sarcoplásmico**, que es un retículo endoplásmico especializado que recubre las miofibrillas, almacenando y liberando iones calcio.

La llegada del potencial de acción provoca que el retículo sarcoplásmico libere iones calcio. Los sitios en la actina donde las cabezas de miosina pueden enlazarse quedan bloqueados en el músculo en reposo, pero el influjo de iones calcio los libera. El aumento de la concentración de calcio permite que la actina interactúe con la miosina y se inicie la contracción muscular. Al terminar la contracción, las bombas de calcio transportan de forma activa los iones calcio de regreso al retículo sarcoplásmico, preparando el músculo para responder a la siguiente señal.

### Unidades motoras y tensión muscular

Una neurona motora tiene muchas terminales de axón que hacen sinapsis sobre diferentes fibras en un músculo. Una neurona motora y todas las fibras musculares con que hace sinapsis constituyen una **unidad motora**. Al estimular una neurona motora, todas las fibras musculares con las cuales hace sinapsis se contraen. El sistema nervioso no puede hacer que sólo algunas fibras de la unidad motora se contraigan.

La fuerza mecánica generada por un músculo al contraerse (la **tensión muscular**) depende del número de fibras musculares que se contraen. Algunas tareas requieren más tensión muscular que otras, de modo que el número de fibras musculares controladas por una sola neurona motora es variable. En unidades motoras que producen movimientos finos y pequeños, como los que controlan los músculos oculares, una neurona motora hace sinapsis con cinco o menos fibras musculares. En contraste, el bíceps del brazo tiene alrededor de 700 fibras musculares por unidad motora. Cuando tal cantidad de fibra se contrae a la vez, aumenta la fuerza que puede generar la unidad motora.

Para cualquier unidad motora dada, la fuerza de contracción varía con el tipo de estímulo. Un estímulo breve de tipo único provoca una contracción corta, un **temblor muscular (o contracción débil)** (figura 32.14A). Estimular de manera repetida la unidad

motora durante un intervalo breve provoca una contracción sostenida que genera tensión muscular tres o cuatro veces mayor que la de una contracción leve (figura 32.14B).

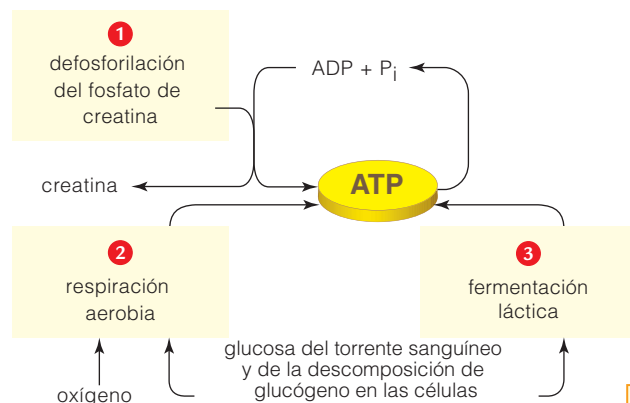
## Energía para la contracción

La disponibilidad del ATP afecta si un músculo se contrae y por cuánto tiempo. El ATP es la primera fuente de energía que usa el músculo, pero éste cuenta con una cantidad limitada del mismo. Tiene mayor cantidad almacenada de fosfato de creatina, el cual puede transferir un grupo fosfato al ADP para formar ATP (figura 32.15 1). Este tipo de transferencias de fosfato permite la contracción muscular hasta que otras vías aumentan la producción de ATP.

Algunos atletas toman suplementos de creatina para aumentar la cantidad de fosfato de creatina disponible para el músculo. Las investigaciones sugieren que los suplementos de creatina pueden mejorar el desempeño en tareas que requieren un estallido rápido de energía. Sin embargo, no producen efecto sobre la resistencia, y aún se desconocen en su totalidad los efectos secundarios del uso de este tipo de suplementos.

La respiración aerobia produce la mayor parte del ATP que el músculo emplea durante la actividad moderada prolongada 2. La glucosa derivada del glucógeno almacenado sirve de combustible para una actividad de 5 a 10 minutos, después de eso la glucosa y los ácidos grasos que la sangre lleva a las fibras musculares se consumen. Los ácidos grasos son el principal combustible para actividades que duran más de media hora.

La fermentación de lactato es la tercera fuente de energía 3. Algo de piruvato se transforma en lactato por la ruta metabólica de fermentación aun en el músculo en reposo, pero la fermentación de lactato se acelera durante el ejercicio. Esta vía produce menos ATP que la respiración aerobia, pero a diferencia de ésta, opera aun cuando el nivel de oxígeno en el músculo es bajo.



**Figura 32.15 Animada** Tres rutas metabólicas que los músculos emplean para obtener ATP necesario para su contracción.

**contracción muscular débil** Contracción muscular breve.  
**retículo sarcoplásmico** Retículo endoplásmico especializado en las células musculares; almacena y libera iones calcio.  
**tensión muscular** Fuerza ejercida por un músculo al contraerse.  
**unidad motora** Neurona motora y las fibras musculares que controla.

Durante el ejercicio vigoroso, la acumulación de lactato aumenta la acidez en el músculo, excitando los receptores de dolor adyacentes y provocando una sensación quemante e incómoda. Cuando el ejercicio finaliza, el lactato acumulado entra a la mitocondria, donde se transforma con rapidez en piruvato y se emplea para la respiración aerobia. Por lo tanto, la acumulación de lactato no ocasiona la fatiga muscular ni el dolor que persiste uno o dos días tras realizar ejercicio vigoroso. Los investigadores continúan estudiando las causas de este efecto después de hacer ejercicio.

## Tipos de fibras musculares

Como vimos en la sección 7.6, las fibras musculares se dividen en dos tipos basándose en la manera en que producen ATP. Las fibras rojas tienen abundantes mitocondrias y producen ATP principalmente por respiración aerobia. Son de color rojo brillante debido a la mioglobina, proteína que, igual que la hemoglobina, se enlaza de manera reversible con el oxígeno. Durante los periodos de actividad muscular, la mioglobina libera el oxígeno almacenado, permitiendo que ocurra la respiración aerobia aunque haya bajos niveles de oxígeno. En contraste, las fibras blancas carecen de mioglobina, tienen pocas mitocondrias y producen ATP sobre todo por fermentación láctica. Las fibras rojas se fatigan con menos facilidad que las blancas, de modo que tienden a predominar en músculos que efectúan actividad sostenida.

Las fibras musculares también se subdividen en fibras rápidas o lentas, tomando en cuenta la actividad de ATPasa de su miosina. La miosina de las fibras rápidas divide el ATP con más eficacia que en las fibras lentas. De este modo, las fibras rápidas se contraen más rápido cuando son estimuladas.

Todas las fibras blancas son fibras rápidas; reaccionan con rapidez y se fatigan con facilidad. Los músculos que mueven el ojo son en especial fibras blancas. Las fibras rojas pueden ser rápidas o lentas. Las fibras rojas rápidas predominan en el músculo del tríceps, que a menudo debe reaccionar con rapidez. Los músculos que desempeñan un papel para mantener la postura, como algunos músculos de la espalda, tienen muchas fibras rojas lentas.

La mezcla de tipos de fibra en cada músculo varía entre individuos y tiene base genética. Los corredores rápidos exitosos tienen un porcentaje más alto del promedio de fibras blancas rápidas en los músculos de las piernas. Los maratonistas tienden a presentar más fibras rojas lentas que una persona promedio.

### Para repasar en casa ¿Qué factores se requieren para que ocurra la contracción muscular?

- › En las fibras musculares, las señales de neuronas motoras inician potenciales de acción que provocan la liberación de iones calcio almacenados. Las contracciones no pueden realizarse sin liberación de este calcio.
- › La respuesta de un músculo ante un estímulo varía con la velocidad, fuerza y duración del mismo. La estimulación repetida y el tipo de fibra muscular afectan la respuesta muscular.

## 32.7 Músculos y salud

- › El funcionamiento de los músculos mejora por el ejercicio y es alterado por trastornos genéticos, enfermedades infecciosas y algunas toxinas.
- ◀ Vínculos a Herencia ligada al sexo 14.4, Endosporas bacterianas 19.7

### Efectos del ejercicio

En los humanos, todas las fibras musculares se forman antes del nacimiento. El ejercicio no puede estimular la formación de nuevas fibras. Sin embargo, a menudo produce otros beneficios. El ejercicio aerobio, que es de baja intensidad y larga duración, hace a los músculos más resistentes a la fatiga (figura 32.16). Aumenta su aporte sanguíneo y el número de mitocondrias. El ejercicio de impacto, como correr o caminar, también promueve huesos saludables alentando la formación de hueso.

El entrenamiento de fuerza (ejercicio intenso, de corta duración como levantamiento de pesas) estimula la formación de más actina y miosina, y también de más enzimas de la glucólisis. Se desarrollan músculos fuertes y abultados, pero estos músculos no tienen mucha resistencia y se fatigan con rapidez. El entrenamiento de fuerza incluye dos tipos de contracciones musculares. Los músculos que se contraen de forma isotónica se acortan y mueven algo de carga, por ejemplo, cuando uno levanta un objeto (figura 32.17A). Los músculos que se contraen en forma isométrica se tensan pero no se acortan, por ejemplo, cuando uno intenta levantar un objeto pero no logra hacerlo porque su peso excede la capacidad del músculo (figura 32.17B).

A medida que las personas envejecen, sus músculos en general comienzan a encogerse. El número de fibras musculares declina y las fibras restantes aumentan de diámetro más lento como respuesta al ejercicio. Las lesiones musculares tardan más en sanar. No obstante, el ejercicio es útil a cualquier edad. El entrenamiento de fuerza hace más lenta la pérdida de tejido muscular. El ejercicio aerobio mejora la circulación. Además, en personas de edad inter-



Figura 32.17 Dos tipos de contracción muscular.



Figura 32.16 El ejercicio aerobio aumenta el número de mitocondrias en los músculos, incrementando la resistencia.

media o avanzada ayuda a evitar la depresión. El ejercicio aerobio ayuda a mejorar la memoria y la capacidad de planeación y organización de tareas complejas. Sin importar la edad, el ejercicio es bueno para el cerebro.

### Distrofia muscular

La distrofia muscular es un tipo de trastorno genético en el cual el músculo esquelético se debilita de manera progresiva. Una mutación de un gen en el cromosoma X provoca la distrofia muscular de Duchenne. El gen afectado codifica la distrofina, proteína que se encuentra en la membrana de las fibras musculares. La distrofina mutada permite que material extraño entre a la fibra muscular provocando que la fibra se rompa (figura 32.18). La distrofia muscular se presenta en aproximadamente 1 de cada 3500 varones. Como otras afecciones ligadas al sexo, casi nunca provocan síntomas en mujeres quienes presentan una versión normal del gen en su otro cromosoma X. Las personas afectadas por distrofia muscular de Duchenne suelen comenzar a presentar signos de debilidad cuando cumplen tres años y requieren silla de ruedas en la adolescencia. La mayoría de ellas muere alrededor de los 20 años de edad por insuficiencia respiratoria, cuando el músculo esquelético que participa en la respiración deja de funcionar.

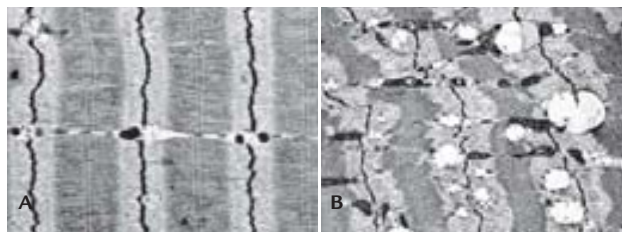


Figura 32.18 Microfotografías electrónicas de **A** músculo esquelético normal y **B** músculo de persona afectada por distrofia muscular.



## Trastornos de las neuronas motoras

El daño a las neuronas motoras en ocasiones afecta su capacidad para enviar señales a los músculos para que se contraigan. Por ejemplo, la poliomielitis es una enfermedad viral que altera el funcionamiento de las neuronas motoras. Con mayor frecuencia afecta a los niños y puede ser mortal. Las personas que sobreviven a la infección por virus de polio pueden quedar paralizadas o desarrollar una respuesta muscular voluntaria débil. Las vacunas antipoliomielíticas han estado disponibles desde la década de 1950, y no han surgido nuevos casos en Estados Unidos desde 1979. Sin embargo, aún continúan produciéndose brotes esporádicos en los países en desarrollo. Además, quienes sobreviven a la polio corren el riesgo de presentar síndrome pospolio, un trastorno que se caracteriza por fatiga muscular y debilidad muscular progresiva.

La esclerosis lateral amiotrófica (ELA) también afecta las neuronas motoras. En ocasiones se llama enfermedad de Lou Gehrig, en honor a un famoso jugador de béisbol cuya carrera se vio cortada por esta enfermedad a finales de la década de 1930. La ELA suele provocar la muerte por insuficiencia respiratoria de tres a cinco años después del diagnóstico, aunque algunas personas sobreviven periodos mayores. Por ejemplo, al astrofísico Stephen Hawking se le diagnosticó ELA en 1963. Aunque en la actualidad está confinado a silla de ruedas y no puede hablar, continúa escribiendo y dando conferencias con ayuda de un sintetizador de voz. Las causas de la esclerosis lateral amiotrófica aún no se comprenden a la perfección; tiene un componente genético, pero la mayoría de los casos surge en familias no afectadas con anterioridad.

## Botulismo y tétanos

Algunas bacterias producen toxinas que alteran el flujo de señales de los nervios a los músculos. Las esporas latentes (endosporas) de *Clostridium botulinum* en ocasiones sobreviven en alimentos mal enlatados. Cuando las esporas germinan, las bacterias crecen y producen una toxina inodora llamada botulina. Cuando la persona la consume, afecta sus neuronas motoras impidiendo la liberación de acetilcolina (ACh). Los músculos no pueden contraerse sin este neurotransmisor, de modo que el resultado es una parálisis temporal. La intoxicación por botulismo puede ser mortal si paraliza los músculos que participan en la respiración.

Las esporas de la bacteria relacionada *Clostridium tetani* perdura varios años en el suelo. Si las esporas penetran en una herida y germinan, las bacterias que crecen producen una toxina que afecta el sistema nervioso central. En la médula espinal, la toxina bloquea la liberación de neurotransmisores que inhiben las neuronas motoras. Como resultado, no hay ninguna amortiguación de las señales para la contracción y aparecen los síntomas de la enfermedad llamada tétanos. Los músculos quedan rígidos y no pueden liberarse de la contracción. Los puños y la mandíbula se traban, de ahí el nombre común de la enfermedad, trismo. La columna vertebral puede quedar arqueada en una curva anormal (figura 32.19). La muerte ocurre cuando los músculos respiratorios y cardíacos quedan contraídos. Las vacunas han erradicado el tétanos en Estados Unidos, pero a nivel mundial mueren por esta causa alrededor de 200 000 personas. La mayoría son neonatos infectados durante un parto en condiciones insalubres.

## Músculos y miostatina (una vez más)



Los investigadores han buscado desde hace tiempo maneras de hacer más lenta la pérdida muscular que se debe a la distrofia muscular, ELA, e incluso al envejecimiento normal. Los fármacos que inhiben la producción de miostatina o evitan su actividad, quizá sean de ayuda para este fin. Una manera de aprender el tipo de efectos de estos fármacos es estudiar los ratones que carecen del gen de miostatina (ratones nocaout). Por ejemplo, el ratón de gran tamaño de la foto de la izquierda es un

mutante nocaout. Su gen de miostatina fue deshabilitado por ingeniería genética, de modo que es de mayor tamaño y más musculoso que el ratón no modificado que se encuentra junto a él. La mala noticia es que este tipo de ratones suele tener tendones inusualmente pequeños, rígidos y que se desgarran con facilidad. Por lo tanto, es probable que el aumento de lesiones terminales constituya un efecto secundario de los fármacos inhibidores de miostatina.

**¿Cómo votarías?** Ya se encuentran a la venta en el mercado suplementos dietéticos que dicen bloquear la miostatina. ¿Crees que sea conveniente que la ley los obligue a demostrar su eficacia y seguridad? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage-now.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 32.19** Pintura de 1809 que muestra a un soldado herido en la guerra, quien presenta contracciones tetánicas en un hospital militar. Una toxina bacteriana hizo que sus músculos quedaran contraídos de manera permanente.

### Para repasar en casa ¿Qué efectos tiene el ejercicio, las enfermedades y diversos trastornos sobre los músculos?

- ▶ El ejercicio no puede formar nuevas fibras musculares, pero sí aumenta el número de filamentos de proteína y mitocondrias en las ya existentes.
- ▶ El funcionamiento muscular puede ser afectado de manera adversa por trastornos genéticos, trastornos de las neuronas motoras, enfermedades infecciosas y ciertas toxinas que interfieren con el flujo de señales al músculo.

## Resumen



**Sección 32.1** El cuerpo es como una máquina y se hace más fuerte con el uso. El ejercicio favorece que las fibras musculares aumenten de tamaño al crear más proteínas. Los andrógenos como la testosterona también alientan la síntesis de proteínas musculares. La miostatina, una proteína reguladora, hace más lenta la síntesis proteica en el músculo. Los individuos con una mutación en el gen de miostatina suelen ser inusualmente musculares y fuertes.



**Sección 32.2** Los animales se mueven cuando sus músculos aplican fuerza a los elementos de su esqueleto. Los invertebrados de cuerpo blando tienen un **esqueleto hidrostático**, el cual contiene un

líquido confinado que es redistribuido por las contracciones musculares. Los artrópodos tienen un **exoesqueleto** que consta de partes duras no celulares en la superficie del cuerpo. El **endoesqueleto** consta de partes endurecidas en el interior del organismo. Los equinodermos y vertebrados tienen endoesqueleto.

El cráneo, la columna vertebral y las costillas de los vertebrados constituyen el **esqueleto axial**. La **columna vertebral** consta de **vértebras** con **discos intervertebrales** entre ellas. Las aletas o miembros con hueso y los huesos que los unen a la columna vertebral constituyen el **esqueleto apendicular**. La evolución de la postura erecta en los ancestros humanos produjo modificaciones del esqueleto, como la curva de la columna vertebral en forma de S para mantener la cabeza alineada sobre los pies.



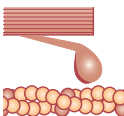
**Sección 32.3** Los huesos están formados por células vivas en una matriz de secreciones ricas en colágeno, calcio y fósforo. Además de desempeñar un papel en el movimiento, los huesos almacenan minerales

y protegen los órganos. El eje de un hueso largo como el fémur está formado por **hueso compacto** que contiene **médula ósea amarilla**. El **hueso esponjoso**, que es más ligero, contiene **médula ósea roja**, que genera células sanguíneas. En el embrión humano, los huesos se desarrollan a partir de un modelo de cartílago. Aun en los adultos, los huesos sufren remodelación continua. Una **articulación** es un área de contacto cercano entre los huesos. En la mayoría de las articulaciones, uno o más **ligamentos** de tejido conectivo denso mantienen los huesos en su sitio.



**Sección 32.4** Los huesos se mueven cuando los músculos esqueléticos los jalan. El músculo esquelético está rodeado por una cubierta de tejido conectivo que se extiende más allá del músculo formando un

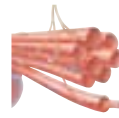
**tendón**. Los tendones unen el músculo a un hueso o en ocasiones, a la piel. El músculo sólo puede ejercer fuerza en una dirección; puede jalar pero no empujar. Así, algunos músculos esqueléticos trabajan en pares con acción opuesta. El bíceps y el tríceps del brazo son un ejemplo.



**Sección 32.5** La organización interna del músculo esquelético promueve una contracción direccional fuerte. Una **fibra de músculo esquelético** contiene muchas **miofibrillas**. Cada una de ellas consiste en

**sarcómeros**, unidades básicas en la contracción muscular, alineadas extremo con extremo. Un sarcómero presenta arreglos paralelos de filamentos de **actina** y **miosina**. El **modelo del filamento deslizante** describe cómo el deslizamiento de filamentos de actina, más allá de los

filamentos de miosina, impulsado por el ATP acorta al sarcómero. El acortamiento de todos los sarcómeros en todas las miofibrillas de todas las fibras musculares produce la contracción muscular.



**Sección 32.6** Las neuronas motoras controlan el músculo esquelético. Cada neurona motora y las fibras musculares con las cuales realiza sinapsis, constituyen una **unidad motora**. La liberación de ACh en la unión neuromuscular

provoca potenciales de acción en las fibras musculares. El potencial de acción se propaga en toda la membrana de la célula muscular a lo largo de los túbulos T hasta llegar al **retículo sarcoplásmico**. Los iones calcio liberados por este organelo permiten que las cabezas de actina y miosina interactúen para que ocurra la contracción muscular.

La estimulación breve de una unidad motora provoca una **contracción muscular débil**, mientras que la estimulación repetida provoca una contracción sostenida que genera más fuerza o **tensión muscular**.

Las fibras musculares producen el ATP necesario para la contracción por tres rutas: defosforilación de fosfato de creatina, respiración aerobia y fermentación láctica. Las fibras rojas tienen muchas mitocondrias y mioglobina que almacena oxígeno. Producen ATP principalmente por respiración aerobia. Las fibras blancas carecen de mioglobina y producen ATP sobre todo por fermentación. Los músculos tienen una mezcla de fibras rojas y blancas.



**Sección 32.7** El ejercicio aumenta la fuerza y resistencia muscular. La distrofia muscular es un trastorno genético que provoca que los músculos se desintegren. El funcionamiento muscular también puede alterarse por el funcionamiento erróneo de las neuronas motoras o por toxinas que alteran el control nervioso del músculo.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un esqueleto hidrostático consiste en \_\_\_\_\_.
  - un líquido dentro de un espacio cerrado
  - placas endurecidas en la superficie del cuerpo
  - partes duras internas
  - ninguna de las anteriores
- Los huesos son \_\_\_\_\_.
  - reservorios de minerales
  - compañeros del músculo esquelético
  - sitios donde se forman células sanguíneas (sólo en algunos tipos de hueso)
  - todas las anteriores
- Los huesos se mueven cuando los músculos \_\_\_\_\_ se contraen.
  - cardíacos
  - esqueléticos
  - lisos
  - todas las anteriores
- Un ligamento conecta \_\_\_\_\_.
  - huesos con una articulación
  - un músculo con un hueso
  - un músculo con un tendón
  - un tendón con un hueso
- La descomposición de hueso es estimulada por \_\_\_\_\_.
  - la hormona paratiroidea
  - el estrógeno
  - la vitamina D
  - el cortisol
- La acción del músculo \_\_\_\_\_ se opone a la acción del músculo tríceps.

## Actividades de análisis de datos

### Para formar huesos fuertes Tiffany (foto de la derecha)

nació con fracturas múltiples en los miembros. A los seis años, se había sometido a intervención quirúrgica para corregir más de 200 fracturas óseas. Sus huesos frágiles son síntomas de la osteogénesis imperfecta (OI), un trastorno genético provocado por una mutación en un gen para el colágeno. Cuando los huesos se desarrollan, el colágeno forma un almacén para el depósito de tejido óseo mineralizado. Este almacén se forma de manera incorrecta en niños con osteogénesis imperfecta. En la **figura 32.20** se muestran los resultados de una prueba experimental con un nuevo fármaco para tratar esta enfermedad. Los huesos de los niños tratados, todos ellos de edad inferior a dos años, se compararon contra los huesos de un grupo de control de niños de la misma edad afectados de forma similar y que no recibieron el fármaco.



Niño tratado	Área vertebral en cm <sup>2</sup>		Fracturas por año	Niño de control	Área vertebral en cm <sup>2</sup>		Fracturas por año
	(Inicial)	(Final)			(Inicial)	(Final)	
1	14.7	16.7	1	1	18.2	13.7	4
2	15.5	16.9	1	2	16.5	12.9	7
3	6.7	16.5	6	3	16.4	11.3	8
4	7.3	11.8	0	4	13.5	7.7	5
5	13.6	14.6	6	5	16.2	16.1	8
6	9.3	15.6	1	6	18.9	17.0	6
7	15.3	15.9	0	Media	16.6	13.1	6.3
8	9.9	13.0	4				
9	10.5	13.4	4				
Media	11.4	14.9	2.6				

**Figura 32.20** Resultados de un estudio clínico de un tratamiento con un fármaco para la osteogénesis imperfecta (OI), conocida también como enfermedad de huesos frágiles. Nueve niños con osteogénesis imperfecta recibieron el fármaco. Otros seis fueron controles sin tratamiento. El área superficial de vértebras específicas se midió antes y después del tratamiento. El aumento del área vertebral durante el periodo de 12 meses del estudio indica crecimiento óseo. Los investigadores también registraron el número de fracturas ocurridas durante ese estudio con duración de 12 meses.

- ¿Cuántos de los niños tratados tuvieron crecimiento óseo (aumento del área vertebral)? ¿Cuántos de los niños no tratados?
- ¿Cómo se compara la tasa de fracturas en estos dos grupos?
- ¿Apoyan estos resultados la hipótesis de que este fármaco aumenta el crecimiento óseo y reduce las fracturas en niños con osteogénesis imperfecta?

7. El músculo esquelético sólo puede \_\_\_\_\_ el hueso.  
a. jalar                      b. empujar                      c. ejercer fuerza sobre

8. En los sarcómeros, la transferencia de un grupo fosfato del ATP activa \_\_\_\_\_.

- a. la actina                      c. ambas  
b. la miosina                      d. ninguna de ellas

9. Un sarcómero se acorta cuando \_\_\_\_\_.

- a. los filamentos gruesos se acortan  
b. los filamentos delgados se acortan  
c. tanto los filamentos gruesos como delgados se acorta  
d. ninguna de las anteriores

10. El ATP para la contracción muscular se forma por \_\_\_\_\_.

- a. la respiración aerobia  
b. la fermentación láctica  
c. la descomposición del fosfato de creatina  
d. todas las anteriores

11. Las fibras musculares rojas derivan su color de \_\_\_\_\_.

- a. el ATP    b. la miosina    c. la mioglobina    d. el colágeno

12. Una unidad motora es \_\_\_\_\_.

- a. un músculo y el hueso que mueve  
b. dos músculos que trabajan en sentido opuesto  
c. la cantidad que un músculo se acorta durante una contracción  
d. una neurona motora y las fibras musculares que controla

13. Indica si la siguiente afirmación es cierta o falsa: el ejercicio aerobio aumenta el número de fibras musculares en un músculo.

14. La distrofia muscular \_\_\_\_\_.

- a. es un trastorno genético  
b. es un tipo de intoxicación alimenticia  
c. puede ser evitada por una vacuna  
d. es provocada por un virus  
e. tanto c como d

15. Relaciona los términos de la columna de la izquierda con su definición correcta.

- |                                |  |
|--------------------------------|--|
| ___ tendón                     | a. almacena y libera calcio                              |
| ___ contracción muscular débil | b. todos están en las manos                              |
| ___ mioglobina                 | c. producción de células sanguíneas                      |
| ___ articulación               | d. mantiene los huesos en su sitio en una articulación   |
| ___ miosina                    | e. área de contacto entre huesos                         |
| ___ médula ósea roja           | f. respuesta de la unidad motora                         |
| ___ metacarpos                 | g. se enlaza de manera reversible con el oxígeno         |
| ___ ligamento                  | h. conecta el músculo con el hueso                       |
| ___ retículo sarcoplásmico     | i. se enlaza con el ATP y lo transforma en ADP y fosfato |

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

### Pensamiento crítico

- Un amigo está entrenándose para un maratón. Como sabe que estudias biología, te pregunta si los suplementos de creatina le permitirán mejorar su desempeño. ¿Qué podrías responderle?
- El hermano mayor de Zachary tuvo distrofia muscular de Duchenne y murió a los 16 años. Zachary tiene 26 años de edad, está saludable y planea iniciar una familia, pero le preocupa que sus hijos corran el riesgo de sufrir distrofia muscular. La familia de su esposa no tiene antecedentes de este trastorno. Repasa la sección 14.4 y decide si la preocupación de Zachary tiene fundamento.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Esqueleto de anémona de mar; Vuelo de una mosca; Esqueleto humano; Tejido óseo; Músculos humanos; Estructura y contracción muscular; Control nervioso de la contracción; Energía para la contracción.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

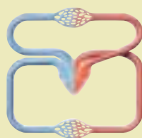




◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo conocerás más acerca de los sistemas circulatorios (secciones 23.7, 23.8, 24.3, 24.4, 24.7), el músculo cardíaco (28.5) y la contracción muscular (32.5). Repasarás la hemoglobina (3.5), la difusión y la ósmosis (5.6), la endocitosis (5.8), los nervios autónomos (29.8) y las uniones celulares (4.11). También sabrás más sobre los efectos de la anemia de células falciformes (9.6, 17.7), el paludismo o la malaria, y un nivel alto de colesterol en la sangre (3.5).



### Sistemas de transporte en animales

La mayoría de los animales tiene un sistema circulatorio que transporta materiales a través de sus cuerpos. En un sistema abierto, la sangre abandona los vasos y se mezcla con los fluidos intersticiales. En un sistema cerrado, la sangre permanece en los vasos e intercambia sustancias con las células por difusión a través de las paredes de los vasos.



### Corazón

El corazón humano es una bomba muscular que tiene cuatro cámaras (dos aurículas y dos ventrículos) y bombea la sangre a través de dos circuitos separados: uno va hacia los pulmones de ida y vuelta, mientras que el otro se extiende a través del cuerpo. El marcapasos cardíaco estimula al músculo cardíaco para que se contraiga.

# 33 Circulación

## 33.1 Y entonces mi corazón se detuvo

El corazón es el músculo más duradero del cuerpo. Empieza a latir durante el primer mes de desarrollo humano y se mantiene en marcha para toda la vida. Una señal eléctrica generada por un marcapasos natural en la pared del corazón ocasiona cada latido del corazón y lo pone en movimiento. En el paro cardíaco repentino, este marcapasos funciona mal, la señalización eléctrica se interrumpe, el corazón deja de latir y se detiene el flujo sanguíneo. En Estados Unidos, el paro cardíaco repentino afecta a más de 300 000 personas cada año. Un defecto cardíaco congénito provoca la mayoría de los paros cardíacos en las personas menores de 35 años. En las personas mayores, las enfermedades cardíacas suelen ser la principal causa de que el corazón deje de funcionar.

La probabilidad de sobrevivir a un paro cardíaco repentino aumenta 50 por ciento cuando se inicia la reanimación cardiopulmonar (RCP) en un plazo de cuatro a seis minutos a partir del paro. Con esta técnica, una persona alterna respiración de boca a boca con compresiones torácicas que mantienen en movimiento la sangre de la víctima.

La RCP no puede hacer que vuelva a funcionar el corazón. Para ello se requiere un desfibrilador, un dispositivo con un par de almohadillas que dan una descarga eléctrica en el pecho y restablecen el marcapasos natural. Tal vez hayas visto este procedimiento en las series de televisión acerca de las salas de emergencia.

Matt Nader (figura 33.1) debe su vida a la RCP y a la desfibrilación. Sufrió un paro cardíaco repentino mientras participaba en un juego de fútbol colegial. Los padres de Nader, que estaban viendo el partido, salieron corriendo de sus asientos y comenzaron a aplicar la RCP a su hijo. Al mismo tiempo, alguien corrió a buscar un desfibrilador automático externo (DAE) de la escuela. Este dispositivo, del tamaño de una computadora portátil, tiene comandos de voz que dirigen al usuario para conectar las almohadillas a una persona en riesgo. El DAE busca a continuación un latido del corazón y si es necesario, emite una descarga al corazón.

El DAE restableció el corazón de Nader, quien tiempo después relató su experiencia ante los legisladores de Texas. Gracias en parte a sus esfuerzos, Texas aprobó una ley que exige que todas las escuelas de educación media tengan preparado un DAE tanto en los eventos como en las prácticas deportivas.

La mayoría de los paros cardíacos se producen lejos de un hospital, por lo que la presencia de un buen ciudadano dispuesto a llevar a cabo la RCP y utilizar un DAE suele ser la diferencia entre la vida y la muerte. Sin embargo, los estudios muestran que sólo 15 por ciento de las víctimas de paro cardíaco reciben RCP antes de que llegue el personal médico profesional. El problema es que la mayoría de la gente no sabe cómo aplicar reanimación cardiopulmonar o cómo hacer uso de un DAE. Un curso de algunas horas ofrecido por la Cruz Roja u otra organización de la comunidad médica puede enseñarte ambas habilidades. Tomarnos el tiempo para aprender estas habilidades es algo que todos podemos hacer unos por otros.



**Figura 33.1** Sobreviviendo a un paro cardíaco repentino. *Página opuesta*, la RCP mantiene la sangre oxigenada y en movimiento cuando el corazón tiene un mal funcionamiento. *Arriba*, Matt Nader supo que tenía un defecto cardíaco cuando su corazón dejó de latir durante un partido de fútbol colegial. La RCP y el uso de un desfibrilador le salvaron la vida. Ahora Nader tiene un desfibrilador implantado en su pecho para reiniciar su corazón cuando se detenga.



### Sangre y vasos sanguíneos

La sangre de los vertebrados es un tejido conectivo fluido con glóbulos rojos, glóbulos blancos y plaquetas suspendidas en el plasma. La sangre fluye a través de vasos que varían en estructura y función. Los intercambios entre la sangre y el fluido intersticial se llevan a cabo a través de las paredes de los vasos más pequeños.



### Trastornos cardiovasculares

La función circulatoria disminuye cuando el ritmo del corazón se altera o los vasos sanguíneos se obstruyen por la aterosclerosis. Las enfermedades del corazón se producen cuando los vasos que suministran sangre al músculo cardíaco se estrechan. Un estilo de vida saludable puede reducir el riesgo de trastornos cardiovasculares.



### Vínculos con el sistema linfático

El líquido que se difunde hacia fuera de los capilares entra en el sistema vascular linfático, que lo devuelve a la sangre. A medida que el líquido fluye a través de los vasos linfáticos, los órganos linfoides vigilan a los agentes infecciosos y otras amenazas contra la salud.



- › La mayoría de los invertebrados y todos los vertebrados tienen un sistema circulatorio que acelera la distribución de materiales a través del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Difusión 5.6, Convergencia morfológica 16.8

Todos los animales deben mantener sus células abastecidas de nutrientes y oxígeno, y todos deben deshacerse de los desechos celulares. Algunos invertebrados, como los cnidarios y los plátelmintos, sólo cuentan con la difusión para llevar a cabo estas tareas. En estos animales, los nutrientes y los gases llegan a las células por difusión a través de una superficie del cuerpo y luego se difunden a través del fluido intersticial (el líquido entre las células). La difusión sólo funciona a cortas distancias para mover con rapidez los materiales, por lo que los animales que dependen de la difusión para distribuir los materiales tienen un plan corporal en el que todas las células se encuentran cerca de una superficie del cuerpo.

### Sistemas circulatorios abierto y cerrado

La evolución de los sistemas circulatorios hizo posible el desarrollo de planes corporales más complejos. Un **sistema circulatorio** es un sistema orgánico que acelera la distribución de materiales dentro de un cuerpo animal. Incluye uno o más **corazones** (bombas musculares) que impulsan la **sangre** (el fluido circulatorio) a través de vasos que se extienden a lo largo del cuerpo.

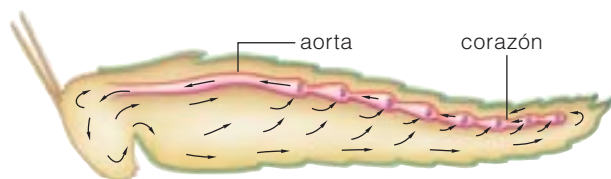
En distintos linajes animales evolucionaron diferentes tipos de sistemas circulatorios. Los artrópodos y la mayoría de los moluscos tienen un **sistema circulatorio abierto** en el que uno o varios corazones bombean la sangre dentro de vasos grandes que desembocan en los espacios alrededor de los tejidos del cuerpo (**figura**

**33.2A**). La sangre de un sistema circulatorio abierto se mezcla con el líquido intersticial y lleva a cabo el intercambio directo con las células antes de que vuelva a introducirse en el corazón.

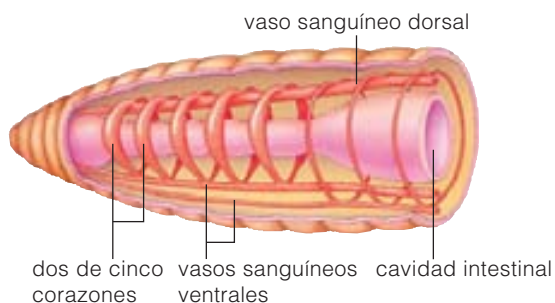
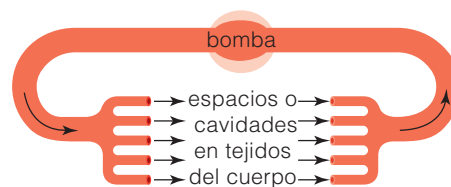
Por el contrario, los anélidos, los moluscos cefalópodos y todos los vertebrados tienen un **sistema circulatorio cerrado** en el que uno o varios corazones bombean la sangre a través de una serie continua de vasos (**figura 33.2B**). Un sistema circulatorio cerrado distribuye las sustancias más rápido que uno abierto. Es “cerrado” porque la sangre no sale de los vasos sanguíneos para bañar los tejidos. En vez de eso, la mayoría de las transferencias entre la sangre y las células de otros tejidos tienen lugar por difusión a través de los vasos sanguíneos de menor diámetro, los **capilares**.

### Evolución de la circulación de los vertebrados

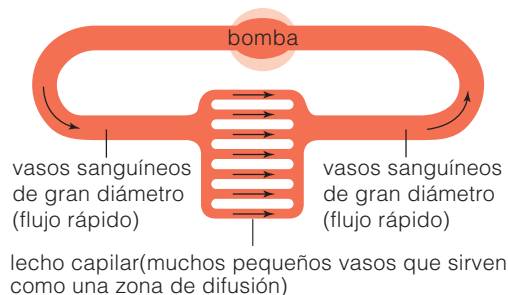
Todos los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado, con un solo corazón. Sin embargo, la estructura del corazón y los circuitos a través de los cuales fluye la sangre varía entre grupos de vertebrados. En la mayoría de los peces, el corazón tiene dos cámaras principales, y la sangre fluye en un circuito (**figura 33.3A**). Una de las cámaras del corazón, una aurícula, recibe la sangre. A partir de ahí, la sangre entra en un ventrículo, una cámara que bombea la sangre hacia fuera del corazón. La presión ejercida por las contracciones del ventrículo impulsa la sangre a través de una serie de vasos en los capilares dentro de cada branquia a través de los capilares en los tejidos y órganos del cuerpo, y de regreso hacia el corazón. La presión conferida a la sangre por la contracción del ventrículo se disipa a medida que la sangre viaja a través de los capilares, por lo que la sangre no está bajo mucha presión cuando sale de los capilares de las branquias, y menos aún a medida que viaja de regreso al corazón.



**A** Sistema circulatorio abierto. El corazón de un saltamontes bombea la sangre a través de un gran vaso y hacia afuera en los espacios tisulares. La sangre se mezcla con el líquido intersticial, intercambia materiales y vuelve a entrar a través de las aberturas en la pared del corazón.

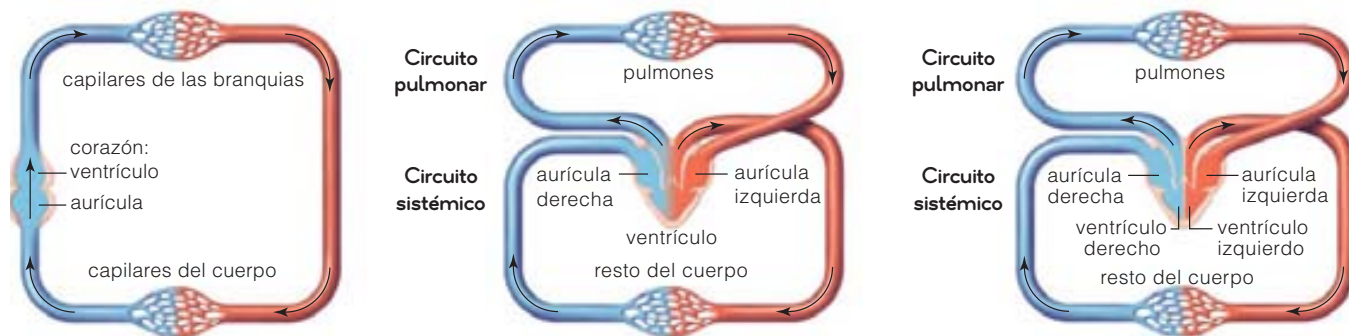


**B** Sistema circulatorio cerrado. Los corazones de una lombriz bombean la sangre a través de los vasos que se extienden a lo largo del cuerpo. Los intercambios entre la sangre y los tejidos tienen lugar a través de la pared de los vasos más pequeños.



**Figura 33.2 Animada**  
Comparación entre los sistemas circulatorios abierto y cerrado.





**A** El corazón de los peces tiene una aurícula y un ventrículo. La fuerza de la contracción del ventrículo impulsa la sangre a través del circuito simple.

**B** En los anfibios y la mayoría de los reptiles, el corazón tiene tres cavidades: dos aurículas y un ventrículo. La sangre fluye en dos circuitos parcialmente separados. La sangre oxigenada y la sangre pobre en oxígeno se mezclan un poco en el ventrículo.

**C** En los cocodrilos, aves y mamíferos, el corazón tiene cuatro cámaras: dos aurículas y dos ventrículos. La sangre oxigenada y la sangre pobre en oxígeno no se mezclan.

**Figura 33.3 Animada** Variación en los sistemas circulatorios de los vertebrados.

Adaptarse a la vida en la tierra involucraba modificaciones coordinadas de los sistemas respiratorio y circulatorio. Los anfibios y la mayoría de los reptiles tienen un corazón de tres cámaras, con dos aurículas que desembocan en un ventrículo (figura 33.3B). El corazón de tres cámaras acelera la velocidad de flujo al movilizar la sangre a través de dos circuitos parcialmente separados. La fuerza de una contracción impulsa a la sangre a través del **circuito pulmonar**, hacia los pulmones y luego de regreso al corazón. Una segunda contracción envía la sangre oxigenada a través del **circuito sistémico**. Este circuito se extiende a través de los capilares en los tejidos del cuerpo y regresa al corazón.

El ventrículo se encuentra separado en dos cámaras en las aves y los mamíferos. Su corazón de cuatro cámaras tiene dos aurículas y dos ventrículos (figura 33.3C). Con dos circuitos completamente independientes, sólo fluye sangre rica en oxígeno a los tejidos. Como una ventaja adicional, la presión sanguínea puede ser regulada de manera independiente en cada circuito. Una fuerte contracción del ventrículo izquierdo del corazón impulsa la sangre rápidamente a través de todo el circuito sistémico. Al mismo tiempo,

el ventrículo derecho puede contraerse con mayor suavidad, protegiendo los delicados capilares pulmonares que se reventarían a causa de una mayor presión.

El corazón de cuatro cámaras de los mamíferos y las aves es un ejemplo de convergencia morfológica. Esta característica se desarrolló de manera independiente en ambos grupos; no tienen un ancestro común con un corazón de cuatro cámaras. El incremento del flujo sanguíneo asociado con un corazón de cuatro cámaras apoya el rápido metabolismo de estos animales endotérmicos (o sea, que se calientan desde el interior). Como se explica en la sección 24.6, los endotermos tienen mayores necesidades energéticas que los ectotermos de tamaño semejante debido a que pierden más energía en forma de calor. El rápido flujo de sangre en el cuerpo de un endotermo proporciona la cantidad de oxígeno necesaria para mantener siempre activas las reacciones aerobias generadoras del calor.

**capilares** Pequeños vasos sanguíneos en que se llevan a cabo los intercambios con el fluido intersticial.

**circuito pulmonar** Circuito a través del cual la sangre fluye desde el corazón hacia los pulmones y de regreso.

**circuito sistémico** Circuito a través del cual fluye la sangre desde el corazón hacia los tejidos del cuerpo y de regreso.

**corazón** Órgano muscular que bombea la sangre a través de un cuerpo.

**sangre** Fluido circulatorio; en los vertebrados es un tejido conectivo fluido que se compone de plasma y células que se forman al interior de los huesos.

**sistema circulatorio** Sistema orgánico que se compone de uno o varios corazones y de vasos que se llenan con sangre, los cuales distribuyen sustancias a través de un cuerpo.

**sistema circulatorio abierto** Sistema circulatorio en el que la sangre deja los vasos y fluye entre los tejidos del cuerpo.

**sistema circulatorio cerrado** Sistema circulatorio en el que la sangre fluye a través de un sistema continuo de vasos, y donde las sustancias se intercambian a través de las paredes de los vasos más pequeños.

### Para repasar en casa ¿Cómo distribuyen los animales las sustancias esenciales a las células en todo el cuerpo?

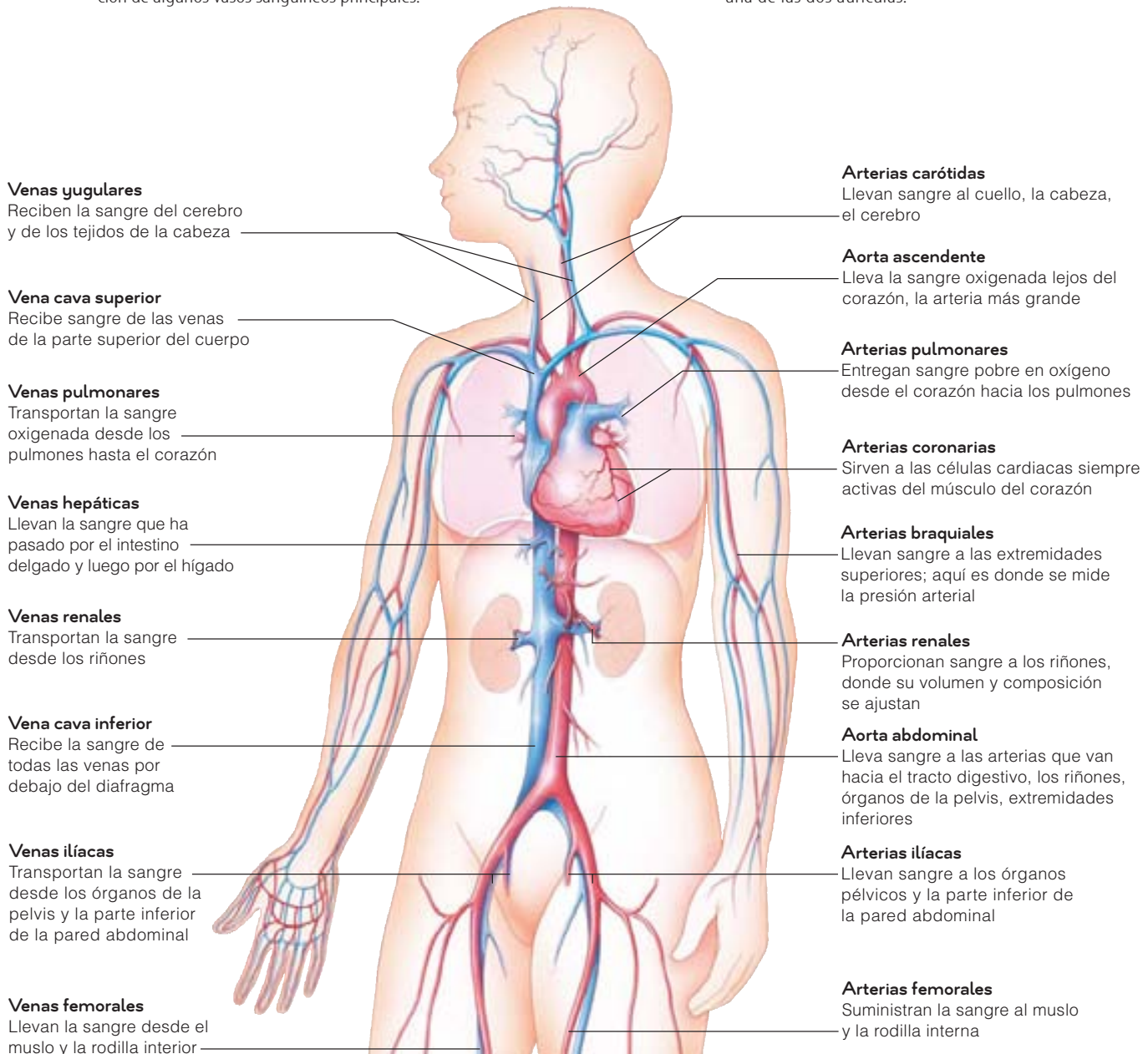
- La mayoría de los animales tienen un sistema circulatorio que acelera la distribución de sustancias a través del cuerpo.
- Algunos invertebrados tienen un sistema circulatorio abierto en el cual la sangre fluye desde los vasos y se filtra alrededor de los tejidos.
- Otros invertebrados, al igual que todos los vertebrados, tienen un sistema circulatorio cerrado en el que la sangre siempre se mantiene encerrada dentro del corazón o de los vasos sanguíneos.
- Los peces tienen un sistema circulatorio de un circuito simple. Todos los demás vertebrados tienen un pequeño circuito pulmonar que lleva sangre desde y hacia los pulmones, y un circuito sistémico más extenso que lleva la sangre desde y hacia otros tejidos del cuerpo.
- El corazón de cuatro cámaras evolucionó de manera independiente en aves y mamíferos. Éste permite una fuerte contracción de un ventrículo para acelerar la sangre a través del circuito sistémico, mientras que una contracción más débil del otro ventrículo protege el tejido pulmonar.

## 33.3 Sistema cardiovascular humano

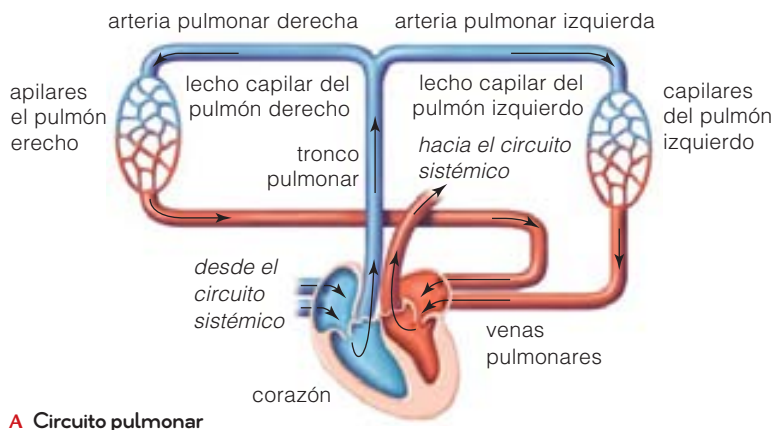
- ▶ El término “cardiovascular” proviene del griego *kardia* (corazón) y del latín *vasculum* (vaso). En el sistema cardiovascular humano, el corazón bombea la sangre en dos circuitos: uno hacia los pulmones y el otro hacia todos los tejidos del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Almacenamiento de glucógeno 3.3, Metabolismo del alcohol 5.1

Como todos los mamíferos, los seres humanos tenemos un corazón de cuatro cámaras que bombea la sangre a través de dos circuitos. Cada circuito incluye una red de vasos sanguíneos que transportan la sangre desde el corazón a un lecho capilar y de regreso otra vez al corazón. La **figura 33.4** muestra la ubicación y la función de algunos vasos sanguíneos principales.

En cada circuito, el corazón bombea la sangre hacia fuera de un ventrículo y al interior de las arterias ramificadas. Las **arterias** son vasos sanguíneos de gran diámetro que transportan la sangre desde el corazón y hacia los órganos. Dentro de un órgano, las arterias se ramifican en vasos más pequeños llamados **arteriolas**. Las arteriolas a su vez se ramifican en capilares, los vasos más pequeños. Como hemos señalado, los intercambios entre la sangre y el fluido intersticial tienen lugar a medida que la sangre fluye a través de los capilares. Varios capilares se unen para formar una **vénula**, un vaso que transporta la sangre hacia una vena. Las **venas** son vasos de gran diámetro que devuelven la sangre al corazón. La sangre de las venas se vacía en una de las dos aurículas.



**Figura 33.4 Animada** Los principales vasos sanguíneos del sistema cardiovascular humano. Los vasos que transportan la sangre oxigenada son de color rojo y los que llevan la sangre pobre en oxígeno son de color azul.



**A Circuito pulmonar**

Ahora observemos cada uno de los dos circuitos. El circuito pulmonar más corto transporta la sangre desde y hacia los pulmones (figura 33.5A). La sangre pobre en oxígeno es bombeada al exterior del ventrículo derecho del corazón y hacia las arterias pulmonares. Una arteria pulmonar lleva sangre a cada pulmón. A medida que la sangre fluye a través de los capilares pulmonares, recoge el oxígeno y cede el dióxido de carbono. La sangre rica en oxígeno vuelve al corazón por medio de las venas pulmonares, que desembocan en la aurícula izquierda.

La sangre oxigenada que es bombeada hacia fuera del corazón viaja a través del circuito sistémico más extenso (figura 33.5B). El ventrículo izquierdo del corazón bombea la sangre hacia la arteria más grande del cuerpo, la **aorta**. Las arterias que se ramifican desde la aorta llevan la sangre a diferentes partes del cuerpo. Por ejemplo, la arteria renal lleva sangre a los riñones, y las arterias coronarias la llevan a las células del corazón. Cada arteria se ramifica en arteriolas y después en capilares. La sangre entrega el oxígeno y recoge el dióxido de carbono a medida que fluye a través de los capilares. La sangre pobre en oxígeno que sale de los capilares fluye a través de las vénulas y las venas hacia la aurícula derecha del corazón.

La mayor parte de la sangre que se desplaza por el circuito sistémico fluye a través de un solo lecho capilar. Sin embargo, después de que la sangre pasa a través de los capilares en el intestino delgado, fluye a través de una vena (la vena portal hepática) hacia un lecho capilar en el hígado. Este viaje de dos capilares permite que la sangre obtenga la glucosa y otras sustancias absorbidas en el intestino, y que las lleve al hígado. El hígado almacena en forma de glucógeno parte de la glucosa absorbida. También descompone algunas toxinas absorbidas, incluyendo el alcohol.

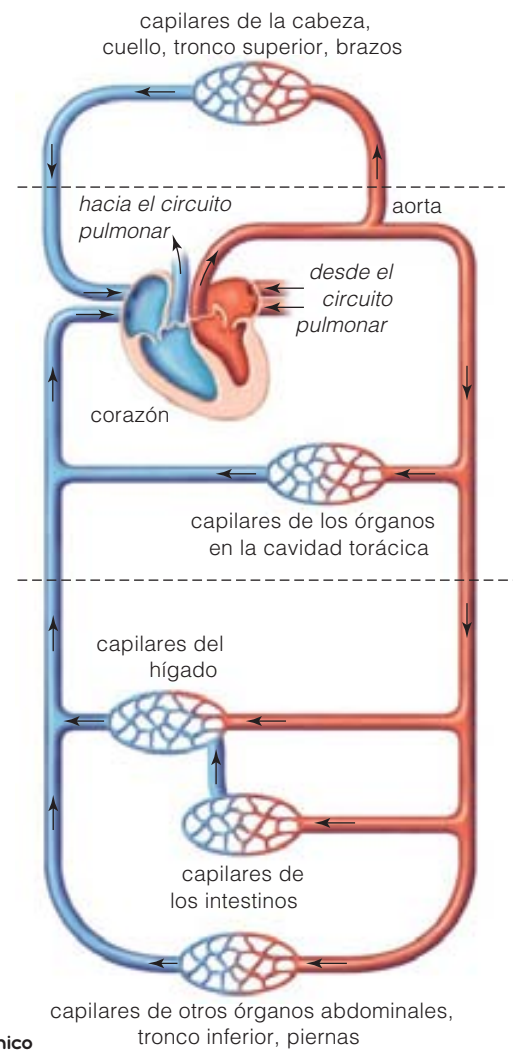
**aorta** Gran arteria que recibe la sangre bombeada al exterior del ventrículo izquierdo del corazón.

**arteria** Vaso sanguíneo de gran diámetro que lleva la sangre desde el corazón.

**arteriola** Vaso que lleva la sangre de una arteria a un capilar.

**vena** Vaso sanguíneo de gran diámetro que devuelve la sangre al corazón.

**vénula** Vaso sanguíneo de diámetro pequeño que transporta la sangre desde los capilares hacia una vena.



**B Circuito sistémico**

**Figura 33.5 Animada** Circuitos del sistema cardiovascular humano.

**>> Adivina:** ¿Todas las venas transportan sangre pobre en oxígeno?

Respuesta: No. Las venas pulmonares transportan sangre rica en oxígeno desde los capilares pulmonares hacia el corazón.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los dos circuitos del sistema cardiovascular humano?

- ▶ El circuito pulmonar transporta la sangre pobre en oxígeno desde el corazón a través de las arterias pulmonares hacia las arteriolas y capilares en los pulmones. Las venas pulmonares devuelven la sangre oxigenada al corazón.
- ▶ El circuito sistémico lleva la sangre oxigenada desde el corazón hacia la aorta a través de arterias y capilares ramificados por todo el cuerpo. Devuelve la sangre pobre en oxígeno al corazón a través de las vénulas y las venas.
- ▶ La mayor parte de la sangre que viaja a través del circuito sistémico pasa a través de un lecho capilar, pero la sangre que fluye a través de los capilares en los intestinos también fluye a través de los capilares en el hígado.



- ▶ El corazón se contrae en respuesta a las señales de un marcapasos natural y mantiene la sangre fluyendo a través del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Uniones de espacios 4.11, Epitelio 28.3, Músculo cardíaco 28.5

### Estructura del corazón

El corazón se encuentra en la cavidad torácica, debajo del esternón y entre los pulmones (figura 33.6A). Está protegido y anclado por el pericardio, un saco de tejido conectivo. El fluido entre las dos capas del saco proporciona la lubricación necesaria para los continuos movimientos del corazón. Una capa de grasa brinda protección adicional (figura 33.6B). La pared del corazón está compuesta en su mayoría por células del músculo cardíaco, y sus cámaras y vasos sanguíneos se alinean con el endotelio, que es un tipo de epitelio.

Cada lado del corazón humano tiene dos cámaras: una **aurícula** recibe la sangre de las venas, y un **ventrículo** que bombea la sangre hacia las arterias (figura 33.6C). Válvulas sensibles a la presión funcionan como puertas unidireccionales para controlar el flujo de sangre a través del corazón. La alta presión del fluido obliga a una válvula a abrirse. Cuando disminuye la presión del fluido, la válvula se cierra y evita que la sangre retroceda.

### Flujo hacia el corazón, a través de él y desde él

Dos grandes venas conducen la sangre pobre en oxígeno desde el cuerpo a la aurícula derecha. La **vena cava superior** transporta

sangre desde las regiones superiores del cuerpo. La **vena cava inferior** acarrea la sangre desde las regiones interiores. La sangre desde la aurícula derecha fluye a través de la válvula derecha auriculoventricular (AV) hacia el interior del ventrículo derecho. El ventrículo derecho la bombea a través de la válvula pulmonar hacia el tronco pulmonar, un vaso que se ramifica en dos arterias pulmonares. Cada **arteria pulmonar** conduce la sangre hacia un pulmón.

Después de pasar a través del pulmón, la sangre ahora oxigenada regresa hacia la aurícula izquierda a través de las **venas pulmonares**. Entonces la sangre fluye a través de la válvula izquierda auriculoventricular (AV) hacia el interior del ventrículo izquierdo. El ventrículo izquierdo bombea la sangre a través de la válvula aórtica hacia la aorta, y desde allí hacia los tejidos del cuerpo.

### Ciclo cardíaco

Los eventos que se producen desde el comienzo de un latido cardíaco a otro son conocidos como **ciclo cardíaco** (figura 33.7). Durante este ciclo, las cámaras del corazón se alternan a través de la **diástole** (relajación) y la **sístole** (contracción). En primer lugar, la aurícula relajada se expande con la sangre ❶. La presión del fluido obliga a las válvulas AV a abrirse y a que la sangre fluya hacia los ventrículos relajados, que se expanden a medida que las aurículas se contraen ❷. Una vez llenos, los ventrículos se contraen. La contracción eleva la presión del fluido dentro de los ventrículos y obliga a las válvulas aórtica y pulmonar a abrirse. La sangre fluye a través de estas

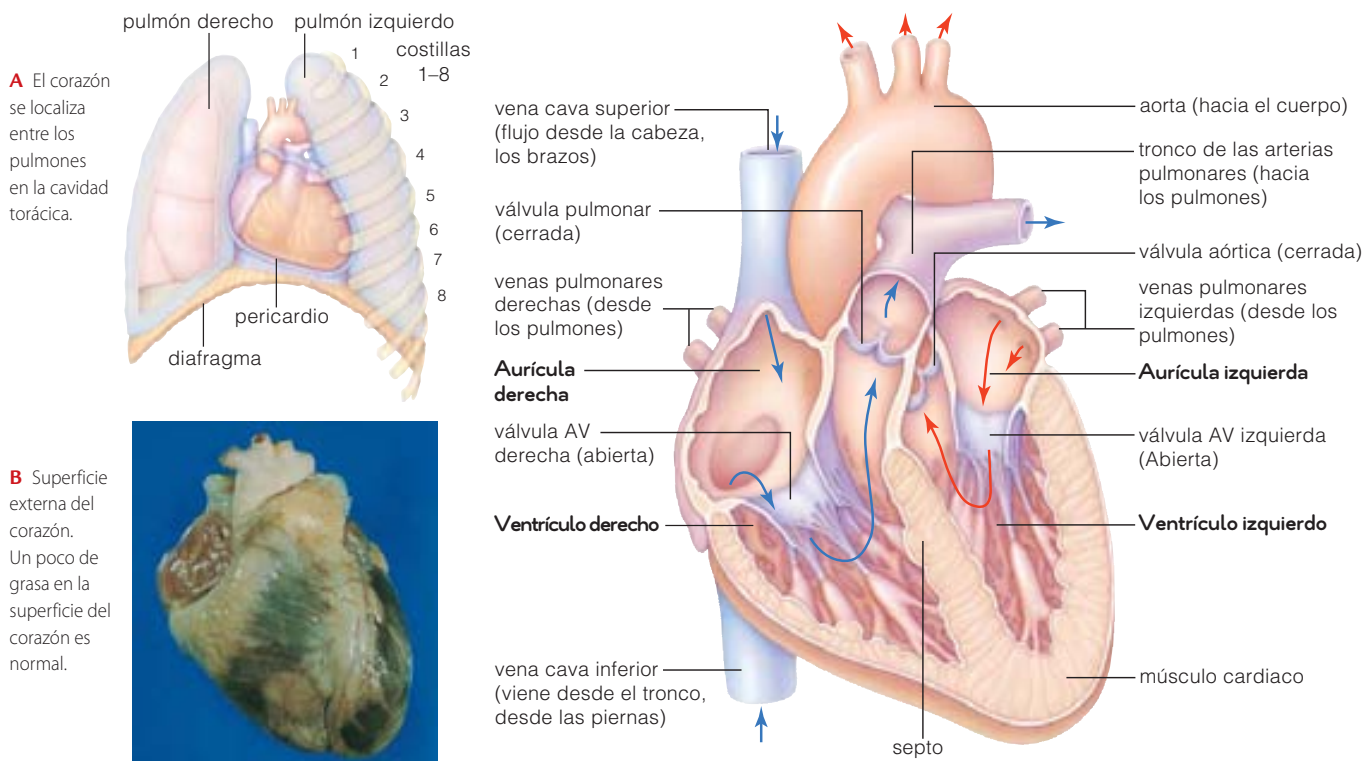
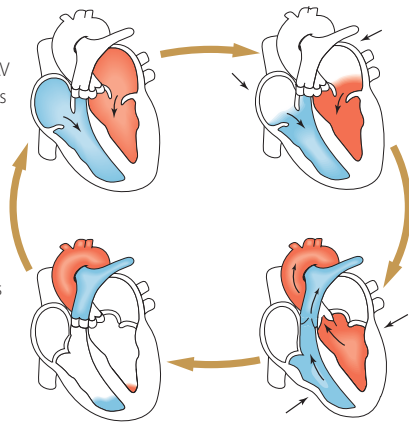


Figura 33.6 Animada El corazón humano.

C Vista transversal, que muestra la organización interna del corazón. Las flechas indican el camino seguido por la sangre oxigenada (roja) y la sangre pobre en oxígeno (azul).

1 La aurícula relajada se llena. La presión del fluido abre las válvulas AV y la sangre fluye hacia los ventrículos relajados.



4 A medida que la sangre fluye en las arterias, la presión en los ventrículos disminuye y las válvulas aórtica y pulmonar se cierran.

2 La contracción auricular introduce más sangre en los ventrículos aún relajados.

3 Los ventrículos comienzan a contraerse y al elevar la presión impulsan el cierre de las válvulas. Un aumento adicional en la presión abre las válvulas aórtica y pulmonar.

Figura 33.7 Animada Ciclo cardíaco.

válvulas y fuera de los ventrículos 3. Una vez vaciados, los ventrículos se relajan, mientras que la aurícula se llena de nuevo 4.

La contracción de los ventrículos impulsa la circulación; la contracción auricular sólo ayuda a llenar los ventrículos. La estructura de las cámaras cardíacas refleja sus diferentes funciones. Las aurículas sólo necesitan generar la fuerza suficiente para impulsar la sangre hacia los ventrículos, por lo que tienen paredes más o menos delgadas. Las paredes ventriculares están musculadas con mayor densidad porque su contracción tiene que generar la presión suficiente para impulsar la sangre a través de todo un circuito cardiovascular. El ventrículo izquierdo, que bombea sangre a todo el gran circuito sistémico, tiene paredes más gruesas que el ventrículo derecho, que sólo bombea sangre hacia los pulmones y de retorno.

Durante el ciclo cardíaco se puede escuchar un sonido semejante al de un “lub-dup” a través de la pared torácica. Cada “lub” es el cierre de las válvulas AV del corazón. Cada “dup” es el cierre de las válvulas aórtica y pulmonar del corazón. Si una válvula no se cierra en forma correcta, la sangre es forzada hacia atrás a través de la válvula defectuosa, produciendo un sonido sibilante conocido como soplo en el corazón. La mayoría de los defectos en las válvulas que causan soplos del corazón no son una amenaza para la salud. Aquellos que pueden llegar a serlo requieren una intervención quirúrgica.

**arteria pulmonar** Vaso que transporta la sangre desde el corazón hasta el pulmón.

**aurícula** Cámara del corazón que recibe sangre de las venas.

**ciclo cardíaco** Secuencia de contracción y relajación de las cámaras del corazón que ocurre con cada latido del corazón.

**diástole** Fase de relajación del ciclo cardíaco.

**nodo auriculoventricular (AV)** Grupo de células que es el puente eléctrico entre las aurículas y los ventrículos.

**nodo sinoauricular (SA)** Marcapasos cardíaco; grupo de células del corazón que de forma espontánea emite señales rítmicas que causan la contracción.

**sístole** Fase de contracción del ciclo cardíaco.

**vena cava inferior** Vena que transporta la sangre desde la parte inferior del cuerpo hacia el corazón.

**vena cava superior** Vena que lleva sangre desde la parte superior del cuerpo hacia el corazón.

**vena pulmonar** Vaso que transporta la sangre de un pulmón al corazón.

**ventrículo** Cámara del corazón que bombea la sangre hacia las arterias.

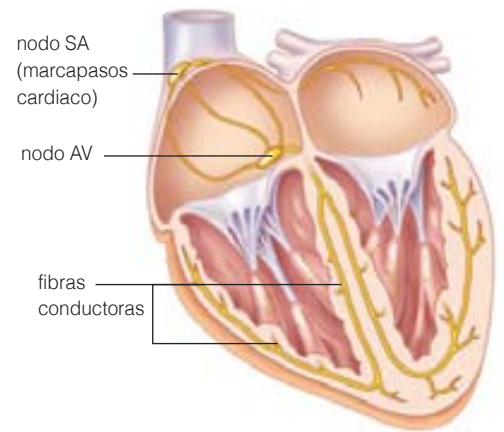


Figura 33.8 Animada Sistema de conducción cardíaco.

## Ritmo de la contracción

Al igual que el músculo esquelético, el músculo cardíaco tiene arreglos ordenados de sarcómeros que se contraen por medio de un mecanismo de deslizamiento de filamentos. A diferencia de las células del músculo esquelético, las células del músculo cardíaco tienen uniones de espacios que conectan el citoplasma de las células adyacentes. La conexión permite que los potenciales de acción se extiendan con rapidez entre las células del músculo cardíaco.

Las señales de contracción se originan en el **nodo sinoauricular (SA)**, un grupo de células especializadas en la pared de la aurícula derecha (figura 33.8). El nodo SA es conocido como el marcapasos cardíaco, ya que genera un potencial de acción cerca de 70 veces por minuto. Los desfibriladores a los que nos referimos en la sección 33.1 trabajan para restablecer un nodo SA que ha funcionado mal por alguna causa.

Una señal se propaga desde el nodo SA a través de las aurículas, haciendo que se contraigan. Al mismo tiempo, las fibras musculares no contráctiles especializadas conducen la señal hasta el **nodo auriculoventricular (AV)**. Este grupo de células es el único puente eléctrico para los ventrículos. El tiempo que tarda una señal para cruzar este puente permite que la sangre de las aurículas llene a los ventrículos antes que éstos se contraigan.

Desde el nodo AV, la señal viaja a lo largo de las fibras conductoras en el septo entre las mitades izquierda y derecha del corazón. Las fibras se extienden al punto más bajo del corazón y hasta las paredes del ventrículo. En respuesta a las señales, los ventrículos se contraen de abajo hacia arriba, con un movimiento de torsión.

### Para repasar en casa ¿Cómo se relaciona la estructura del corazón humano con su función?

- El corazón de cuatro cámaras es una bomba muscular dividida en dos mitades, cada una con una aurícula y un ventrículo. La contracción forzada de los ventrículos proporciona la fuerza motriz para la circulación sanguínea.
- El nodo SA es el marcapasos cardíaco. Sus señales espontáneas y rítmicas hacen que las fibras del músculo cardíaco de la pared del corazón se contraigan de una manera coordinada.

## 33.5 Características y funciones de la sangre

- El plasma, la parte líquida y rica en proteínas de la sangre, distribuye solutos y nutrientes esenciales a las células. Las células de la sangre que navegan a lo largo del plasma transportan oxígeno y defienden al cuerpo.
- Vínculos a Hemoglobina 3.5, La sangre como tejido conectivo 28.4, Médula roja 32.3, Hemofilia 14.4

### Funciones de la sangre

La sangre de los vertebrados es un tejido conectivo fluido con múltiples funciones. Transporta oxígeno y nutrientes esenciales a las células y se lleva los desechos metabólicos de los órganos que disponen de ellos. Facilita la comunicación interna mediante la distribución de las hormonas y sirve como una autopista para las células y proteínas que protegen y reparan los tejidos. En las aves y los mamíferos, la sangre ayuda a mantener una temperatura interna estable mediante la distribución de calor generado por la actividad muscular hacia la piel, donde se puede difundir hacia los alrededores.

### Volumen y composición de la sangre humana

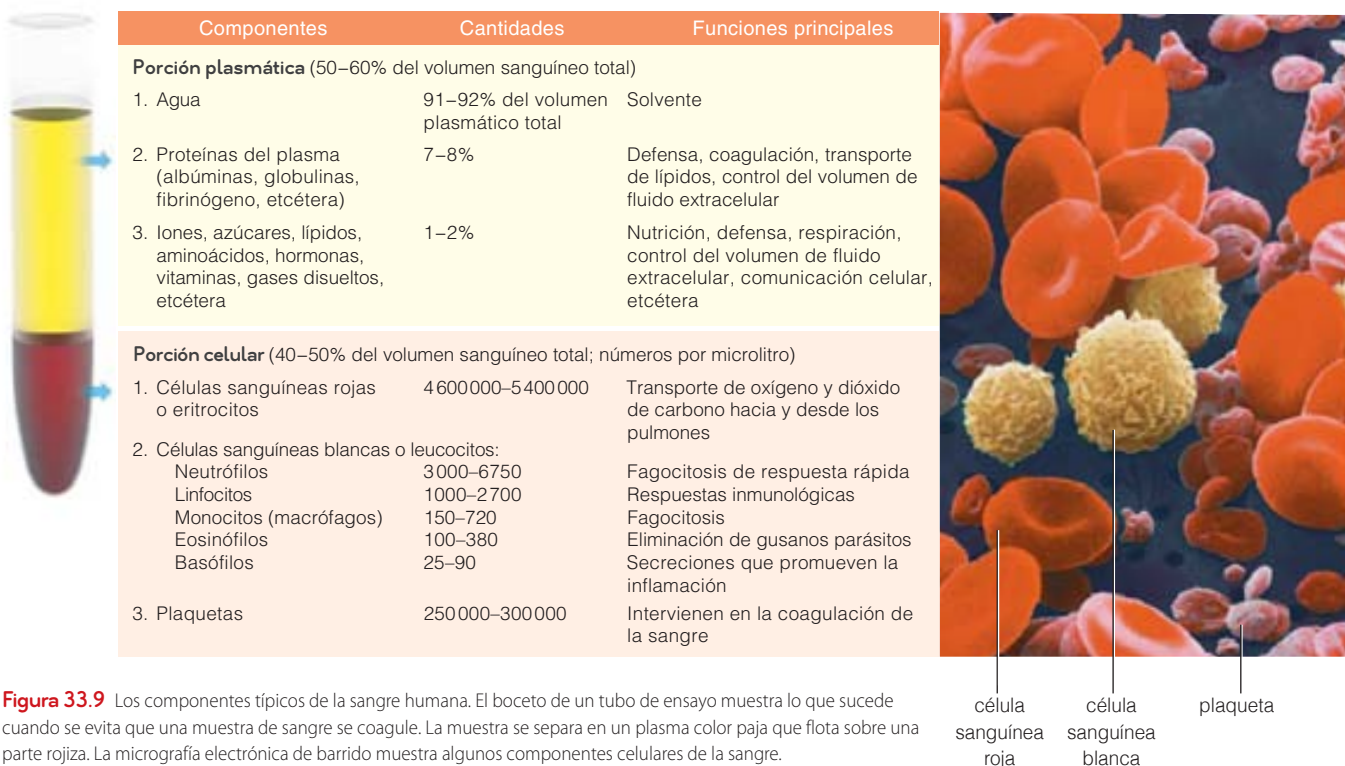
El tamaño corporal y las concentraciones de los solutos determinan el volumen de sangre. Los adultos de tamaño promedio tienen alrededor de 5 litros de sangre (un poco más de 10 pintas), y la sangre compone entre 6 y 8 por ciento de su peso corporal. La sangre es, como dice el refrán, más espesa que el agua. Las sustancias disueltas y las células suspendidas contribuyen a su mayor viscosidad. La **figura 33.9** describe sus componentes.

**Plasma** La porción líquida de la sangre, conocida como **plasma**, constituye entre 50 y 60 por ciento del volumen de la sangre. La mayor parte del plasma es agua, con cientos de proteínas plasmáticas diferentes disueltas en ella. Algunas proteínas plasmáticas transportan lípidos y vitaminas solubles en grasa, mientras que otras tienen una función en la coagulación de la sangre o en la inmunidad. Los azúcares disueltos, los aminoácidos, las vitaminas y algunos gases viajan a través del torrente sanguíneo en el plasma.

**Glóbulos rojos** La parte celular de la sangre se compone de las células sanguíneas y las plaquetas. Todo surge a partir de las células madre en la médula roja de los huesos.

Los eritrocitos o **células rojas de la sangre** (glóbulos rojos), transportan oxígeno desde los pulmones a las células que respiran oxígeno y facilitan el movimiento del dióxido de carbono a los pulmones. En todos los mamíferos, los glóbulos rojos pierden sus núcleos y otros organelos a medida que se desarrollan. Los glóbulos rojos maduros son discos flexibles con una depresión en su centro. Su flexibilidad les permite deslizarse sin problemas a través de los vasos sanguíneos estrechos y su forma aplanada facilita el intercambio de los gases.

La hemoglobina llena el interior del glóbulo rojo maduro. Has aprendido acerca de esta proteína en la sección 3.5. La mayor parte del oxígeno que entra en la sangre viaja a los tejidos mientras está unido al grupo hemo de la hemoglobina. Además de la hemoglobina, una célula sanguínea roja madura ha almacenado suficientes



**Figura 33.9** Los componentes típicos de la sangre humana. El boceto de un tubo de ensayo muestra lo que sucede cuando se evita que una muestra de sangre se coagule. La muestra se separa en un plasma color pajita que flota sobre una parte rojiza. La micrografía electrónica de barrido muestra algunos componentes celulares de la sangre.



azúcares, ARN y otras moléculas para vivir alrededor de 120 días. En una persona sana, los reemplazos en curso mantienen el número de eritrocitos de la sangre en un nivel bastante estable. Un **conteo de células** es una medida de la cantidad de células de cierto tipo en 1 microlitro (1/1000000 litros) de sangre. Durante sus años reproductivos, las mujeres tienen un menor número de glóbulos rojos que los hombres porque pierden sangre durante la menstruación.

La anemia es un trastorno en el cual el conteo de glóbulos rojos de la sangre disminuye o bien los glóbulos rojos están defectuosos. Como resultado, la entrega de oxígeno y el metabolismo fallan. La anemia puede surgir a causa de una deficiencia de hierro en la dieta (el hierro es necesario para fabricar la hemoglobina), la destrucción de los glóbulos rojos por agentes patógenos (como ocurre con la malaria), la pérdida excesiva de sangre (como el sangrado menstrual demasiado abundante) y ciertos trastornos genéticos. La anemia falciforme se debe a una mutación que causa que la hemoglobina forme grupos grandes para niveles bajos de oxígeno. Los grupos distorsionan a los glóbulos rojos, por lo que se atascan en los vasos sanguíneos pequeños.

**Glóbulos blancos** Los leucocitos o **glóbulos blancos** llevan a cabo tareas de limpieza y funciones de defensa. Las células se diferencian en su tamaño, forma nuclear y características de tinción, así como en su función.

El papel de las células blancas de la sangre será tratado en detalle en el próximo capítulo, pero aquí podemos dar un breve adelanto. Los neutrófilos, los glóbulos blancos más abundantes, son fagocitos que engullen a las bacterias y a los residuos. Los eosinófilos atacan a los parásitos más grandes, como los gusanos. Los basófilos segregan sustancias químicas que tienen un papel en la inflamación. Los monocitos son glóbulos blancos que circulan en la sangre durante unos días y luego pasan a los tejidos, donde se desarrollan en las células fagocíticas conocidas como macrófagos. Los macrófagos interactúan con los linfocitos para lograr la respuesta inmune. Hay dos tipos de linfocitos, las células B y las células T. Las células B maduran en el hueso, mientras que las células T maduran en el timo. Ambas protegen el cuerpo contra amenazas específicas.

Las leucemias son cánceres que se originan en las células madre de la médula ósea. Provocan una sobreproducción de glóbulos blancos anormales que no funcionan en forma correcta. Los linfomas son cánceres que se originan de los linfocitos B o T en los ganglios linfáticos. La división de los linfocitos cancerosos produce tumores en los nodos linfáticos y otras partes del sistema linfático.

**conteo de células** Número de células de cierto tipo en cada microlitro de sangre.

**fibrina** Proteína filiforme formada durante la coagulación de la sangre a partir de la proteína soluble en el plasma fibrinógeno.

**glóbulos blancos o leucocitos** Células sanguíneas importantes para la limpieza y la defensa del organismo.

**glóbulos rojos o eritrocitos** Células sanguíneas llenas de hemoglobina transportadas por el oxígeno.

**hemostasia** Proceso por el cual la sangre se coagula en respuesta a una lesión.

**plaqueta** Fragmento celular que ayuda a coagular la sangre.

**plasma** Parte fluida o líquida de la sangre.

### Estímulo

Un vaso sanguíneo se daña.

### Fase 1 de la respuesta

El vaso se constriñe.

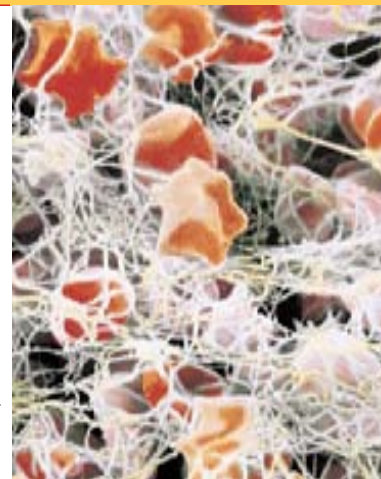
### Fase 2 de la respuesta

Las plaquetas se adhieren entre sí, taponando el sitio.

### Fase 3 de la respuesta

Formación del coágulo:

1. La cascada de enzimas produce la activación de la enzima trombina.
2. La trombina convierte el fibrinógeno, una proteína plasmática, en hilos de fibrina.
3. La fibrina forma una malla que enreda a las células y las plaquetas, formando un coágulo.



**Figura 33.10** Hemostasia. La micrografía muestra el resultado de la fase final de coagulación: células sanguíneas y plaquetas en una red de fibrina.

**Plaquetas y hemostasia** Una **plaqueta** es un fragmento de membrana envuelta de citoplasma que se presenta cuando se rompe una célula grande (megacariocito). Una vez formada, una plaqueta permanecerá funcional durante un máximo de nueve días. Cientos de miles de plaquetas circulan en la sangre, listas para tomar parte en la **hemostasia**. Este proceso detiene la pérdida de sangre de un vaso lesionado y proporciona una estructura para iniciar las reparaciones.

Cuando un vaso se lesiona, se contrae (estrecha), reduciendo la pérdida de sangre. Las plaquetas se adhieren al sitio lesionado y liberan sustancias que atraen más plaquetas. Las proteínas plasmáticas convierten la sangre en un gel, y se forma un coágulo. Durante la formación del coágulo, el fibrinógeno, una proteína plasmática soluble, se convierte en hilos insolubles de fibrina. La **fibrina** forma una malla que atrapa las células y las plaquetas (**figura 33.10**).

La formación de coágulos implica una cascada de reacciones enzimáticas. El fibrinógeno se convierte en fibrina por la acción de una enzima, la trombina, que circula en la sangre en forma del precursor inactivo protrombina. La protrombina es activada por una enzima que a su vez es activada por otra enzima, y así sucesivamente. Si una mutación afecta a cualquiera de las enzimas que actúan en la cascada de las reacciones de coagulación, la sangre no puede coagularse en forma correcta. Tales mutaciones causan el trastorno genético llamado hemofilia. Una deficiencia de vitamina K también puede afectar la coagulación, porque esta vitamina desempeña un papel en la cascada de las reacciones enzimáticas.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los componentes de la sangre y sus funciones?

- La mayor parte de la sangre está compuesta de plasma, un líquido rico en proteínas que transporta los desechos, los nutrientes y algunos gases.
- Las células sanguíneas y las plaquetas se forman en la médula ósea y se transportan en el plasma. Los glóbulos rojos contienen hemoglobina, la cual transporta el oxígeno desde los pulmones hasta los tejidos. Los glóbulos blancos ayudan a defender el cuerpo contra los agentes patógenos. Las plaquetas son fragmentos de células que, al igual que algunas proteínas del plasma, tienen un papel en la coagulación.

## 33.6 Función y estructura de los vasos sanguíneos

➤ A medida que la sangre fluye a través de un circuito, pasa a través de una serie de vasos que difieren tanto en estructura como en función.

◀ Vínculo a Nervios autónomos 29.8

### Transporte rápido en las arterias

La sangre bombeada hacia fuera de los ventrículos entra a las arterias. Estos vasos de gran diámetro tienen una pared muscular reforzada con tejido elástico (figura 33.11A). La estructura de la arteria ayuda a mantener la sangre fluyendo, a pesar de que los ventrículos no se estén contrayendo. Con cada contracción ventricular, la presión que ejerce la sangre en una arteria hace que ésta se abulte un poco. Luego, a medida que el ventrículo se relaja, las paredes elásticas de la arteria regresan a su situación original, igual que una banda de caucho que se estira y luego se suelta. A medida que retrocede la pared arterial, impulsa la sangre dentro de la arteria un poco más lejos del corazón.

El abultamiento de una arteria con cada contracción ventricular es conocido como **pulso**. Puedes sentir el pulso de una persona si colocas tu dedo sobre un punto de pulso, un lugar donde una arteria pasa cerca de la superficie del cuerpo. Por ejemplo,

para sentir el pulso en tu arteria radial, coloca tus dedos en la parte interior de tu muñeca, cerca de la base de tu dedo pulgar.

### Ajuste del flujo en las arteriolas

Toda la sangre de la mitad derecha de tu corazón fluye hacia los pulmones. Sin embargo, en el circuito sistémico el cuerpo se adapta a la distribución de la sangre mediante la alteración del diámetro de las arteriolas. El músculo liso que rodea como anillos a cada una de las arteriolas (figura 33.11B) responde a los estímulos del sistema nervioso central. Por ejemplo, la estimulación simpática provoca **vasodilatación** (ensanchamiento) de las arteriolas de las extremidades y la **vasoconstricción** (estrechamiento) de las arteriolas de los intestinos.

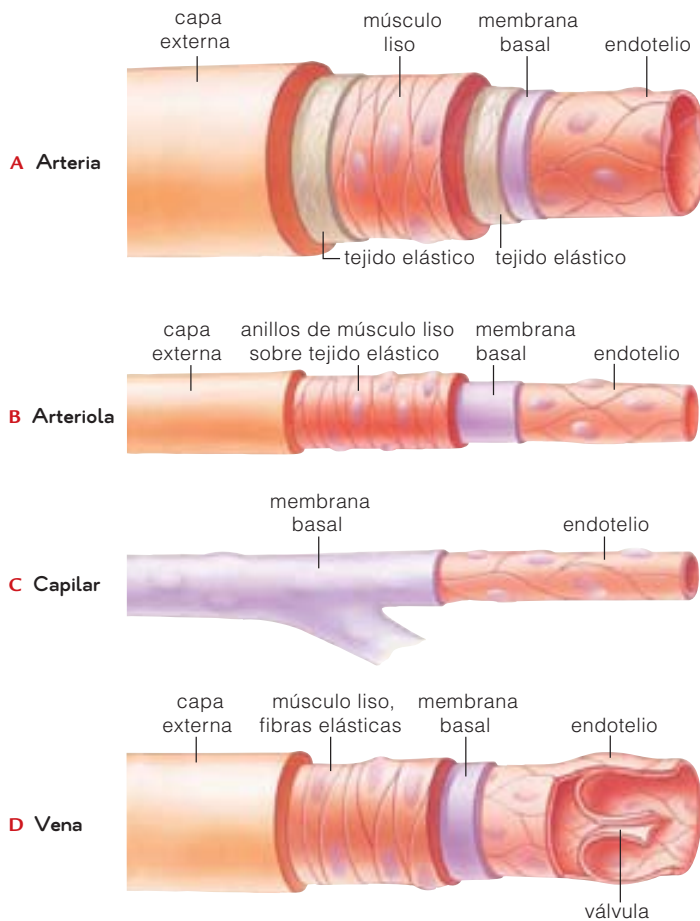
Las arteriolas también responden a la actividad metabólica en los tejidos cercanos. Cuando corres, el músculo esquelético en tus piernas consume el oxígeno y libera dióxido de carbono. Las arteriolas que llevan sangre a los músculos de las piernas se extienden en respuesta a estos cambios.

### Intercambios en los capilares

Un capilar es un cilindro de células endoteliales envuelto en la membrana basal, de una célula de espesor (figura 33.11C). Su pared delgada y su diámetro estrecho, apenas más ancho que un glóbulo rojo, facilita los intercambios entre la sangre y el líquido intersticial. Los glóbulos rojos que llevan el oxígeno son forzados justo contra las paredes del capilar. Describiremos en más detalle el intercambio capilar en la sección 33.8.

### Regreso al corazón: vénulas y venas

La sangre de varios capilares fluye en cada vénula. Estos vasos de paredes finas se unen para formar venas: los tubos de transporte de gran diámetro y de baja resistencia que llevan la sangre al corazón. Muchas venas, especialmente en las piernas, tienen válvulas similares a aletas que ayudan a evitar el reflujo (figura 33.11D). Estas válvulas se cierran en forma automática cuando la sangre de la vena comienza a invertir su dirección de flujo.



**Figura 33.11** Comparación estructural de los vasos sanguíneos humanos. Los dibujos no están a escala. Las vénulas (que no se muestran aquí) tienen una estructura semejante a la de los capilares.

**pulso** Breve estiramiento de las paredes arteriales que se produce cuando los ventrículos se contraen.

**vasoconstricción** Estrechamiento de un vaso sanguíneo cuando el músculo liso que lo rodea se contrae.

**vasodilatación** Ensanchamiento de un vaso sanguíneo cuando el músculo liso que rodea se relaja.

### Para repasar en casa ¿Cómo difieren los vasos sanguíneos en su estructura y función?

- Las arterias son vasos de paredes gruesas, de gran diámetro. El estiramiento y la contracción de las arterias ayudan a mantener la sangre en circulación.
- Las arterias son vasos de paredes gruesas, de gran diámetro. El estiramiento y la contracción de las arterias ayudan a mantener la sangre en circulación.
- Los capilares son tubos estrechos de células epiteliales. Son el sitio de intercambio con el líquido intersticial.
- Las venas tienen válvulas que impiden el reflujo de la sangre.

## 33.7 Presión sanguínea

- ▶ Las contracciones ventriculares son la fuente de la presión sanguínea, la cual disminuye a lo largo de un circuito cardiovascular.
- ◀ Vínculo a Médula oblonga (bulbo raquídeo) 29.10

La **presión sanguínea** o **presión arterial** es la presión ejercida por la sangre contra la pared de los vasos que la encierran. El ventrículo derecho se contrae con menos fuerza que el ventrículo izquierdo, de modo que la sangre que entra en el circuito pulmonar tiene menos presión que la sangre que entra en el circuito sistémico. En ambos circuitos, la presión arterial es más alta en las arterias y disminuye a medida que la sangre fluye a través del circuito, siendo más baja en las venas (figura 33.12).

La presión sanguínea suele medirse en la arteria braquial del brazo superior (figura 33.13). Se registran dos presiones. La **presión sistólica**, la presión más alta de un ciclo cardíaco, se produce a medida que la contracción de los ventrículos impulsa a la sangre en las arterias. La **presión diastólica**, la presión sanguínea más baja de un ciclo cardíaco, se produce cuando los ventrículos están relajados. La presión sanguínea se mide en milímetros de mercurio (mm Hg), una unidad estándar para medir la presión. Se escribe como valor de presión sistólica/valor de presión diastólica. La presión sanguínea normal es de unos 120/80 mm Hg, o "120 sobre 80".

La presión sanguínea depende del volumen total de la sangre, la cantidad de sangre que los ventrículos bombean (gasto cardíaco) y el grado de dilatación de las arteriolas. Los receptores en la aorta y en las arterias carótidas del cuello notifican a la médula (una parte del cerebro posterior) cuando aumenta o disminuye la presión sanguínea. En una respuesta refleja, la médula solicita los cambios apropiados en el gasto cardíaco y en el diámetro de las arteriolas. La vasodilatación de las arteriolas reduce la presión arterial; la vasoconstricción la eleva. La respuesta refleja ajusta la presión sanguínea en el corto plazo. A más largo plazo, los riñones modifican la presión sanguínea mediante la regulación de la cantidad de líquido que se pierde en la orina y, por lo tanto, determinan el volumen total de sangre.

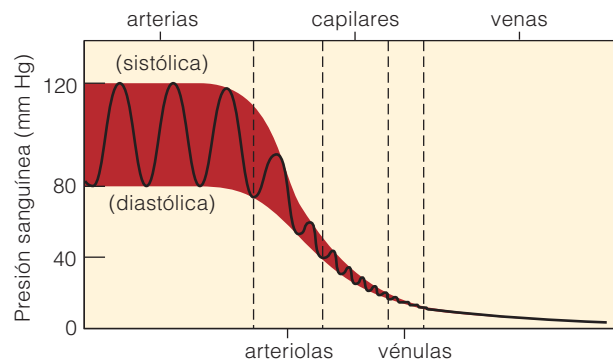
La incapacidad para regular la presión sanguínea puede dar lugar a la hipertensión, en la cual la presión sanguínea en reposo permanece por encima de 140/90. A menudo la causa de la hipertensión es desconocida. La herencia es un factor, y los afroamericanos tienen un riesgo elevado de padecerla. La dieta también juega un papel importante; en algunas personas una elevada ingesta de sal provoca

**presión arterial** Presión ejercida por la sangre contra una pared del vaso.  
**presión diastólica** Presión arterial cuando los ventrículos están relajados.  
**presión sistólica** Presión arterial cuando los ventrículos se están contrayendo.

### Para repasar en casa ¿Cómo se registra y regula la presión sanguínea?

- ▶ La presión sanguínea es la presión del fluido ejercida contra las paredes del vaso. Se registra como presión sistólica/diastólica.
- ▶ Los ajustes al diámetro de las arteriolas, el gasto cardíaco y el volumen de la sangre regulan la presión sanguínea.

la retención de agua, la cual eleva la presión sanguínea. La alta presión sanguínea hace que el corazón y los riñones trabajen de más, aumentando el riesgo de enfermedad cardíaca o insuficiencia renal.



**Figura 33.12** Gráfica de los cambios de presión de fluido como un volumen de sangre fluyendo a través del circuito sistémico. La presión sistólica ocurre cuando los ventrículos se contraen, y diastólica cuando los ventrículos están relajados.



**Figura 33.13 Animada** Medición de la presión sanguínea. Una banda hueca inflable unida a un manómetro de presión se envuelve alrededor de la parte superior del brazo. Se coloca un estetoscopio sobre la arteria braquial, justo por debajo de la banda.

La banda se infla con aire a una presión superior a la presión más alta del ciclo cardíaco, cuando se contraen los ventrículos. Por arriba de esta presión, no se escuchará ningún sonido a través del estetoscopio, porque la sangre no está fluyendo a través del vaso. El aire de la banda se libera poco a poco hasta que el estetoscopio recoge sonidos suaves de percusión. La sangre que fluye dentro de la arteria bajo la presión de los ventrículos en contracción (la presión sistólica) provoca los sonidos. Cuando comienzan estos sonidos, un indicador suele presentar una lectura por arriba de los 120 mm Hg. Esa cantidad de presión forzaría al mercurio (Hg) a moverse hasta cerca de los 120 milímetros en una columna de vidrio de un diámetro estandarizado.

Se libera más aire de la banda. Tarde o temprano, los sonidos se interrumpirán. La sangre ahora fluye de manera continua, incluso cuando los ventrículos están más relajados. Cuando se interrumpen los sonidos, la presión es la más baja durante un ciclo cardíaco; es la presión diastólica, que suele ser de unos 80 mm Hg.

Los monitores compactos modernos (derecha) registran en forma automática la presión sanguínea sistólica/diastólica.



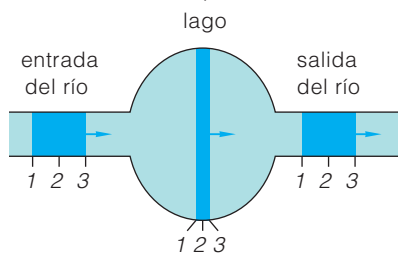


## 33.8 Intercambio en capilares

- › A medida que la sangre fluye a través de un capilar, disminuye su velocidad e intercambia sustancias con el líquido intersticial.
- ◀ Vínculos a Difusión y ósmosis 5.6, Exocitosis 5.8

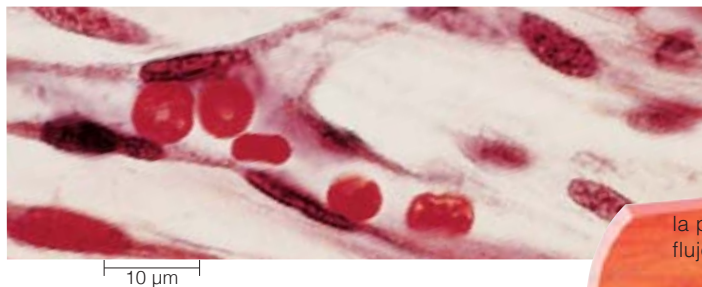
### Desaceleración en capilares

A medida que la sangre fluye a través de un circuito, se mueve más rápido a través de las arterias, más lento en las arteriolas y mucho más lentamente en los capilares. Después la velocidad se eleva un poco a medida que la sangre regresa al corazón. La desaceleración en los capilares se produce porque el cuerpo tiene decenas de miles de millones de capilares cuya área transversal total es mucho mayor que la de las arteriolas que llevan sangre hacia ellos, y más grande que la de las venas que se llevan la sangre. Por analogía, piensa en lo que sucede si un río estrecho (que representa unos cuantos vasos mayores) suministra agua a un gran lago (en representación de muchos capilares):



El caudal es constante, con un volumen idéntico desplazándose desde los puntos 1 al 3 en cada intervalo, pero la velocidad del flujo disminuye en el lago. ¿Por qué? Porque cuando el volumen se extiende a través de un área mayor de sección transversal, fluye una distancia más corta hacia adelante durante el intervalo especificado.

El flujo lento a través de vasos estrechos mejora la tasa de intercambio entre la sangre y el líquido intersticial. Cuanto más tiempo pasa la sangre en un capilar, más tiempo se tiene para que el intercambio tenga lugar.



**Figura 33.14** Las fuerzas afectan el intercambio capilar. La micrografía superior muestra los glóbulos rojos de la sangre a medida que se comprimen a través de un capilar.

›› **Adivina:** ¿Qué fuerza provoca que el plasma fluido abandone un capilar y se mezcle con el fluido intersticial?

Respuesta: En el extremo de la arteriola de un capilar, la presión sanguínea alta obliga al fluido a salir al exterior entre las células de la pared capilar.

### Cómo las sustancias atraviesan las paredes capilares

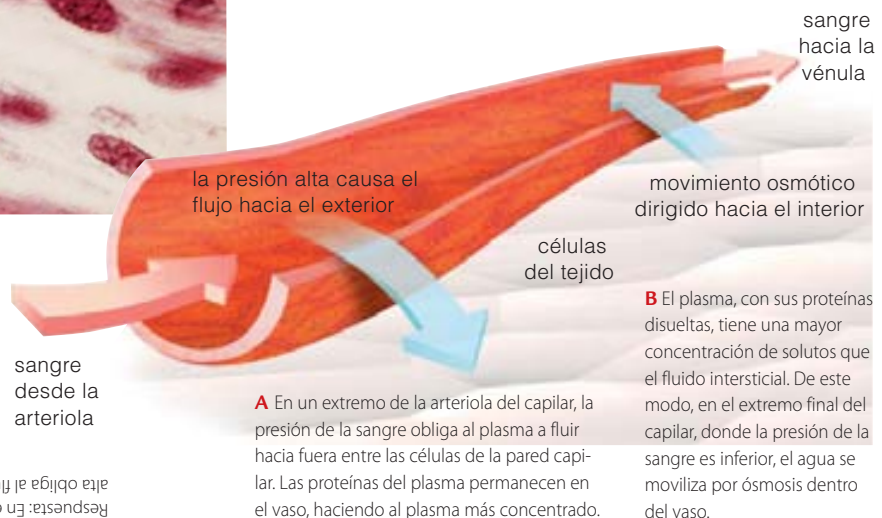
Para moverse entre la sangre y el líquido intersticial, una sustancia debe cruzar una pared capilar. El oxígeno, el dióxido de carbono y las pequeñas moléculas solubles en lípidos se difunden a través de las células endoteliales de un capilar. Algunas moléculas más grandes entran en las células endoteliales por endocitosis, se difunden a través de la célula y luego salen por exocitosis en el líquido intersticial.

Las sustancias también entran en el líquido intersticial cuando un poco de líquido es forzado a salir de los capilares a través de los espacios entre las células de la pared capilar. La presión sanguínea es mayor en el extremo arterial de un lecho capilar, y es aquí donde la presión obliga al fluido a salir entre las células (figura 33.14A). El fluido que sale tiene altos niveles de oxígeno, iones y nutrientes. A medida que la sangre continúa hacia el extremo venoso de los capilares, la presión sanguínea disminuye. Ahora la presión osmótica es la fuerza predominante. Provoca que el agua se mueva desde el líquido intersticial hacia el plasma hipertónico, rico en proteínas (figura 33.14B).

Normalmente hay un pequeño flujo neto desde los capilares hacia el exterior. El sistema linfático (que se describe en la sección 33.11) devuelve el líquido que se escapa hacia la sangre. Si la presión sanguínea alta expulsa el exceso de fluido de los capilares, o si algo impide el retorno del fluido, el fluido intersticial se estanca en los tejidos. La inflamación de los tejidos que resulta de esto se denomina edema.

### Para repasar en casa ¿Cómo se intercambian los materiales entre la sangre y el líquido intersticial?

- › Las moléculas pequeñas atraviesan las células de un capilar por difusión, mientras las más grandes se mueven a través de la exocitosis.
- › El fluido rico en oxígeno y nutrientes también se filtra entre las células de la pared capilar.



- Las venas son la reserva de sangre más grande del cuerpo.
- La actividad del músculo esquelético ayuda a movilizar la sangre a baja presión y regresarla al corazón.
- ◀ Vínculo a Músculo liso 28.5

### Movimiento de la sangre hacia el corazón

Las venas transportan la sangre a través de la recta final de un circuito y la devuelven al corazón. En el instante en que la sangre llega a las venas, la mayor parte de la presión impartida por las contracciones ventriculares se ha disipado. De todos los vasos sanguíneos, las venas tienen la presión sanguínea más baja. La pared de la vena puede expandirse un poco bajo presión, mucho más que una pared arterial. Por lo tanto, las venas actúan como reservas de grandes volúmenes de sangre. Cuando descansas, conservan alrededor de 60 por ciento del volumen total de la sangre.

Existen varios mecanismos que ayudan a la sangre a baja presión a moverse a través de las venas y dirigirse de vuelta hacia el corazón. En primer lugar, las venas tienen válvulas similares a aletas que ayudan a prevenir el reflujo. Estas válvulas se cierran en forma automática cuando la sangre en la vena comienza a invertir su dirección de flujo. Por ejemplo, las válvulas en las grandes venas de las extremidades inferiores evitan que la sangre se mueva hacia abajo en respuesta a la gravedad cuando te pones de pie (figura 33.15).

Además, el músculo liso en el interior de la pared de una vena se contrae en respuesta a las señales procedentes del sistema nervioso. La contracción provoca que la vena se endurezca, por lo que no puede contener mucha sangre y la presión interior aumenta, forzando a la sangre hacia el corazón.

Los músculos esqueléticos que se utilizan en los movimientos de las extremidades también ayudan a mover la sangre a través de las venas. Cuando estos músculos se contraen, se abultan y presionan sobre las venas, bombeando la sangre hacia el corazón (figura 33.16).

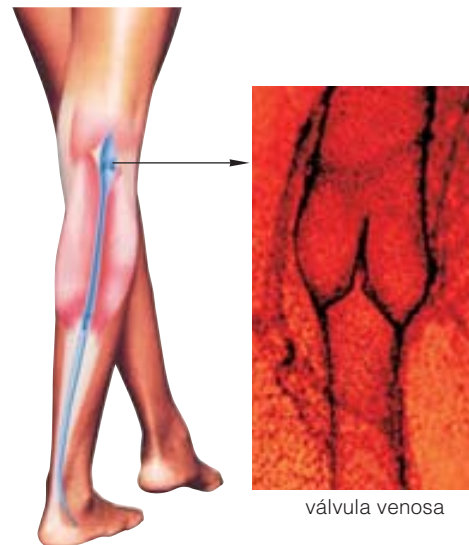
La respiración profunda inducida por el ejercicio también aumenta la presión en las venas. A medida que los pulmones y la cavidad torácica se expanden durante la inhalación, los órganos adyacentes son forzados contra las venas. Al igual que ocurre con la contracción muscular, la presión de la contracción presiona la sangre en una vena hacia adelante a través de una válvula.

### Cuando el flujo venoso se demora

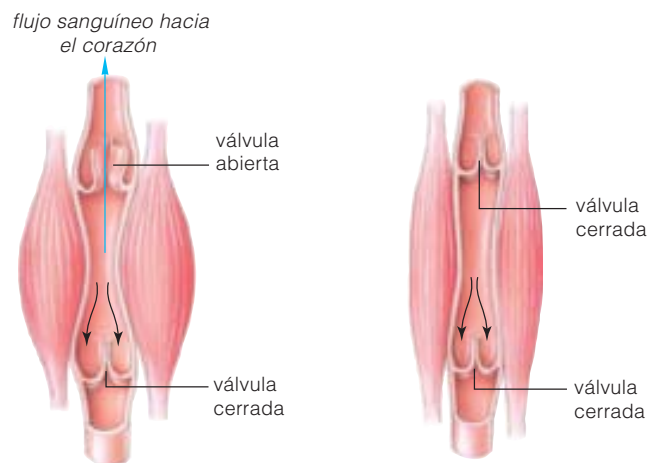
A veces una o más válvulas de las venas se dañan, provocando que la sangre se acumule en esa vena. Las válvulas dañadas en las piernas causan las venas varicosas, es decir, las venas abultadas que se hacen visibles en la superficie de la piel. El daño a las válvulas en las venas del recto o el ano causan las hemorroides. La presión sanguínea alta aumenta el riesgo de daños a las válvulas, pero existe también un componente genético.

Cuando la sangre se estanca en las venas debido al daño de la válvula o a la prolongada inactividad, se puede formar un coágulo en la vena. Un coágulo que se forma en un vaso sanguíneo y permanece allí se denomina trombo. Un coágulo que se desprende y viaja a través de los vasos hacia una nueva ubicación es un émbolo. Ambos

tipos de coágulos representan un riesgo para la salud, ya que pueden disminuir o detener el flujo sanguíneo. Por ejemplo, un émbolo que bloquea el flujo sanguíneo en el cerebro puede causar un accidente cerebrovascular, en el que mueren las células cerebrales. Una embolia en el pulmón también puede ser una amenaza para la vida.



**Figura 33.15** Las válvulas en las venas evitan el reflujo de la sangre.



Cuando los músculos esqueléticos se contraen, se abultan y ejercen presión sobre las venas vecinas. Esto acumula presión en la sangre de la vena, forzándola hacia adelante a través de las válvulas sensibles a la presión.

Cuando se relajan los músculos esqueléticos, disminuye la presión en las venas vecinas y se cierran las válvulas sensibles a la presión evitando que la sangre se mueva en sentido inverso.

**Figura 33.16** Cómo la actividad del músculo esquelético estimula el flujo de sangre a través de las venas.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones de las venas?

- Las venas son la principal reserva de sangre del cuerpo. La cantidad de sangre que se encuentra en las venas se ajusta dependiendo del nivel de actividad.
- La presión sanguínea en las venas es baja. En conjunto, las válvulas de un sentido, la actividad del músculo esquelético y la acción de los músculos respiratorios ayudan a mover la sangre hacia el corazón.

## 33.10 Trastornos cardiovasculares

› El flujo sanguíneo mantiene vivas a las células, por lo que los trastornos que la alteran tienen graves efectos sobre la salud. Afortunadamente, el riesgo de muchas enfermedades cardiovasculares se puede reducir eligiendo un estilo de vida saludable.

◀ Vínculo a HDL y LDL 3.5

### Ritmos y arritmias

Los electrocardiogramas, o ECG, registran la actividad eléctrica de un corazón que late (figura 33.17A). También pueden revelar arritmias, que son ritmos anormales del corazón (figura 33.17B-D).

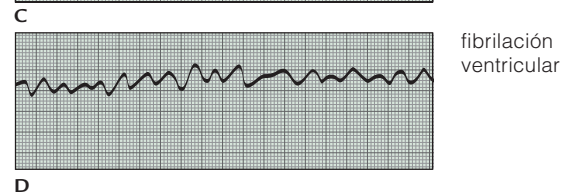
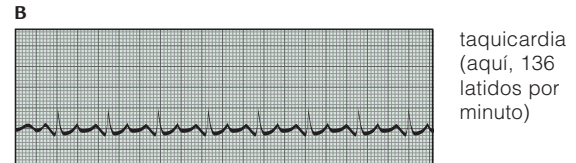
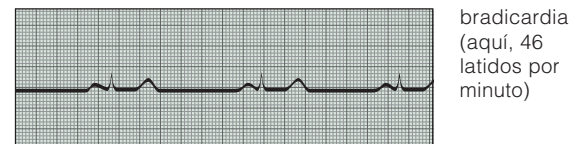
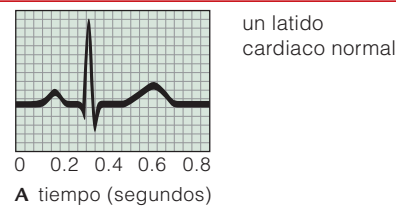
El mal funcionamiento del nodo SA provoca las arritmias.

La bradicardia es una frecuencia cardíaca en reposo por debajo del promedio. La implantación de un marcapasos artificial puede acelerar el ritmo cardíaco si decae hasta el punto en que el flujo lento perjudique la salud. Sin embargo, no toda bradicardia es un problema. Los atletas suelen tener una tasa cardíaca en reposo menor al promedio. En respuesta al ejercicio que realizan, el sistema nervioso ha ajustado la tasa de disparo de su marcapasos cardíaco a un nivel más bajo.

La taquicardia es un ritmo cardíaco más rápido de lo normal. Muchas personas experimentan palpitaciones u ocasionales episodios de taquicardia. Las palpitaciones pueden ser causadas por el estrés, las drogas como la cafeína, una glándula tiroides hiperactiva o un problema cardíaco subyacente.

La fibrilación auricular es una arritmia en la que las aurículas no se contraen normalmente, sino que tiemblan o se estremecen. Esto reduce el flujo sanguíneo y aumenta el riesgo de formación de coágulos. A las personas con fibrilación auricular a veces les dan tratamiento anticoagulante para reducir el riesgo de un accidente cerebrovascular. Un accidente cerebrovascular es una interrupción del flujo de sangre que llega a destruir las células cerebrales. La mayoría de los accidentes cerebrovasculares ocurren cuando un coágulo bloquea un vaso sanguíneo en el cerebro.

La fibrilación ventricular es una arritmia aún más peligrosa. Los ventrículos tiemblan y el bombeo falla o se detiene, causando la pérdida de la conciencia y, si no se restablece el ritmo normal, la muerte. En ocasiones un desfibrilador puede restablecer el ritmo normal del corazón activando de nuevo el nodo SA. Una persona que

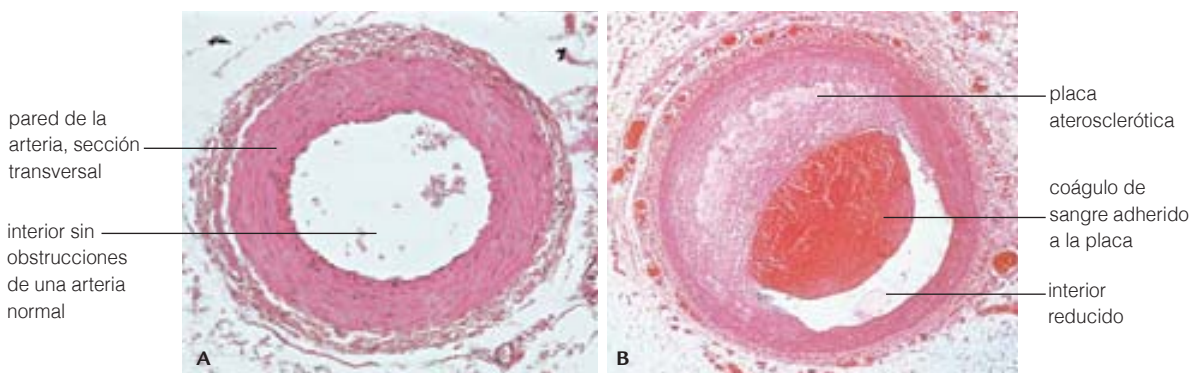


**Figura 33.17** ECG normal y anormal. Un ECG utiliza electrodos colocados en el pecho para monitorear la actividad eléctrica del corazón durante el ciclo cardíaco.

ha tenido fibrilación ventricular puede mejorar su calidad de vida mediante la implantación de un desfibrilador que puede restablecer el ritmo normal en caso de que ocurra otro episodio de este tipo.

### Aterosclerosis y enfermedad cardíaca

En la aterosclerosis, la acumulación de lípidos en la pared arterial estrecha el lumen o diámetro interior del vaso sanguíneo. Como recordarás, el colesterol desempeña un papel en este “endurecimiento de las arterias”. El cuerpo humano requiere colesterol para producir las membranas celulares, las vainas de mielina, las sales biliares y las hormonas esteroideas (sección 3.4). El hígado produce suficiente colesterol para satisfacer estas necesidades, pero se absorbe más desde los alimentos en el intestino. Las predisposiciones genéticas afectan la manera en que los cuerpos de diferentes personas reaccionan ante un exceso de colesterol en la dieta.



**Figura 33.18** Secciones de **A** una arteria normal y **B** una arteria con un lumen o diámetro interior reducido por una placa aterosclerótica. Un coágulo obstruye esta última.



La mayor parte del colesterol disuelto en la sangre está unido a proteínas portadoras. Los complejos son conocidos como lipoproteínas de baja densidad (o LDL, por sus siglas en inglés), y la mayoría de las células pueden tomarlas. Una cantidad menor está ligada a las lipoproteínas de alta densidad (o HDL). Las células en el hígado metabolizan las HDL y las utilizan en la formación de la bilis que el hígado secreta en el intestino. Tarde o temprano, la bilis sale del cuerpo en las heces.

Cuando aumenta el nivel de LDL en la sangre, también se incrementa el riesgo de aterosclerosis. La primera señal de problemas es la acumulación de lípidos en la capa endotelial de una arteria. El tejido conectivo fibroso prolifera en la zona afectada. Con el tiempo, una masa llamada placa aterosclerótica se abulta en el interior del vaso, provocando la reducción de su diámetro y retardando el flujo de la sangre (figura 33.18). Una placa endurecida puede desgastar la pared de una arteria, detonando la formación de coágulos.

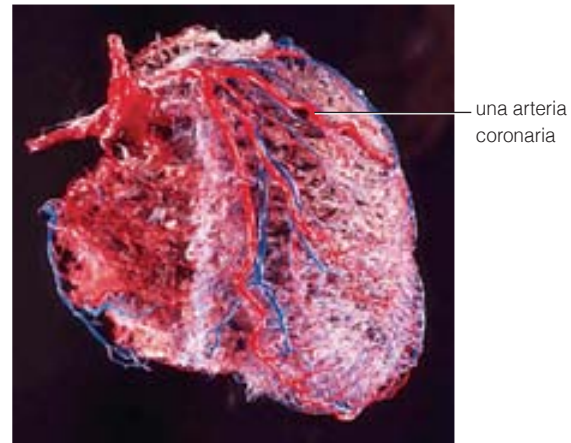
Con las enfermedades del corazón, la arterosclerosis afecta a los vasos que suministran sangre al músculo cardíaco, los cuales se muestran en la figura 33.19. Un ataque cardíaco ocurre cuando una arteria coronaria se bloquea completamente, por lo general por un coágulo. Si el bloqueo no se retira a tiempo, las células del músculo cardíaco mueren. Los medicamentos para disolver coágulos pueden restaurar el flujo de sangre si se administran menos de una hora después de la aparición de un ataque, por lo cual la persona debería recibir atención inmediata ante la sospecha de un ataque al corazón.

En la cirugía de baipás o derivación coronaria, los médicos abren el pecho de una persona y hacen uso de un vaso sanguíneo de otra parte del cuerpo (casi siempre una vena de la pierna) para desviar el suministro de sangre alrededor de la arteria coronaria obstruida (figura 33.20A). En la angioplastia con láser, se vaporizan las placas con rayos láser. En la angioplastia con globo, los médicos inflan un pequeño globo en una arteria obstruida para “aplanar” las placas. Después se inserta un tubo de malla de alambre, llamado **stent**, para mantener el vaso abierto (figura 33.20B).

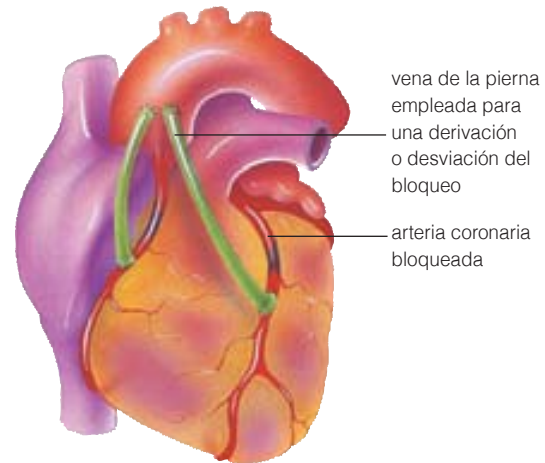
## Factores de riesgo

Las enfermedades cardiovasculares son la principal causa de muerte en Estados Unidos, donde cada año cobran la vida de cerca de un millón de personas. El consumo de tabaco encabeza la lista de factores de riesgo. Otros factores incluyen antecedentes familiares relacionados con estos trastornos, como la hipertensión, un nivel alto de colesterol, la diabetes mellitus y la obesidad. La inactividad física también aumenta el riesgo. El ejercicio regular ayuda a reducir el riesgo de enfermedades cardiovasculares, aun

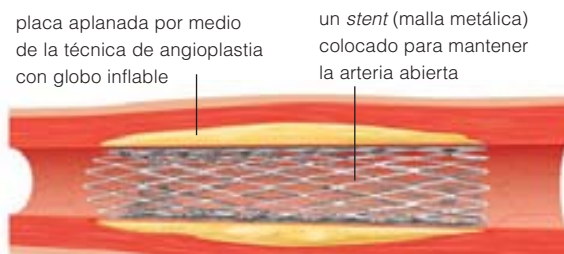
si el esfuerzo no es muy intenso. La edad y el sexo de la persona también intervienen en esta cuestión. Hasta la edad de 50 años, los hombres tienen un mayor riesgo. En ambos sexos, el riesgo de enfermedades cardiovasculares se incrementa con la edad.



**Figura 33.19** Los vasos sanguíneos más importantes para el corazón. Para hacer esta representación tridimensional fueron inyectadas resinas en los vasos y luego fueron disueltos los tejidos cardíacos.



**A** Cirugía de baipás o derivación coronaria. Las venas de otra parte del cuerpo se utilizan para desviar la sangre más allá de los bloqueos. Esta ilustración muestra un baipás doble, en el que las venas se colocan para desviar la sangre alrededor de dos arterias coronarias obstruidas.



**B** Angioplastia de globo y colocación de un *stent*. Un dispositivo de globo se infla en la arteria para abrirla y comprimir la placa, y después se deja un tubo de metal (*stent*) en el lugar para mantener la arteria abierta.

**Figura 33.20** Dos maneras de tratar las arterias coronarias obstruidas, principal causa de ataques cardíacos.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los tipos de trastornos que afectan al sistema cardiovascular?

- › Los problemas con el marcapasos cardíaco provocan arritmias.
- › La aterosclerosis estrecha los vasos sanguíneos, aumentando el riesgo de ataques cardíacos y accidentes cerebrovasculares.

## 33.11 Interacciones con el sistema linfático

- El exceso de líquido que sale de los capilares regresa a la sangre a través del sistema linfático. Este sistema también tiene un papel principal en la inmunidad, un tema sobre el cual volveremos en el próximo capítulo.
- Vínculo a Glándula timo 31.10

### Sistema linfático vascular

Una parte del sistema linfático, el **sistema vascular linfático**, está formado por los vasos que recolectan el agua y los solutos del fluido intersticial, y luego los transportan al sistema circulatorio. El sistema vascular linfático incluye los capilares y los vasos linfáticos (figura 33.21A). El fluido que se mueve a través de estos vasos es la **linfa**.

El sistema vascular linfático tiene tres funciones. En primer lugar, sus vasos son canales de drenaje para el líquido plasmático que se filtra fuera de los capilares y debe ser devuelto al sistema circulatorio. En segundo lugar, proporciona las grasas absorbidas por el intestino delgado a la sangre. En tercer lugar, transporta los desechos celulares, los agentes patógenos y las células externas hacia los ganglios linfáticos que sirven como sitios de eliminación de desechos del sistema.

#### Amígdalas

Defensa contra las bacterias y otros agentes externos

#### Conducto linfático derecho

Drena la parte superior derecha del cuerpo

#### Glándula timo

Sitio donde algunos glóbulos blancos de la sangre adquieren los medios para reconocer químicamente ciertos invasores externos específicos

#### Conducto torácico

Drena la mayor parte del cuerpo

#### Bazo

Sitio principal de producción de anticuerpos; lugar de eliminación de los glóbulos rojos viejos y los desechos externos; sitio para la formación de glóbulos rojos en el embrión

#### Algunos de los vasos linfáticos

Devuelven el exceso de fluido intersticial y solutos recuperables a la sangre

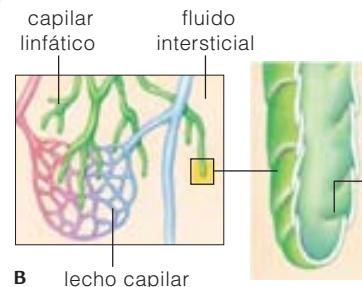
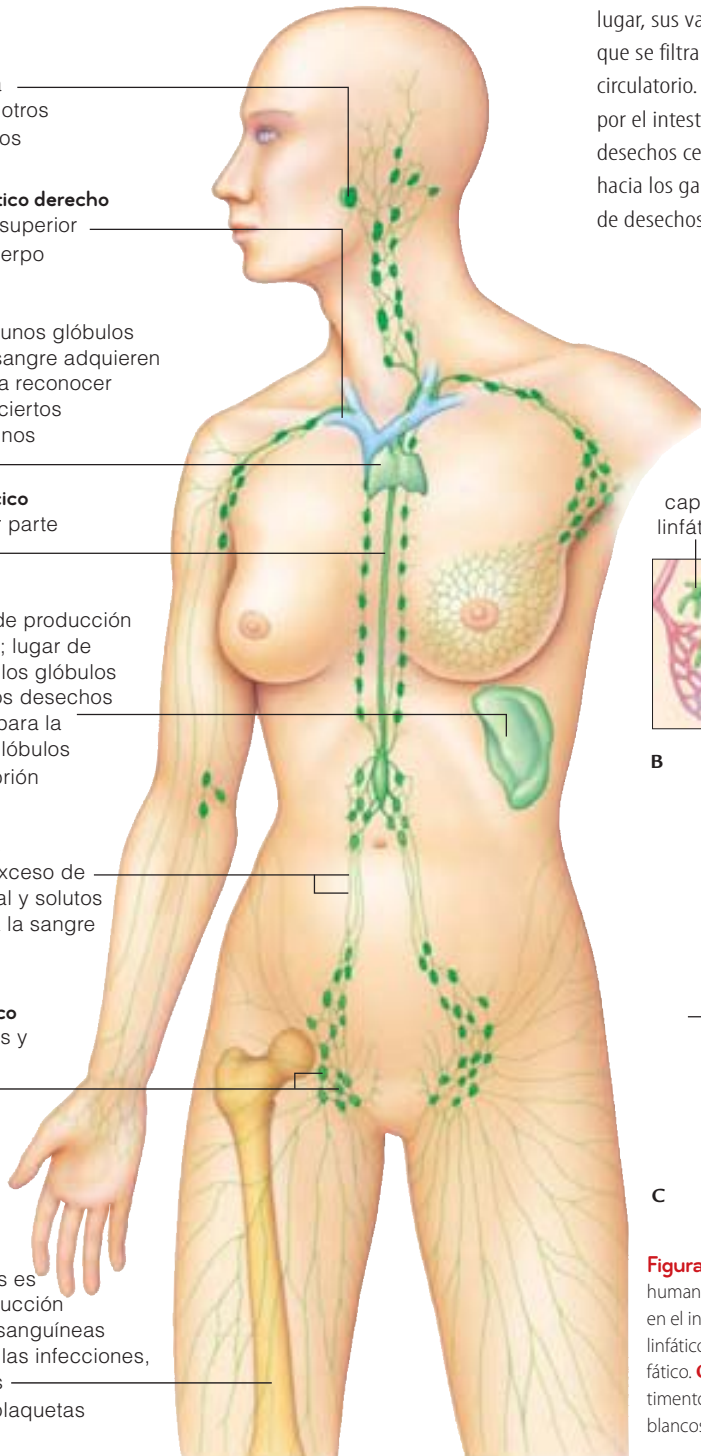
#### Algunos de los ganglios linfático

Filtran bacterias y muchos otros agentes patógenos de la linfa

#### Médula ósea

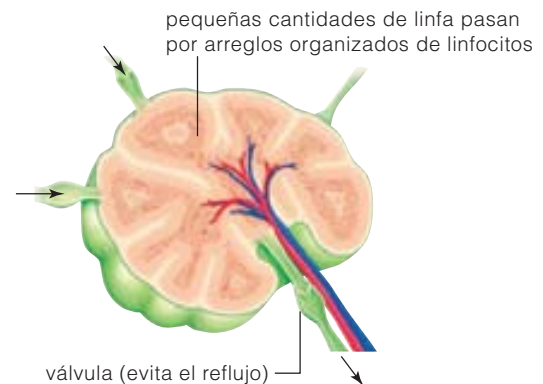
La médula en algunos huesos es el sitio de producción de las células sanguíneas que combaten las infecciones, de los glóbulos rojos y de las plaquetas

A



B lecho capilar

"válvula" en forma de aleta hecha de células superpuestas en la punta del capilar linfático



C válvula (evita el reflujo)

**Figura 33.21 Animada** **A** Componentes del sistema linfático humano y sus funciones. No se muestran los parches de tejido linfóide en el intestino delgado y en el apéndice. **B** Diagrama de los capilares linfáticos al comienzo de una red de drenaje, el sistema vascular linfático. **C** Imagen transversal de un nodo o ganglio linfático. Sus compartimentos interiores están repletos de arreglos organizados de glóbulos blancos que combaten las infecciones.

Los capilares linfáticos se encuentran cerca de los capilares sanguíneos (figura 33.21B). El líquido que se filtra desde los capilares sanguíneos y que no vuelve a entrar en ellos se traslada a los capilares linfáticos a través de las hendiduras entre las células de la pared de los capilares linfáticos.

Los capilares linfáticos se mezclan en vasos linfáticos de mayor diámetro. Dos mecanismos hacen circular la linfa a través de estos vasos. En primer lugar, lentas contracciones en forma de onda del músculo liso en las paredes de los vasos linfáticos más grandes impulsan la linfa hacia adelante. En segundo lugar, al igual que con las venas, el abultamiento de los músculos esqueléticos adyacentes ayuda a desplazar el fluido a lo largo de los mismos. Al igual que las venas, los vasos linfáticos tienen válvulas unidireccionales que impiden el reflujo.

Los vasos linfáticos más grandes convergen en conductos colectores que desembocan en las venas en la parte inferior del cuello. Cada día, estos conductos entregan casi tres litros de fluido a la circulación.

### Órganos y tejidos linfoides

La otra parte del sistema linfático interviene en las respuestas de defensa del cuerpo a las lesiones y los ataques. Conocemos sus componentes como órganos y tejidos linfoides. Estos componentes incluyen los nodos o ganglios linfáticos, el bazo y el timo, así como las amígdalas, y algunos parches de tejido en la pared del intestino delgado y en el apéndice.

Los **nodos o ganglios linfáticos** se encuentran situados en forma estratégica a intervalos a lo largo de los vasos linfáticos (figura 33.21C). Antes de entrar en la sangre, la linfa sale poco a poco a través de al menos un ganglio y es filtrada. Las masas de linfocitos que se han formado en la médula ósea ocupan las estaciones dentro de los ganglios. Cuando algo se identifica como extraño al cuerpo en un ganglio, los linfocitos se dividen rápidamente y forman ejércitos que destruyen esa amenaza.

El **bazo** es el órgano linfóide más grande, ya que tiene el tamaño de un puño en un adulto promedio. Funciona como un sitio de formación de glóbulos rojos, pero sólo en los embriones. Después del nacimiento, el bazo filtra agentes patógenos y los glóbulos rojos y las plaquetas ya desgastados en los vasos sanguíneos que se ramifican a través de él. Los glóbulos blancos fagocíticos de la sangre localizados en el bazo engullen y digieren las células alteradas del cuerpo y dan la alerta sobre las amenazas al sistema inmune. El bazo también posee células productoras de anticuerpos. El ser humano puede sobrevivir sin el bazo; a menudo éste es extirpado después de haberse dañado en accidentes automovilísticos. Sin embargo, la falta del bazo hace que una persona sea más vulnerable a las infecciones.

El timo es esencial para la inmunidad. Ya hemos hablado de su capacidad de secreción hormonal en la sección 31.10. Los linfocitos T, un tipo de glóbulo blanco, deben viajar a través del timo para diferenciarse y ser capaces de reconocer y responder a los agentes patógenos específicos.

**bazo** Órgano linfóide que filtra la sangre.

**ganglios linfáticos** Pequeña masa de tejido linfático a través del cual se filtra la linfa; contiene muchos linfocitos (células B y T).

**linfa** Fluido en el sistema vascular linfático.

**sistema vascular linfático** Sistema de vasos que recolecta el fluido intersticial y lo transporta (como linfa) a la sangre.

## Y entonces mi corazón se detuvo (una vez más)

Salvar vidas es cada vez más fácil. La RCP tradicional alterna la acción de soplar en la boca de una persona para inflar sus pulmones con la de comprimir su pecho. La necesidad del contacto boca a boca hace que muchas personas sean reacias a utilizar este método con extraños. Un nuevo método llamado RCC (resucitación cardiocerebral) se basa sólo en las compresiones torácicas. Este método puede ser tan bueno o incluso mejor que la RCP tradicional para tratar a la mayoría de las personas con un paro cardíaco repentino o que padezcan un ataque al corazón.

El aumento de la disponibilidad de los desfibriladores externos automáticos (DAE) también ayuda a salvar vidas (figura 33.22). Contar con DAE en aeropuertos, centros comerciales, escuelas, gimnasios y otros sitios, evita que una persona que sufre un paro cardíaco tenga que esperar hasta que llegue una ambulancia para recibir la desfibrilación que puede salvarle la vida.



**Figura 33.22** Desfibriladores automáticos externos. **A** Este tipo de señales en los lugares públicos indican dónde están disponibles los DAE. **B** Un DAE está diseñado para ser usado incluso por personas sin capacitación en primeros auxilios. Los comandos de voz y las imágenes instruyen al usuario para que sepa cómo y dónde colocar las almohadillas. A continuación, el dispositivo evalúa la necesidad de una desfibrilación y, si es necesario, aplica una descarga eléctrica.

**¿Cómo votarías?** Saber cómo realizar la reanimación cardiopulmonar (RCP) y utilizar un DAE puede salvar vidas. ¿Crees que esta técnica debería formar parte de los planes de estudio en las escuelas? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage-now.com](http://west.cengage-now.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones del sistema linfático y cómo interactúa con el sistema circulatorio?

- El sistema linfático apoya al sistema circulatorio y ayuda a defender al organismo contra los agentes patógenos.
- La parte vascular linfática del sistema se compone de muchos tubos que recogen el exceso de agua y de solutos del fluido intersticial y lo llevan a la sangre. También entrega las grasas absorbidas por la sangre, y transporta los agentes patógenos a los ganglios linfáticos.
- Los órganos linfoides del sistema, incluyendo los ganglios linfáticos, tienen funciones específicas en las defensas del cuerpo.



## Resumen



**Sección 33.1** Cuando el corazón deja de latir, se detiene el flujo sanguíneo y las células empiezan a morir por falta de oxígeno. La RCP puede mantener un poco de suministro de sangre oxigenada a las células, pero no puede restablecer la actividad del corazón.

Reanudar el ritmo normal requiere la descarga de un desfibrilador.



**Sección 33.2** Un **sistema circulatorio** transporta las sustancias por todo el cuerpo a través del fluido llamado **sangre**. Algunos invertebrados tienen un **sistema circulatorio abierto**; su sangre sale de los vasos y se filtra alrededor de los tejidos. En los vertebrados, un

**sistema circulatorio cerrado** limita la sangre al interior de un **corazón** y de los vasos sanguíneos. Todos los intercambios entre la sangre y el líquido intersticial se realizarán a través de las paredes de los **capilares**.

En los peces, la sangre fluye a través de un circuito simple. La evolución de un sistema de dos circuitos habría acompañado la evolución de los pulmones. El **circuito pulmonar** mueve la sangre hacia los pulmones y de regreso. El **circuito sistémico** más extenso moviliza la sangre hacia otros tejidos del cuerpo y de vuelta nuevamente.



**Sección 33.3** Los seres humanos tienen un sistema circulatorio cerrado, de dos circuitos. Cada circuito está formado por las **arterias** que llevan sangre desde el corazón hasta las **arteriolas**. La arteria más grande del cuerpo es la **aorta**. Las arteriolas alimentan a los capilares. Los capilares desembocan en **vénulas** que alimentan a las venas. Las **venas** llevan la sangre de regreso hacia el corazón.

La mayor parte de la sangre fluye a través de un solo sistema capilar, pero la sangre en los capilares intestinales fluirá más tarde a través de los capilares hepáticos. El hígado almacena nutrientes y neutraliza algunas toxinas de la sangre.



**Sección 33.4** El corazón humano es una bomba doble dividida en dos mitades, cada una con una aurícula por encima de un ventrículo. La **vena cava superior** y la **vena cava inferior** son las grandes venas que llenan la aurícula derecha. La sangre de

la aurícula derecha fluye hacia el ventrículo derecho, que bombea la sangre hacia las **arterias pulmonares** que la conducen a los pulmones. La sangre regresa a la aurícula izquierda del corazón a través de las **venas pulmonares**. La aurícula izquierda desemboca en el ventrículo izquierdo, que impulsa la sangre hacia la aorta y a través del circuito sistémico.

Durante un **ciclo cardíaco**, todas las cámaras del corazón se someten a la relajación (**diástole**) y la contracción (**sístole**) rítmicas. Sólo la contracción de los ventrículos proporciona la fuerza que impulsa el movimiento de la sangre a través de los vasos sanguíneos. La contracción de las aurículas sólo llena los ventrículos.

El **nodo sinoauricular (SA)** en la pared de la aurícula derecha es el marcapasos cardíaco. Los potenciales de acción se extienden por toda la aurícula por medio de uniones de espacios. Se propagan a los ventrículos a través del **nodo auriculoventricular (AV)**, que sirve como un puente eléctrico. El retardo entre la contracción auricular en respuesta a la señalización de SA y la contracción ventricular en respuesta a las señales que llegan a través del nodo AV, permite que los ventrículos se llenen por completo antes de que se contraigan.



**Sección 33.5** La sangre se compone de **plasma**, células sanguíneas y plaquetas. La mayor parte del plasma es agua. Los **glóbulos rojos** contienen hemoglobina, que funciona en el transporte del oxígeno. Los **glóbulos blancos** desempeñan un

papel en el mantenimiento cotidiano del tejido, así como en la reparación y la defensa contra los agentes patógenos. El número de células en un volumen dado se denomina **conteo celular**. Las **plaquetas** y la **fibrina** actúan en la **hemostasia** (coagulación). Las plaquetas y los glóbulos se derivan de las células madre en el hueso.

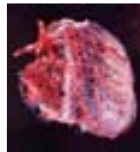


**Secciones 33.6–33.9** La **presión sanguínea** es producto de la fuerza ejercida por la contracción ventricular. Disminuye a medida que la sangre avanza a través de un circuito, y por lo regular se registra como la **presión sistólica** sobre la **presión**

**diastólica**. Las arterias de las paredes gruesas suavizan las variaciones de presión. Un **pulso** es una breve expansión de una arteria causada por la contracción ventricular. Las arteriolas son el sitio principal para la regulación del flujo a través del circuito sistémico. La **vasodilatación** de las arteriolas suministra más sangre a una región. La **vasoconstricción** disminuye el suministro de sangre.

Los capilares son el sitio de los intercambios con el fluido intersticial y tienen una capa de unas cuantas células de espesor. El flujo sanguíneo en los capilares se retarda a causa de su área transversal total. Las sustancias abandonan un capilar por difusión, por exocitosis, o viajando en el fluido que se filtra entre las células. El líquido que se filtra desde un capilar en el extremo arterial está equilibrado por la absorción osmótica del agua más cercana al extremo venoso.

Las venas regresan la sangre al corazón. La presión sanguínea en las venas es baja, pero las válvulas unidireccionales, la acción de los músculos esqueléticos y la presión ejercida durante la respiración mantienen a la sangre circulando.



**Sección 33.10** Los ritmos anormales del corazón pueden disminuir o detener el flujo de sangre. El flujo también se ve afectado cuando la aterosclerosis estrecha el interior de un vaso sanguíneo. Un estilo de vida saludable puede ayudar a prevenir la aterosclerosis.



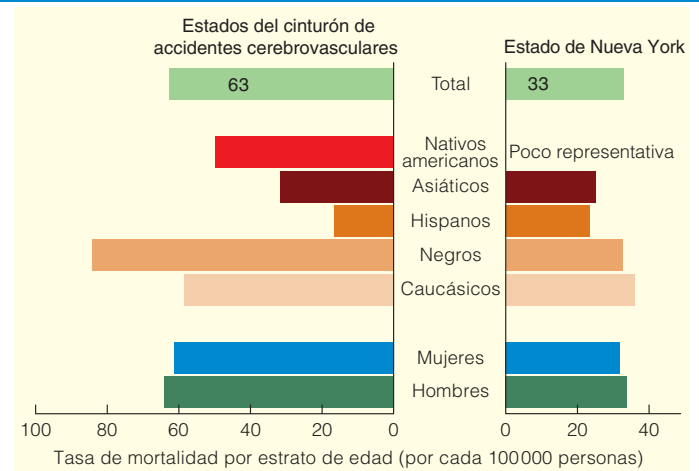
**Sección 33.11** El sistema linfático interactúa con el sistema circulatorio. El **sistema vascular linfático** absorbe el exceso de agua del líquido intersticial, así como las grasas absorbidas en el intestino, y los lleva a la sangre. También lleva los agentes patógenos de

la sangre a los ganglios linfáticos. Los **nodos** o **ganglios linfáticos** filtran la **linfa** y los glóbulos blancos de la sangre en los ganglios atacan a los agentes patógenos. El **bazo** filtra la sangre y elimina los glóbulos rojos viejos. La glándula timo es un órgano secretor de hormonas dentro del cual maduran los linfocitos T (un tipo de glóbulo blanco).

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Todos los vertebrados tienen \_\_\_\_\_.
  - a. un sistema circulatorio cerrado
  - b. un corazón de dos cámaras
  - c. pulmones
  - d. ninguna de las anteriores

**El cinturón de accidentes cerebrovasculares** Debido a la alta incidencia de las muertes por accidentes cerebrovasculares en esa región, los epidemiólogos se refieren a una franja de estados en el sureste de Estados Unidos como el “cinturón de accidentes cerebrovasculares”. Una de las hipótesis que se manejan es que esta situación se debe en gran medida a la falta de acceso a la atención médica inmediata. En comparación con otras partes del país, un número mayor de residentes en esta región viven en zonas rurales con pocos servicios médicos. La **figura 33.23** compara la tasa de muertes por derrame cerebral en los estados del cinturón de accidentes cerebrovasculares (Alabama, Arkansas, Georgia, Misisipi, Carolina del Norte, Carolina del Sur y Tennessee) con la del estado de Nueva York. También se desglosa el riesgo de muerte en cada región por grupo étnico y por sexo.



**Figura 33.23** Comparación de la tasa de mortalidad por estrato de edad debida a accidentes cerebrovasculares en los estados del “cinturón de accidentes cerebrovasculares” del sureste respecto al estado de Nueva York. Fuente: National Vital Statistics System – Mortality (NVSS-M) NCHS, CDC.

- ¿Cómo se comparan las tasas de muertes por accidente cerebrovascular de gente de color y caucásicos en la misma región?
- ¿Cómo se comparan las tasas correspondientes al estado de Nueva York?
- ¿Qué grupo tiene la mayor tasa de muertes por accidente cerebrovascular, los negros que viven en Nueva York o los blancos que viven en el cinturón de accidentes cerebrovasculares?

- ¿Estos datos apoyan la hipótesis de que la falta de acceso a la atención médica en la región del sureste provoca la elevada tasa de mortalidad por accidentes cerebrovasculares?

- La sangre fluye a través de dos circuitos completamente separados en \_\_\_\_\_.
  - pájaros
  - mamíferos
  - peces
  - a y b
- El circuito que transporta sangre hacia y desde los pulmones es: \_\_\_\_\_.
  - la sangre que fluye directamente desde la aurícula izquierda hasta la aorta
  - la sangre que fluye directamente desde la aurícula izquierda hasta el ventrículo izquierdo
  - la sangre que fluye directamente desde la aurícula izquierda hasta las arterias pulmonares
  - la sangre que fluye directamente desde la aurícula izquierda hasta las venas pulmonares
- La parte fluida de la sangre es \_\_\_\_\_.
  - el plasma
  - los glóbulos rojos
  - los glóbulos blancos
  - los plaquetas
- Las plaquetas intervienen en \_\_\_\_\_.
  - el transporte de oxígeno
  - la hemostasia
  - la regulación térmica
  - a y b
- La mayor parte del oxígeno en la sangre se transporta \_\_\_\_\_.
  - en los glóbulos rojos
  - en los glóbulos blancos
  - unido a la hemoglobina
  - a y c
- La sangre fluye directamente desde la aurícula izquierda hasta \_\_\_\_\_.
  - la aorta
  - el ventrículo izquierdo
  - la aurícula derecha
  - las arterias pulmonares
- La contracción que dirige el flujo de la sangre a través de la aorta y las arterias pulmonares es de \_\_\_\_\_.
  - las aurículas
  - los ventrículos
  - las aurículas y los ventrículos
  - las aurículas y las arterias pulmonares
- La presión sanguínea es mayor en \_\_\_\_\_ y menor en \_\_\_\_\_.
  - las arterias; las venas
  - las arteriolas; las vénulas
  - las venas; las arterias
  - los capilares; las arteriolas
- En reposo, el mayor volumen de sangre se encuentra en \_\_\_\_\_.
  - las arterias
  - las venas
  - los capilares
  - las arteriolas
- ¿Cuál de las cámaras del corazón humano tiene la pared más gruesa?
  - la aurícula izquierda
  - la aurícula derecha
  - el ventrículo izquierdo
  - el ventrículo derecho
- Una \_\_\_\_\_ pulmonar transporta sangre pobre en oxígeno.
  - arteria
  - vena
  - arteriola
  - vénula
- Los ganglios linfáticos filtran \_\_\_\_\_.
  - la sangre
  - la linfa
  - el plasma
  - todas las anteriores

- ¿Cuál es más peligrosa?
  - la fibrilación auricular
  - la fibrilación ventricular
- Relaciona los componentes con sus funciones.
 

___ capilar	a. filtra los agentes patógenos
___ ganglio linfático	b. marcapasos cardíaco
___ aurícula	c. vasos con válvulas
___ ventrículo	d. arteria más grande
___ nodo SA	e. cámara del corazón con pared delgada
___ venas	f. sitio de intercambio
___ aorta	g. contracciones que dirigen la circulación de la sangre

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW**.\*

## Pensamiento crítico

- Algunos estudios sugieren que los vuelos a grandes distancias incrementan el riesgo de la formación de trombos. Los médicos recomiendan que las personas que viajan frecuentemente en aeronaves tomen suficientes líquidos y caminen en forma periódica a lo largo de la cabina. Explique por qué estas precauciones disminuyen el riesgo de la formación de coágulos.
- El músculo cardíaco tiene más mitocondrias que el músculo esquelético y que el músculo liso. ¿Por qué el músculo cardíaco puede tener requerimientos de energía mayores que los de otros músculos?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW**.\*

➤ Sistemas circulatorios de los animales; Sistema cardiovascular humano; Corazón humano; Ciclo cardíaco; Conducción cardíaca; Medición de la presión sanguínea; Sistema linfático.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo vuelve a analizar las bacterias y los virus (secciones 4.5, 19.2) y sus hospederos (19.1). Los conceptos de estructura y función celulares (4.4, 4.8, 4.11, 5.8, 7.6), ósmosis (5.6), ADNc (15.2), señalización celular (28.9, 31.2) y genética (13.5) son importantes para entender cómo el cuerpo combate contra los invasores del ambiente interno (28.2). Los epitelios (28.3) y la piel (28.8), así como los sistemas circulatorio y linfático (33.5, 33.8, 33.11), se presentan de nuevo en el contexto de las enfermedades (15.10, 29.9, 33.10).



### Defensas inmunológicas

El cuerpo de los vertebrados cuenta con tres líneas de defensas inmunológicas: las barreras de superficie, así como la inmunidad natural y la inmunidad adaptativa.

Los glóbulos blancos y las moléculas de señalización actúan en todas las respuestas inmunes.



### Barreras de superficie

Las superficies externas del cuerpo entran en contacto constante con los microbios patógenos. Las barreras físicas, mecánicas y químicas evitan que la mayoría de los microbios entren en los tejidos del cuerpo.



# 34 Inmunidad

## 34.1 El último deseo de Frankie

Para octubre del 2000, Frankie McCullough sabía desde hace unos cuantos meses que algo no estaba bien. No se había realizado un examen médico anual en muchos años; después de todo, ella sólo tenía 31 años de edad y había gozado de buena salud toda su vida. Nunca se le ocurrió dudar de su propia invencibilidad hasta el momento en que vio el cambio en el rostro del médico a medida que examinaba el cuello de su útero.

El cuello (cérvix) es la parte más baja del útero, o matriz. Las células del cuello del útero pueden convertirse en cancerosas, pero el proceso suele ser lento. Las células pasan por varias etapas precancerosas que son detectables mediante pruebas rutinarias como el Papanicolaou. Las células precancerosas, e incluso cancerosas en etapa temprana, pueden eliminarse desde el cuello uterino, o cérvix, antes de que se propaguen a otras partes del cuerpo. Sin embargo, muchas mujeres, como Frankie, no aprovechan la ventaja de hacerse exámenes regulares. Las que terminan en el consultorio del ginecólogo con dolor o sangrado pueden estar experimentando los síntomas del cáncer avanzado cervicouterino, cuyo tratamiento sólo ofrece una probabilidad de 9 por ciento de supervivencia. Alrededor de 3600 mujeres mueren de cáncer uterino cada año en Estados Unidos. Muchas más mueren en lugares donde las pruebas ginecológicas de rutina no son comunes.

¿Cuál es la causa del cáncer? Por lo menos en el caso del cáncer de útero, sabemos la respuesta a esa pregunta: células sanas del cuello uterino se transforman en cancerosas por la infección con el virus del papiloma humano (VPH). El VPH es un virus de ADN que infecta la piel y las membranas mucosas. Hay alrededor de 100 tipos diferentes de VPH; unos cuantos causan las verrugas en las manos o los pies, o en la boca. Cerca de otros 30 que infectan el área genital en ocasiones causan verrugas genitales, pero por lo general no hay síntomas de infección. El VPH genital se transmite fácilmente por contacto sexual. Al menos 80 por ciento de las mujeres ya han sido infectadas con el VPH a la edad de 50 años.

Una infección genital por el VPH usualmente desaparece por sí sola, pero no siempre. La infección persistente con una de las cerca de 10 cepas es el principal factor de riesgo para el cáncer cervicouterino (figura

34.1). Los tipos 16 y 18 son particularmente peligrosos: uno de estos dos tipos se encuentra en más de 70 por ciento de todos los cánceres cervicouterinos.

En el 2006, la FDA aprobó Gardasil, una vacuna contra cuatro tipos de VPH genital, incluyendo los tipos 16 y 18. La vacuna previene el cáncer cervicouterino producido por estas cepas de VPH. Es más eficaz en niñas que aún no son sexualmente activas, ya que tienen menos probabilidades de haberse infectado con el VPH.



**Figura 34.1** El VPH y el cáncer cervicouterino.

*Página anterior*, una prueba de Papanicolaou revela células del cuello uterino infectadas por el VPH entre las células normales del cuello uterino. Las células infectadas han aumentado, a menudo como múltiples núcleos rodeados por una zona despejada. Estos cambios a veces conducen al cáncer cervicouterino, que es tratable si se detecta a tiempo.

*Izquierda*, Frankie McCullough (saludando) murió de cáncer cervicouterino en el 2001.

La vacuna contra el VPH llegó demasiado tarde para Frankie McCullough. A pesar de los tratamientos de radiación y la quimioterapia, el cáncer cervicouterino se extendió muy rápido. Ella murió en el 2001, dejando un deseo para otras personas: la toma de conciencia. “Si hay una cosa que pudiera decirle a una mujer joven para convencerla de que se haga un examen anual, sería que no suponga que su juventud la protegerá. El cáncer no discrimina, sino que atacará al azar, y la detección temprana es la respuesta.” Ella estaba en lo cierto. Casi todas las mujeres recién diagnosticadas con cáncer invasivo en el cuello uterino no se habían realizado la prueba de Papanicolaou en cinco años. Muchas nunca se han realizado uno.

Las pruebas de Papanicolaou, las vacunas contra el VPH y otros exámenes y tratamientos médicos son los beneficios directos para nuestra creciente comprensión de la interacción del cuerpo humano con sus agentes patógenos.



### Inmunidad natural

La respuesta inmune natural implica un conjunto de defensas generales e inmediatas. Los glóbulos blancos fagocíticos de la sangre, las proteínas plasmáticas, la inflamación y la fiebre se deshacen rápidamente de la mayoría de los invasores del cuerpo.



### Inmunidad adaptativa

En una respuesta inmune adaptativa, los glóbulos blancos de la sangre interactúan para destruir los patógenos específicos o las células alteradas. Los anticuerpos y otros receptores de antígenos son fundamentales para este tipo de respuestas.



### Inmunidad en nuestras vidas

Las vacunas son una parte importante de cualquier programa de salud. Las alergias, inmunodeficiencias y enfermedades autoinmunes son el resultado de los mecanismos inmunológicos deficientes o infecciones.

- › En los vertebrados, los sistemas inmunes natural y adaptativo trabajan en conjunto para combatir las infecciones y las lesiones.
- ◀ Vínculos a Fagocitosis 5.8, Coevolución de patógenos y hospederos 19.1, Señalización intercelular 31.2, Células sanguíneas 33.5

### Evolución de las defensas del organismo

Los seres humanos con frecuencia se cruzan en sus caminos con una enorme variedad de virus, bacterias, hongos, gusanos parásitos y otros agentes patógenos, pero no necesitas perder el sueño por esto. Los seres humanos han coevolucionado con estos patógenos, por lo que tenemos defensas que protegen el cuerpo de ellos.

La evolución de la **inmunidad**, la capacidad de un organismo para resistir y luchar contra las infecciones, comenzó mucho antes que los eucariontes pluricelulares evolucionaran. Las mutaciones en los genes de las proteínas de membrana introdujeron nuevos patrones moleculares que eran únicos en las células de un tipo dado. A medida que la pluricelularidad evolucionaba, también lo hacían los mecanismos de identificación de los patrones propios, o pertenecientes a su propio cuerpo.

Hace mil millones de años, el reconocimiento de lo ajeno también había evolucionado. Las células de todos los eucariontes pluricelulares modernos tienen una serie de receptores que, en conjunto, pueden reconocer alrededor de 1000 diferentes señales ajenas, que se conocen como patrones moleculares asociados a patógenos (PAMP). Como su nombre lo indica, los PAMP se producen principalmente sobre, o en los agentes patógenos. Incluyen algunos de los componentes de las paredes celulares bacterianas, proteínas de flagelados y pilus, los ARN de doble cadena únicos para algunos virus, etc. Cuando los receptores de una célula se unen a un PAMP, desencadenan una serie de respuestas inmediatas de defensa general. Por ejemplo, en los mamíferos, la unión desencadena la activación del complemento. El **complemento** es un conjunto de proteínas que circulan en forma inactiva en todo el cuerpo. El complemento activado puede destruir las células invasoras o marcarlas para su absorción por las células fagocíticas.

Los receptores de patrones y las respuestas que desencadenan son parte de la **inmunidad natural**, un conjunto de defensas rápidas y generales contra las infecciones. Todos los organismos pluricelulares comienzan sus vidas con estas defensas, que por lo general no cambian durante la vida del individuo.



**Figura 34.2** Una barrera física para las infecciones: la mucosidad y la acción mecánica de los cilios evitan que los agentes patógenos se afiancen en las vías respiratorias que se dirigen hacia los pulmones. Las bacterias y otras partículas quedan atrapadas en el moco secretado por las células caliciformes (*dorado*). Los cilios (*rosa*) de otras células barren la mucosidad hacia la garganta para su posterior eliminación.

Los vertebrados tienen otra serie de defensas que se llevan a cabo por células, tejidos y proteínas que interactúan. Esta **inmunidad adaptativa**, adapta las defensas inmunes a una amplia gama de agentes patógenos específicos que un individuo puede encontrar durante su vida. La inmunidad adaptativa es activada por el **antígeno**, que es un PAMP o cualquier otra molécula o partícula reconocida por el cuerpo como extraña. La **tabla 34.1** compara las inmunidades adaptativa y natural.

### Tres líneas de defensa

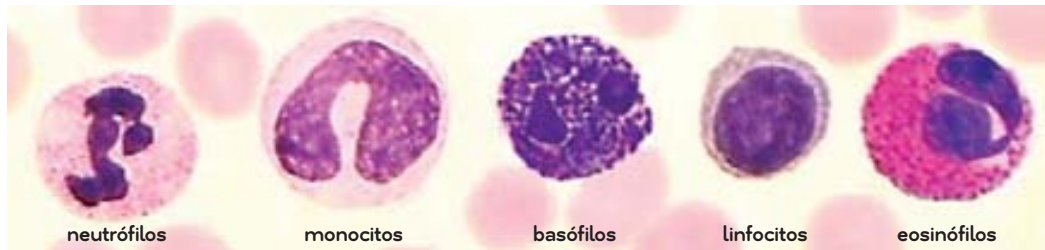
Los mecanismos de la inmunidad adaptativa evolucionaron en el contexto de la inmunidad natural. Alguna vez se llegó a pensar que los dos sistemas funcionaban en forma independiente uno del otro, pero ahora sabemos que funcionan en conjunto. De este modo, describimos ambos sistemas juntos en función de tres líneas de defensa. La primera línea incluye las barreras físicas, químicas y mecánicas que mantienen a los agentes patógenos fuera del cuerpo (**figura 34.2**). La inmunidad natural, la segunda línea de defensa, comienza después de que el tejido es dañado, o después de que se detecta el antígeno en el interior del cuerpo. Sus mecanismos de respuesta general se deshacen muy rápido de muchos invasores del cuerpo. La activación de la inmunidad natural desencadena la tercera línea de defensa: la inmunidad adaptativa. Los leucocitos o glóbulos blancos se dividen para formar enormes poblaciones que se dirigen hacia un antígeno específico y destruyen cualquier cosa que lo lleve consigo. Algunos de los glóbulos blancos de la sangre persisten después de que termina la infección. Si el mismo antígeno regresa, estas células de memoria organizan una respuesta secundaria.

### Defensores

Los glóbulos blancos llevan a cabo toda la respuesta inmune. Muchos tipos circulan a través del cuerpo en la sangre y la linfa; unos cuantos se muestran en la **figura 34.3**. Otros colonizan los nódulos o ganglios linfáticos, el bazo y otros tejidos. Algunos glóbulos blancos de la sangre son fagocíticos, lo que

**Tabla 34.1** Comparación entre las inmunidades innata y adaptativa

	Inmunidad natural	Inmunidad adaptativa
Tiempo de respuesta	Inmediato	Alrededor de una semana
Cómo se detecta el antígeno	Conjunto fijo de receptores para los patrones moleculares asociados a patógenos (PAMP)	Receptores de antígenos producidos por recombinaciones de genes
Especificidad	Alrededor de 1000 PAMP	Miles de millones de antígenos
Persistencia	Ninguna	A largo plazo



**Figura 34.3** Una formación de leucocitos (glóbulos blancos) teñidos para mostrar detalles estructurales, como los gránulos citoplasmáticos que contienen enzimas, toxinas y moléculas de señalización.

significa que se movilizan alrededor de otras células y las engullen. Todos son secretores. Las secreciones incluyen **citocinas**, que son polipéptidos y proteínas que utilizan las células del sistema inmune para comunicarse entre sí. La comunicación intercelular permite que los glóbulos blancos de la sangre coordinen sus actividades durante la respuesta inmune. Las citocinas de los vertebrados incluyen a las interleucinas, los interferones y los factores de necrosis tumoral.

Diferentes tipos de glóbulos blancos están especializados para tareas específicas, como la fagocitosis. Los **neutrófilos** son las más abundantes de las células fagocíticas circulantes. Los **macrófagos** fagocíticos que patrullan los fluidos de los tejidos son monocitos maduros, los cuales rondan en la sangre. Las **células dendríticas** son fagocitos que alertan al sistema inmune adaptativo sobre la presencia de antígenos en los tejidos sólidos.

Algunos glóbulos blancos de la sangre tienen gránulos, que son vesículas secretoras que contienen citocinas, enzimas destructoras, toxinas y moléculas de señalización locales. La célula libera el contenido de sus gránulos (degranulación) en respuesta a un estímulo disparador como la unión a un antígeno. Los **eosinófilos** señalan a los parásitos que son demasiado grandes para la fagocitosis.

**antígeno** Molécula o partícula que el sistema inmunitario reconoce como ajena. Desencadena una respuesta inmune.

**basófilo** Glóbulo blanco circulante; interviene en la inflamación.

**célula dendrítica** Glóbulo blanco fagocítico que patrulla los fluidos de los tejidos; tipo principal de célula presentadora de antígeno.

**célula NK** Célula asesina natural. Linfocito que puede destruir las células cancerosas que son indetectables por las células T citotóxicas.

**célula T** Linfocito T. Linfocito central para la inmunidad adaptativa; algunos tipos tienen como blanco las células enfermas del cuerpo.

**célula T citotóxica** Linfocito que mata las células infectadas o cancerosas.

**células B** Linfocitos B. Linfocitos que pueden producir anticuerpos.

**citocinas** Moléculas de señalización secretadas por las células inmunes de los vertebrados.

**complemento** Conjunto de proteínas que circulan en forma inactiva en la sangre como parte de la inmunidad natural.

**eosinófilo** Glóbulo blanco que se dirige a los parásitos pluricelulares.

**inmunidad** La capacidad del cuerpo para resistir y luchar contra las infecciones.

**inmunidad adaptativa** En los vertebrados, el conjunto de las defensas inmunológicas que pueden adaptarse a los agentes patógenos específicos que se encuentran por un organismo durante su vida.

**inmunidad natural** Conjunto de las defensas fijas innatas generales contra las infecciones.

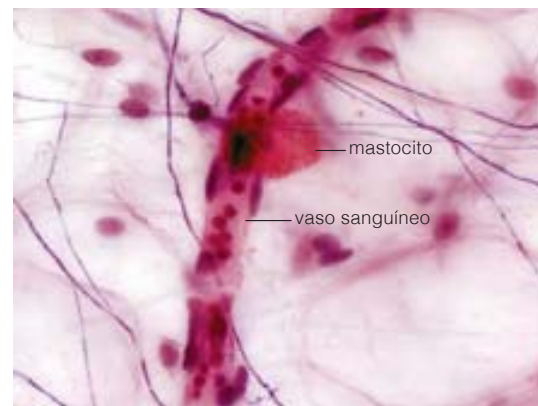
**macrófago** Glóbulo blanco fagocítico que ronda por los fluidos de los tejidos.

**mastocito** Glóbulo blanco que se encuentra anclado en muchos tejidos; es un factor en la inflamación.

**neutrófilo** Glóbulo blanco fagocítico circulante.

Los **basófilos** y **mastocitos** liberan sustancias contenidas en sus gránulos en respuesta a la lesión o al antígeno. A diferencia de la mayoría de los otros leucocitos, los mastocitos no circulan, sino que se quedan anclados en los tejidos (figura 34.4). Los mastocitos a menudo están estrechamente asociados con los nervios, y efectúan degranulación en respuesta a la somatostatina y otros polipéptidos que actúan en los sistemas endocrino y nervioso.

Los linfocitos son una categoría especial de glóbulos blancos que son fundamentales para la inmunidad adaptativa. Las **células B** (linfocitos B) y **células T** (linfocitos T) tienen la capacidad colectiva de reconocer miles de millones de antígenos específicos. Existen varios tipos de células T. Uno de los tipos, la **célula T citotóxica**, puede matar a las células del cuerpo infectadas o cancerosas. Los linfocitos llamados **células NK** (por *natural killer*, “asesinas naturales” en inglés) matan las células cancerosas del cuerpo que son indetectables por las células T citotóxicas.



**Figura 34.3** Mastocitos. Anclados en los tejidos cerca de los vasos sanguíneos, los nervios y las membranas mucosas que rodean las superficies de las fronteras exteriores, los mastocitos efectúan la degranulación en respuesta a la lesión o al antígeno, así como también a las señales procedentes del sistema nervioso. La micrografía muestra un mastocito en el tejido conectivo suelto.

### Para repasar en casa ¿Qué es la inmunidad?

- ▶ El sistema inmune natural es un conjunto de defensas generales contra un número fijo de antígenos. No se modifica durante toda la vida de un individuo.
- ▶ La inmunidad adaptativa de los vertebrados es un sistema de defensas que pueden dirigirse específicamente a miles de millones de antígenos diferentes.
- ▶ Los glóbulos blancos son fundamentales para ambos sistemas; las moléculas de señalización, como las citocinas, integran sus actividades.



## 34.3 Barreras de superficie

- › Un agente patógeno puede provocar una infección solamente si entra al ambiente interno al penetrar la piel u otras barreras protectoras en las superficies del cuerpo.
- ◀ Vínculos a Bacterias y biopelículas 4.5, Uniones estrechas 4.11, Fermentación 7.6, Ambiente interno 28.2, Epitelio 28.3, Folículos pilosos y la piel 28.8, Aterosclerosis 33.10

Tu piel está en contacto permanente con el ambiente externo, por lo que recoge muchos microorganismos. Normalmente está llena de cerca de unos 200 diferentes tipos de levaduras, protozoos y bacterias. Si te bañaras o ducharas hoy, habría probablemente miles de microorganismos en cada centímetro cuadrado de tus superficies externas. Si no lo hicieras, podría haber miles de millones. Ellos tienden a prosperar en áreas cálidas y húmedas, como entre los dedos de los pies. Enormes poblaciones habitan en las cavidades y conductos que se abren en la superficie del cuerpo, incluyendo los ojos, la nariz, la boca, así como en las aberturas anal y genital.

Los microorganismos que a menudo viven en las superficies del cuerpo humano, incluyendo las cavidades y conductos interiores del tracto digestivo y respiratorio, se llaman **flora normal** (figura 34.5). Nuestras superficies les proporcionan un ambiente estable, y nutrientes. A cambio, sus poblaciones impiden la colonización de especies más peligrosas (y penetrantes) en la superficie del cuerpo, nos ayudan a digerir los alimentos y elaboran los nutrientes de los que dependemos, incluyendo una vitamina (B<sub>12</sub>) a cargo únicamente de las bacterias.

La flora normal es útil sólo en la superficie del cuerpo, ya que pueden causar o empeorar muchos trastornos cuando invaden los tejidos. Considera la posibilidad de un componente importante de la flora normal, *Propionibacterium acnes* (figura 34.5B), una bacteria que se alimenta de sebo. El sebo es una mezcla de grasas, ceras y glicéridos que lubrica el cabello y la piel. Las glándulas de la piel secretan sebo en los folículos pilosos. Durante la pubertad, el aumento de los niveles de las hormonas esteroides desencadena un incremento en la producción de sebo. El exceso de sebo se combina con las células muertas y desechadas de la piel, y bloquea las aberturas de los folículos pilosos. *P. acnes* puede sobrevivir sobre la superficie de la piel, pero prefiere hábitats anaerobios, como el interior de los folículos pilosos bloqueados. Allí, se multiplican

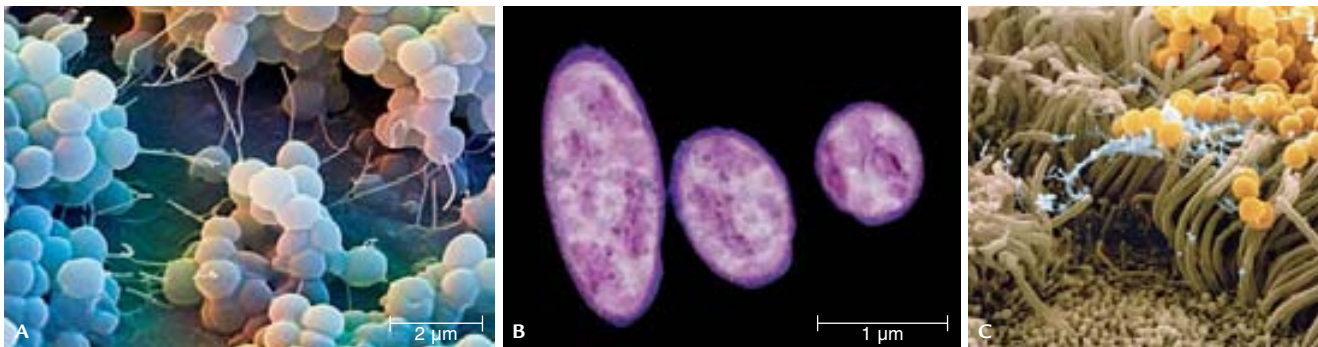


**Figura 34.6** Placa. *Izquierda*, micrografía de las cerdas del cepillo dental frotando la placa en la superficie de un diente. *Derecha*, una de las especies de bacterias en la placa, *Streptococcus mutans*, es un importante contribuyente a la caries dental y la periodontitis.

hasta llegar a cantidades enormes. Las secreciones de las florecientes poblaciones de *P. acnes* se filtran en los tejidos internos, lo que causa inflamación en el tejido alrededor de los folículos. Las pústulas resultantes se llaman acné.

Algunas de las cerca de 400 especies de la flora normal en la boca son la causa de la **placa** dental, una biopelícula gruesa conformada por varias bacterias y arqueas ocasionales, sus productos extracelulares y glucoproteínas de la saliva. La placa se adhiere firmemente a los dientes (figura 34.6). Algunas de las bacterias de la placa son fermentadoras. El ácido láctico que producen disuelve los minerales que componen el diente, lo que resulta en orificios llamados cavidades.

En las personas jóvenes y saludables, las uniones estrechas por lo regular sellan el epitelio de las encías y los dientes. Este cierre hermético impide que los microorganismos de la boca entren en el tejido de las encías. A medida que envejecemos, el tejido conectivo debajo del epitelio se adelgaza, por lo que el sello entre las encías y los dientes se debilita. Se forman bolsas profundas y tiende a acumularse en ellos una colección desagradable de bacterias anaerobias y arqueas. Los microorganismos segregan enzimas destructoras y ácidos que provocan la inflamación de los tejidos de las encías que los rodean, una enfermedad llamada periodontitis. *Porphyromonas gingivalis* es una de esas especies anaerobias. Junto



**Figura 34.5** Ejemplos de flora normal. **A** *Staphylococcus epidermidis*, un colonizador común de la piel humana. **B** *Propionibacterium acnes*, el causante bacteriano del acné. **C** Células de *Staphylococcus aureus* (amarillo) atrapadas en el moco secretado por las células epiteliales nasales humanas. *S. aureus* es un habitante común de la piel humana y de las mucosas de la boca, la nariz, la garganta y los intestinos. También es la principal causa de enfermedad bacteriana en los seres humanos.

**Tabla 34.2** Ejemplos de barreras de superficie

<b>Física</b>	La piel intacta y los epitelios que recubren los conductos y las cavidades, como el intestino y las cuencas de los ojos; poblaciones establecidas de flora normal
<b>Mecánica</b>	Moco; la acción tipo barredora de los cilios; la acción de lavado de las lágrimas, la saliva, la orina, la diarrea
<b>Química</b>	Secreciones (sebo, otros recubrimientos cerosos), el bajo pH de la orina, los jugos gástricos, los tractos urinario y vaginal, la lisozima

con todas las otras especies de bacterias orales asociadas con la periodontitis, *P. gingivalis* se encuentra también en la placa aterosclerótica. Las heridas periodontales son una puerta abierta para el sistema circulatorio y sus arterias. Se sabe ahora que la aterosclerosis es una enfermedad inflamatoria. El papel que desempeñan los microorganismos orales en la aterosclerosis aún no está claro, pero una cosa es cierta: contribuyen a la inflamación que estimula la enfermedad de las arterias coronarias.

Otras enfermedades graves relacionadas con la flora normal incluyen la neumonía, las úlceras, la colitis, la tosferina, la meningitis, los abscesos de pulmón y del cerebro, así como el cáncer del colon, del estómago e intestinal. El agente bacteriano del tétanos, *Clostridium tetani*, pasa a través de nuestros intestinos con tanta frecuencia que se considera un habitante normal. La bacteria responsable de la difteria, *Corynebacterium diphtheriae*, fue flora normal de la piel antes del uso generalizado de la vacuna que erradicó la enfermedad. *Staphylococcus aureus*, un residente de la piel humana y las mucosas de la boca, la nariz, la garganta y los intestinos (figura 34.5C), es también una causa principal de la enfermedad bacteriana humana. Las cepas resistentes a los antibióticos de *S. aureus* se han generalizado. Una especie particularmente peligrosa, el SARM (*S. aureus* resistente a la meticilina), es resistente a una amplia gama de antibióticos. El SARM es ahora un residente permanente de la mayoría de los hospitales en todo el mundo.

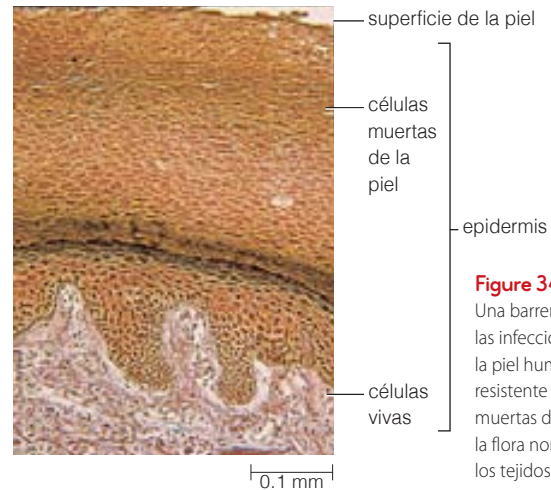
## Barreras contra la infección

En contraste con las superficies del cuerpo, la sangre y los fluidos de los tejidos de las personas saludables están normalmente estériles (libres de microorganismos). Las barreras de superficie (tabla 34.2) por lo general evitan que la flora normal entre en el ambiente interno del cuerpo. La epidermis, la resistente capa exterior de la piel de los vertebrados, es un ejemplo de una barrera de superficie (figura 34.7). Los microorganismos prosperan en la

**flora normal** Microorganismos que normalmente viven en las superficies del cuerpo humano, incluyendo los conductos interiores y las cavidades del tracto digestivo y respiratorio.

**lisozima** Enzima antibacteriana que se produce en las secreciones del cuerpo, como el moco.

**placa** En los dientes, una biopelícula gruesa compuesta de bacterias, sus productos extracelulares, así como proteínas de la saliva.



**Figure 34.7 Animada**  
Una barrera de superficie contra las infecciones: la epidermis de la piel humana. Su capa gruesa, resistente al agua, de células muertas de la piel impide que la flora normal llegue a penetrar los tejidos internos.

superficie aceitosa y resistente al agua de la piel, pero rara vez penetran la gruesa epidermis.

Los finos tejidos epiteliales que recubren los conductos y cavidades interiores del cuerpo también cuentan con barreras de superficie. La mucosidad pegajosa secretada por las células de estos recubrimientos puede atrapar a los microorganismos. El moco contiene **lisozima**, una enzima que mata a las bacterias. En los senos nasales y el tracto respiratorio, los movimientos coordinados de los cilios barren hacia el exterior a los microorganismos atrapados, antes de que tengan la oportunidad de romper las delicadas paredes de estas estructuras.

Los microorganismos que normalmente habitan en la boca resisten a la lisozima en la saliva. Aquellos que son ingeridos por lo regular son destruidos por el fluido gástrico, un potente brebaje de enzimas digestoras de proteínas y ácido en el estómago. Los que sobreviven para llegar al intestino delgado generalmente mueren por las sales biliares. Los microorganismos resistentes que logran llegar al intestino grueso tienen que competir con cerca de 500 especies residentes que se han especializado para vivir allí y que ya han establecido grandes poblaciones. Cualquiera que desplace a la flora normal suele ser arrastrado por la diarrea.

El ácido láctico producido por *Lactobacillus* ayuda a mantener el pH vaginal fuera del intervalo de tolerancia de la mayoría de los hongos y otras bacterias. La acción de lavado del acto de orinar por lo general detiene la colonización de los agentes patógenos en las vías urinarias.

## Para repasar en casa ¿Qué impide que los microorganismos siempre presentes se introduzcan en el ambiente interno del cuerpo?

- Barreras superficiales evitan que los microorganismos que habitan o tienen contacto en las superficies de los vertebrados invadan el ambiente interno.
- La epidermis resistente de la piel es una barrera. El moco, la lisozima y a menudo la acción de barrido de los cilios dan protección a los revestimientos más suaves de los conductos y cavidades internos.
- Las poblaciones residentes de la flora normal impiden que los microorganismos más peligrosos colonicen las superficies internas y externas del cuerpo.

- › Los animales nacen con una inmunidad natural, que incluye la fagocitosis, el complemento, la inflamación y la fiebre.
- › Mecanismos de inmunidad natural son defensas rápidas y generales contra los microorganismos invasores.
- ◀ Vínculos a Ósmosis 5.6, Lisis 19.2, Efectores 28.9, Moléculas de señalización local 31.2, Sangre 33.5, Función capilar 33.8

¿Qué pasa si un agente patógeno se escabulle a través de las defensas de superficie y se introduce en el ambiente interno del cuerpo? Todos los animales nacen normalmente con un conjunto de defensas inmunológicas de acción rápida, listas para funcionar, que pueden evitar que un agente patógeno invasor establezca una población en el ambiente interno del cuerpo. Estas defensas inmunes naturales incluyen acciones de fagocitosis y de complemento, la inflamación y la fiebre. Todos son mecanismos generales de defensa que con frecuencia no cambian durante la vida de un individuo.

### Fagocitos y complemento

Los macrófagos fagocitan y digieren básicamente todo, excepto las células del cuerpo en buen estado (figura 34.8A). Ellos patrullan el fluido intersticial, y con frecuencia son los primeros glóbulos blancos de la sangre en encontrar un patógeno invasor. Cuando los receptores sobre un macrófago se unen a un antígeno, la célula comienza a secretar citocinas. Las moléculas de señalización atraen más macrófagos, neutrófilos y células dendríticas hacia el sitio de la invasión.

El antígeno también provoca la activación del complemento. En los vertebrados, circulan en forma inactiva aproximadamente 30 tipos diferentes de proteínas del complemento por todo el cuerpo en la sangre y el fluido intersticial. Algunos se activan cuando se encuentran con el antígeno, o un anticuerpo unido al antígeno (volveremos a examinar los anticuerpos en la próxima sección). Las proteínas activadas del complemento activan otras proteínas del complemento, que a su vez activan otras proteínas, y así sucesivamente. Estas reacciones en cascada producen a gran velocidad grandes concentraciones de complemento activado en el sitio de la invasión. Las proteínas se unen en forma directa al antígeno, y forman de manera típica un revestimiento sobre las células invasoras.

El complemento activado es como una invitación a cenar para los leucocitos fagocíticos. Estas células siguen los gradientes del complemento de regreso rumbo al tejido afectado. Los fagocitos tienen receptores del complemento, por lo que un agente patógeno revestido con el complemento es reconocido y engullido con más rapidez que un agente patógeno no marcado. Otras proteínas del complemento activadas se ensamblan para formar complejos que perforan las paredes celulares o membranas plasmáticas de las células extrañas (figura 34.8B,C).

Las proteínas del complemento activado también trabajan en la inmunidad adaptativa, al guiar la maduración de las células inmunitarias y al intervenir en la mediación de algunas interacciones entre ellas.

### Inflamación

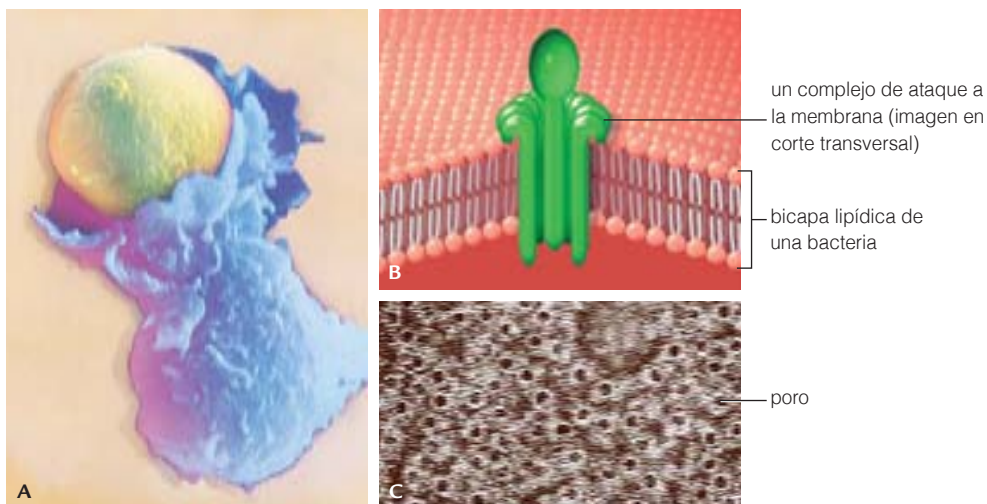
El complemento activado y las citocinas disparan la **inflamación**, que es una respuesta local a la lesión o infección de los tejidos (figura 34.9 1). La inflamación comienza cuando los receptores de patrones en los basófilos, mastocitos o neutrófilos se unen al antígeno, o cuando los mastocitos se unen directamente al complemento activado. En respuesta a la unión, los leucocitos liberan el contenido de sus gránulos en el tejido afectado 2.

Entre las sustancias liberadas por los mastocitos se encuentran las prostaglandinas y las histaminas. Estas moléculas de señalización local tienen dos efectos. En primer lugar, hacen que las arteriolas cercanas se ensanchen. Como resultado, aumenta el flujo de sangre a esa zona. El aumento del flujo sanguíneo acelera la llegada de más fagocitos, que son atraídos a las citocinas. En segundo lugar, las moléculas de señalización dilatan los espacios entre las células en las paredes capilares, por lo que hacen que los capilares en un tejido afectado filtren más proteínas plasmáticas. Los fagocitos pueden pasar a través de las paredes capilares más sujetas a filtraciones, fuera de los vasos sanguíneos y hacia el fluido intersticial 3. Al tiempo que esto ocurre, cualquier célula invasora se llega a cubrir con el complemento activado 4, que las convierte en blancos fáciles para los fagocitos 5.

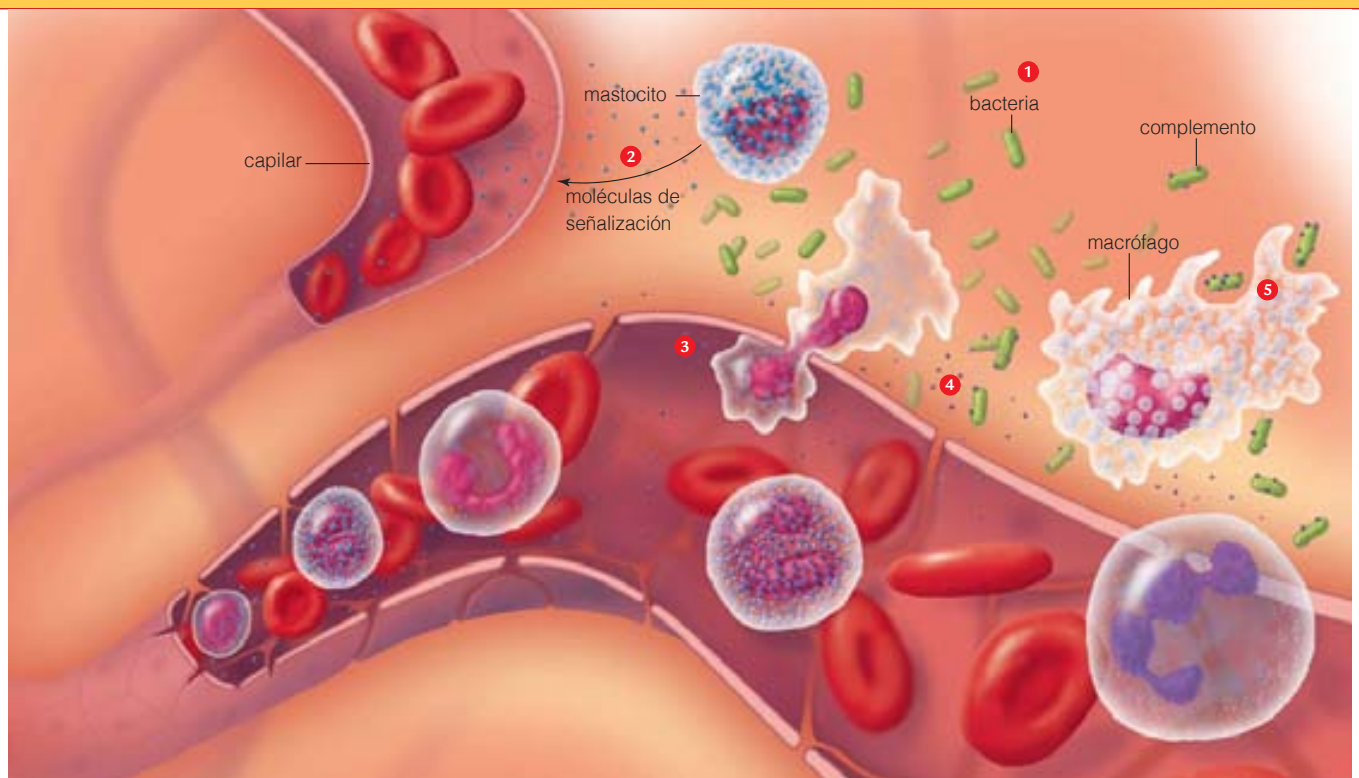
**Figura 34.8** Dos mecanismos de la inmunidad adaptativa, la fagocitosis y la activación del complemento.

**A** Un macrófago captado en el acto de la fagocitosis.

**B** El complemento activado se constituye en complejos de ataque a la membrana que se insertan en la bicapa lipídica de las células extrañas. Los poros resultantes **C** provocan la lisis de la célula.







Los síntomas de la inflamación incluyen enrojecimiento y calentamiento, que son los indicadores externos del incremento del flujo de la sangre en la zona. La hinchazón y el dolor se producen porque las proteínas plasmáticas que escapan de las fugas capilares hacen hipertónico al fluido intersticial respecto a la sangre. Se difunde más agua en el tejido y hace que se hinche. La hinchazón ejerce presión sobre los nervios y causa dolor.

## Fiebre

La **fiebre** es un aumento momentáneo de la temperatura corporal por encima de la normal de 37 °C (98.6 °F), que a menudo se produce en respuesta a la infección. Algunas citocinas estimulan a las células cerebrales para producir y liberar prostaglandinas, que actúan sobre el hipotálamo para elevar la temperatura interna del cuerpo. A medida que la temperatura del cuerpo está por debajo de esta nueva temperatura, el hipotálamo envía señales que provocan que se contraigan los vasos sanguíneos en la piel, lo que reduce la pérdida de calor desde la piel. Las señales también provocan movimientos reflejos llamados temblores, o “escalofríos”, que aumentan la producción de calor metabólico de los músculos. Ambas respuestas elevan la temperatura interna del cuerpo.

La fiebre mejora las defensas inmunológicas al aumentar la tasa de actividad enzimática, lo cual acelera el metabolismo, la reparación de tejidos, así como la formación y la actividad de los fagocitos. Algunos agentes patógenos se multiplican más lentamente a temperaturas

**fiebre** Aumento internamente inducido en la temperatura corporal principal, por encima del punto normal, como una respuesta a la infección.

**inflamación** Respuesta local a la lesión o infección de los tejidos, caracterizada por enrojecimiento, calentamiento, hinchazón y dolor.

**Figura 34.9 Animada** Inflamación, una respuesta inmune natural para una infección bacteriana.

- 1 Las bacterias invaden un tejido.
- 2 Los receptores de patrones sobre los mastocitos en el tejido reconocen y se unen al antígeno bacteriano. Los mastocitos liberan moléculas de señalización (puntos azules), que provocan el ensanchamiento de las arteriolas. El incremento resultante en el flujo de sangre enrojece y calienta al tejido.
- 3 Las moléculas de señalización también incrementan la permeabilidad capilar, lo que permite que los fagocitos se compriman a través de las paredes de los vasos en el tejido. Las proteínas plasmáticas se escapan de los capilares y el tejido se hincha con fluido.
- 4 Los antígenos bacterianos activan el complemento (puntos púrpura). El complemento activado se une a las bacterias.
- 5 Los fagocitos en los tejidos reconocen y engullen a las bacterias recubiertas de complemento.

más altas, de modo que los glóbulos blancos pueden obtener una ventaja inicial en la carrera de proliferación contra ellos. La fiebre es una señal de que el cuerpo está luchando contra algo, por lo que nunca debería ser pasada por alto. Sin embargo, una fiebre de 40.6 °C (105 °F) o menos no necesariamente requiere tratamiento en un adulto sano. La temperatura del cuerpo por lo general no se elevará por encima de ese valor, pero si lo hace, es recomendable la hospitalización inmediata debido a que una fiebre de 42 °C (107.6 °F) puede dar como resultado un daño cerebral o incluso la muerte.

## Para repasar en casa ¿Qué es la inmunidad natural?

- › La inmunidad natural es el conjunto general de las defensas inmunitarias integrado en el cuerpo.
- › El complemento, los fagocitos, la inflamación y la fiebre eliminan rápidamente la mayoría de los invasores del cuerpo.

- › La inmunidad adaptativa en los vertebrados se define por el reconocimiento de lo propio/ajeno, la especificidad, la diversidad y la memoria.
- ◀ Vínculos a Proteínas de reconocimiento 4.4, Lisosomas 4.8, Endocitosis 5.8, Glándulas exocrinas 28.3, Sistema linfático 33.11

### Anticuerpos y otros receptores de antígenos

Si los mecanismos de inmunidad natural no se apresuran a liberar al cuerpo de un patógeno invasor, se puede establecer una infección en los tejidos del cuerpo. En ese momento, los mecanismos de larga duración de la inmunidad adaptativa ya han comenzado a apuntar específicamente a los invasores.



La respuesta inmune natural es activada por los leucocitos que detectan los antígenos a través de sus receptores de antígenos. ¿Qué es exactamente un receptor de antígenos? Tus células T llevan un tipo, los receptores de antígenos llamados **receptores de células T** o TCR. Parte de un TCR reconoce el antígeno como un agente extraño. Otra parte reconoce las proteínas en la membrana plasmática de las células del cuerpo. En los seres humanos, estas proteínas de reconocimiento se denominan **marcadores MHC**, por los genes que los codifican.

Los anticuerpos son otro tipo de receptor de antígeno. Los **anticuerpos** son proteínas en forma de “Y” compuestas solamente por células B. Cada anticuerpo puede unirse al antígeno que provocó su síntesis. Muchos anticuerpos circulan en la sangre y entran en el fluido intersticial durante la inflamación, pero no matan directamente a los patógenos. En su lugar, activan el complemento, facilitan la fagocitosis, evitan que los agentes patógenos se adhieran a las células del cuerpo y neutralizan las toxinas.




Una molécula de anticuerpo está formada por cuatro polipéptidos: dos cadenas idénticas “ligeras” y dos cadenas idénticas “pesadas” (figura 34.10A). Cada cadena tiene una región variable y una región constante. Cuando las cadenas se pliegan juntas como un anticuerpo intacto, las regiones variables forman dos sitios de unión al antígeno que tienen una distribución específica de baches, surcos y carga. Estos sitios de unión son la parte del receptor de antígeno de un anticuerpo: se unen sólo al antígeno con una distribución complementaria de baches, surcos y carga (figura 34.10B). Además de los sitios de unión al antígeno, cada anticuerpo también tiene

**Tabla 34.3** Clases estructurales de anticuerpos

#### Anticuerpos secretados

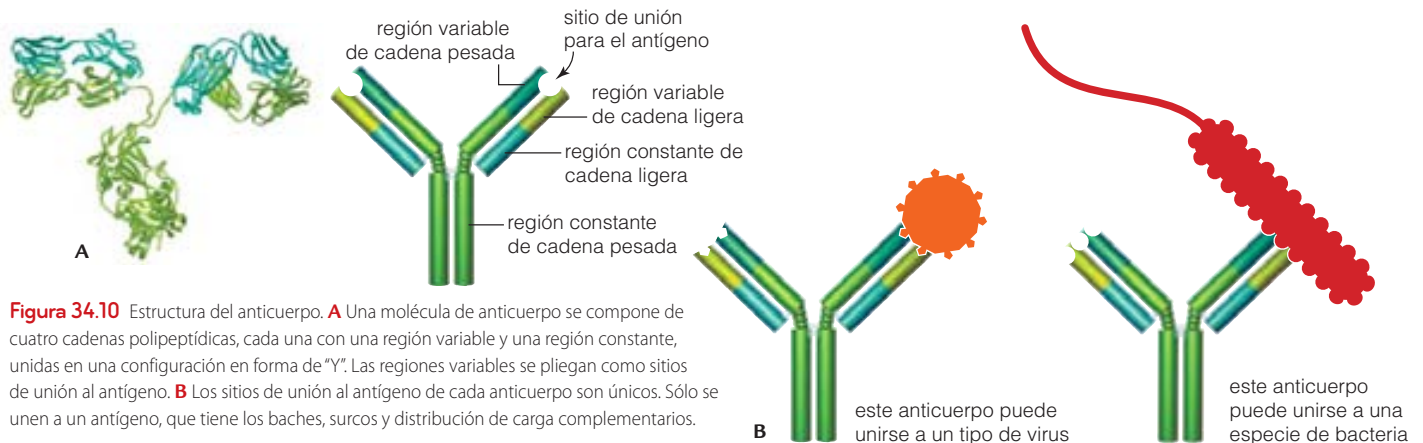
IgG		Principales anticuerpos en la sangre, activan el complemento, neutralizan las toxinas, protegen al feto y se excretan en la primera leche.
IgA		Abundantes en las secreciones de las glándulas exocrinas (por ejemplo, las lágrimas, la saliva, la leche, el moco), donde se encuentran en forma de dímeros (ilustrado). Interfieren con la unión de los agentes patógenos a las células del cuerpo.

#### Anticuerpos unidos a membranas

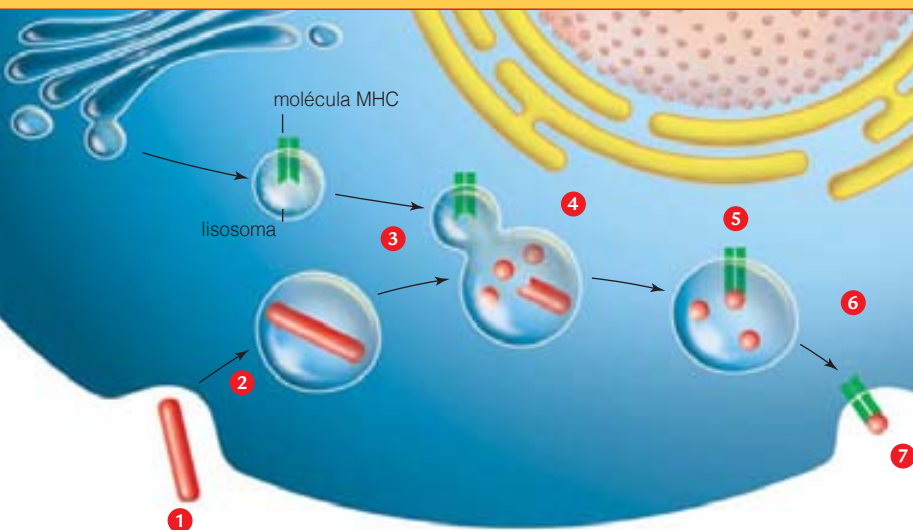
IgE		Anclados a la superficie de los basófilos, mastocitos, eosinófilos y algunas células dendríticas. La unión al antígeno de los IgE induce a las células de anclaje a liberar histamina y citocinas. Es un factor de las alergias y el asma.
IgD		Receptor de célula B.
IgM		Receptor de célula B, como un monómero. También es secretado como pentámero (grupo de cinco, ilustrado).

una región constante que determina su identidad estructural, o de clase. Existen cinco clases de anticuerpos: IgG, IgA, IgE, IgM e IgD (Ig es sinónimo de inmunoglobulina, otro nombre dado para el anticuerpo). Las diferentes clases cumplen con funciones distintas (tabla 34.3).

La mayoría de los anticuerpos que circulan en el torrente sanguíneo y los tejidos son IgG, los cuales se unen a los agentes patógenos, neutralizan toxinas y activan el complemento. El IgG es el único anticuerpo que puede atravesar la placenta para proteger a un feto antes que su propio sistema inmunológico se encuentre activo. El IgA es el anticuerpo principal en el moco y otras secreciones de las glándulas exocrinas (sección 28.3). El IgA es secretado como un dímero (dos anticuerpos unidos), lo que hace que



**Figura 34.10** Estructura del anticuerpo. **A** Una molécula de anticuerpo se compone de cuatro cadenas polipeptídicas, cada una con una región variable y una región constante, unidas en una configuración en forma de “Y”. Las regiones variables se pliegan como sitios de unión al antígeno. **B** Los sitios de unión al antígeno de cada anticuerpo son únicos. Sólo se unen a un antígeno, que tiene los baches, surcos y distribución de carga complementarios.



**Figura 34.11** Procesamiento de antígenos. Lo que ocurre cuando una célula B, macrófago o célula dendrítica engulle una partícula antigénica; en este caso, una bacteria.

- 1 Una célula fagocítica envuelve una bacteria.
- 2 Se forma una vesícula endocítica alrededor de la bacteria.
- 3 La vesícula se fusiona con un lisosoma, que contiene enzimas y moléculas MHC.
- 4 Las enzimas lisosomales digieren la bacteria en pedazos moleculares.
- 5 En el interior de la vesícula, se unen los trozos de la bacteria a moléculas MHC.
- 6 La vesícula se fusiona con la membrana celular por exocitosis. Cuando lo hace, el complejo antígeno-bacteriano-MHC se convierte en parte de la membrana.
- 7 El complejo antígeno-MHC que se muestra en la superficie del fagocito es una señal que provoca una respuesta inmune adaptativa contra los antígenos.

>> **Adivina:** ¿Desde qué organelos se forman los lisosomas?

Respuesta: Del aparato de Golgi

la molécula sea lo suficientemente estable como para patrullar ambientes hostiles como el interior del tracto digestivo. Allí, el IgA encuentra agentes patógenos antes de que se pongan en contacto con las células del cuerpo. Unido al antígeno, el IgA interactúa con los mastocitos, basófilos, macrófagos y células NK para iniciar la inflamación. El IgE fabricado y secretado por las células B se incorpora en la membrana plasmática de los mastocitos, basófilos y algunos tipos de células dendríticas. La unión del antígeno al IgE unido a la membrana desencadena la liberación en la célula anclada del contenido de sus gránulos. Los **receptores de células B** son anticuerpos IgM o IgD unidos a membranas de células B. Los pentámeros (polímeros de cinco) IgM secretados se unen de manera eficiente al antígeno y activan el complemento.

### Diversidad de los receptores de antígenos

La mayoría de los seres humanos pueden fabricar miles de millones de receptores de antígenos únicos. Esta diversidad surge porque los genes que codifican los receptores no se producen en un tramo continuo en un cromosoma, sino que se producen en varios segmentos en diferentes cromosomas, y existen varias versiones diferentes de cada segmento. Los segmentos se empalman entre sí durante la diferenciación de células B y T, pero cuál versión de cada segmento se empalmará en el gen del receptor de antígeno de una célula en particular es un asunto aleatorio. A medida que las células B o T se diferencian, se finaliza con uno de los aproximadamente 2500 millones de combinaciones diferentes de segmentos de genes.

Antes de que una nueva célula B salga de la médula ósea, ya está sintetizando sus receptores de antígenos únicos. La región constante de cada receptor se encuentra incrustada en la bicapa lipídica de la membrana plasmática de la célula, y los dos brazos se

proyectan sobre la membrana. Con el tiempo, la célula B se satura con más de 100000 receptores de antígenos. Las células T también se forman en la médula ósea, pero maduran sólo después de viajar a través del timo (sección 33.11). Allí se encuentran con las hormonas que las estimulan para fabricar receptores de células T.

### Procesamiento de antígenos

El reconocimiento de un antígeno específico es el primer paso de la respuesta inmune adaptativa. Una nueva célula B o T es novata, lo que significa que ningún antígeno se ha unido a sus receptores todavía. Una vez que la célula se une a un antígeno, comienza a dividirse por mitosis, y se forman poblaciones enormes de clones.

Los receptores de las células T no reconocen al antígeno a menos que sea mostrado por una célula presentadora de antígenos. Los macrófagos, células B y células dendríticas se lo presentan (figura 34.11). En primer lugar, una de estas células se engulle algo que lleva un antígeno 1. Una vesícula que contiene la partícula portadora del antígeno se forma en el citoplasma de la célula 2 y se fusiona con un lisosoma 3. Posteriormente, las enzimas lisosomales digieren la partícula en fragmentos moleculares 4. Los lisosomas también contienen marcadores MHC que se unen a algunos de los fragmentos del antígeno 5. Los complejos antígeno-MHC resultantes se exhiben en la superficie de la célula cuando las vesículas se fusionan con la membrana plasmática y llegan a formar parte de ella 6. La visualización de los marcadores MHC pareados con los fragmentos del antígeno funcionan como un llamado a las armas 7.

**anticuerpo** Proteína receptora de antígeno en forma de "Y" producida solamente por las células B.

**marcadores MHC** Proteína de reconocimiento propio en la superficie de las células del cuerpo. Desencadena la respuesta inmune adaptativa cuando se une a fragmentos del antígeno.

**receptor de células B** Anticuerpo unido a la membrana de una célula B.

**receptor de células T (TCR)** Receptor de antígenos en la superficie de una célula T.

### Para repasar en casa ¿Qué son los receptores de antígenos?

- > El sistema inmune adaptativo tiene el potencial de reconocer miles de millones de antígenos diferentes a través de receptores sobre las células B y células T.
- > Los anticuerpos son secretados o unidos a la membrana de receptores de antígenos. Se producen únicamente por las células B. Diferentes clases de anticuerpos realizan diferentes funciones.



- › La inmunidad adaptativa de los vertebrados se define por el reconocimiento, especificidad, diversidad y memoria de agentes extraños y propios.
- ◀ Vínculo a Sistema linfático 33.11

A diferencia de la inmunidad natural, el sistema inmune adaptativo cambia: se “adapta” a diferentes antígenos en encuentros individuales durante su vida. Los linfocitos y fagocitos interactúan para poner en práctica las cuatro características que definen a la inmunidad adaptativa, que son el reconocimiento de tejidos propios y agentes extraños, la especificidad, la diversidad y la memoria.

El **reconocimiento de lo propio/agentes extraños** se basa en la capacidad de los receptores de células T para reconocer en forma de marcadores MHC lo propio. Los TCR y otros receptores de antígenos reconocen lo extraño, en la forma de antígeno.

**Especificidad** significa que la respuesta inmune adaptativa puede adaptarse para combatir antígenos específicos.

**Diversidad** se refiere a los receptores de antígenos en la colección de las células B y T de un cuerpo. Existen potencialmente miles

de millones de receptores de antígenos diferentes, por lo que un individuo tiene el potencial para hacer frente a miles de millones de amenazas distintas.

La **memoria** hace referencia a la capacidad del sistema inmune adaptativo para “recordar” un antígeno. Se tarda aproximadamente una semana para que las células B y T respondan con vigor la primera vez que se encuentran con un antígeno. Si el mismo antígeno aparece de nuevo, efectúan una respuesta más rápida e intensa.

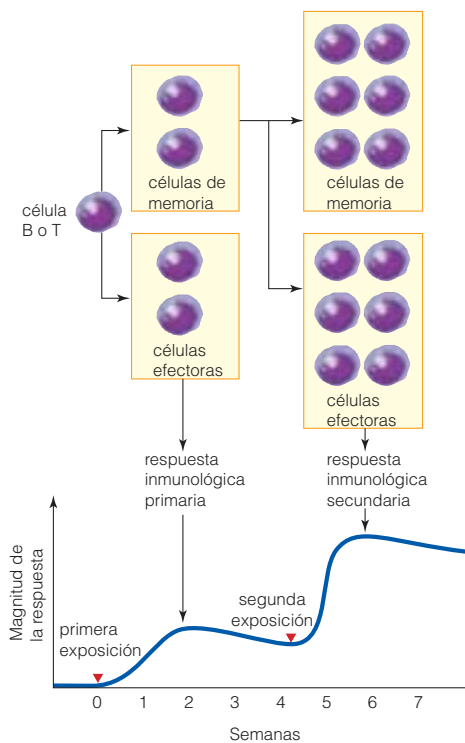
### Primer paso: alerta de antígeno

El reconocimiento de un antígeno específico es el primer paso de la respuesta inmune adaptativa. Típicamente, una célula T novata reconoce y se une a un complejo antígeno-MHC exhibido en la superficie de un glóbulo blanco. Una vez unida, la célula T comienza a secretar citocinas que señalan a toda otra célula B o T con el mismo receptor de antígeno para dividirse una y otra vez. Después de unos días, se forman grandes poblaciones de células B y T; todas las células reconocen el mismo antígeno. La mayoría son **células efectoras**, linfocitos diferenciados que actúan a la vez. Algunas son **células de memoria**, células B y T de larga duración reservadas para futuros encuentros con el antígeno. Las células de memoria pueden persistir durante décadas después del final de la infección inicial. Si el mismo antígeno entra en el cuerpo en un momento posterior, estas células de memoria iniciarán una respuesta secundaria (**figura 34.12**). En una respuesta inmune secundaria, las grandes poblaciones de clones de células efectoras se forman mucho más rápido de lo que lo hicieron en la respuesta primaria.

### Dos ramas de la inmunidad adaptativa

Al igual que la combinación “uno-dos” de golpes de un boxeador, la inmunidad adaptativa tiene dos ramas: las respuestas mediadas por anticuerpos y las respuestas inmunes mediadas por células (**figura 34.13**). Estas dos respuestas trabajan en conjunto para eliminar diversas amenazas.

¿Por qué dos ramas? Porque no todas las amenazas se presentan en la misma forma. Por ejemplo, las bacterias, los hongos o las toxinas pueden circular en la sangre o el fluido intersticial. Estas amenazas son interceptadas rápidamente por las células B y otros fagocitos que interactúan en una **respuesta inmune mediada por anticuerpos**. En esta respuesta, las células B producen anticuerpos dirigidos a un invasor específico.



**Figura 34.12 Animada** Las respuestas inmunes primaria y secundaria.

Una primera exposición a un antígeno provoca una respuesta inmune primaria en la que las células efectoras combaten la infección.

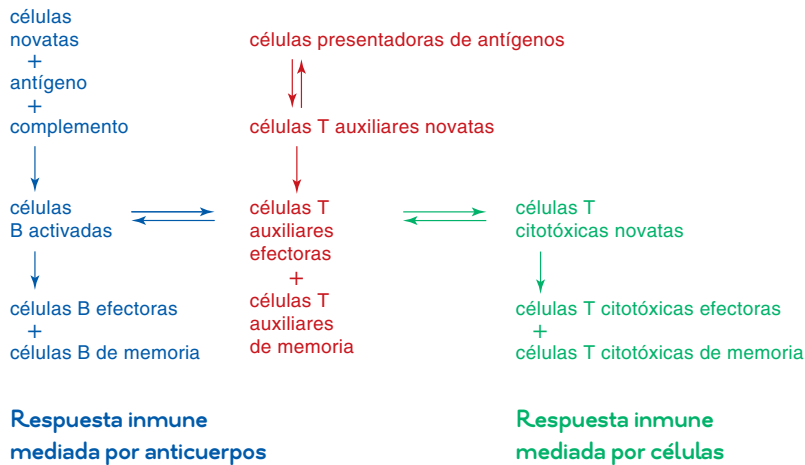
Las células de memoria también se forman en una respuesta primaria, pero se dejan de lado, a veces durante décadas. Si el antígeno vuelve en un momento posterior, las células de memoria inician una respuesta secundaria más rápida e intensa.

**célula efectora** Célula B o célula T sensibilizada al antígeno que se forma en una respuesta inmune y actúa inmediatamente.

**memoria celular** Célula B o célula T sensibilizada al antígeno de larga duración que puede actuar en una respuesta inmune secundaria.

**respuesta inmune mediada por anticuerpos** Respuesta inmune en la que se producen los anticuerpos en respuesta a un antígeno.

**respuesta inmune mediada por células** Respuesta inmune que involucra células T citotóxicas y células NK que destruyen las células del cuerpo infectadas o cancerosas.



**Figura 34.13** Información general de las interacciones fundamentales entre las respuestas mediadas por anticuerpos y las mediadas por células: las dos ramas de la inmunidad adaptativa.

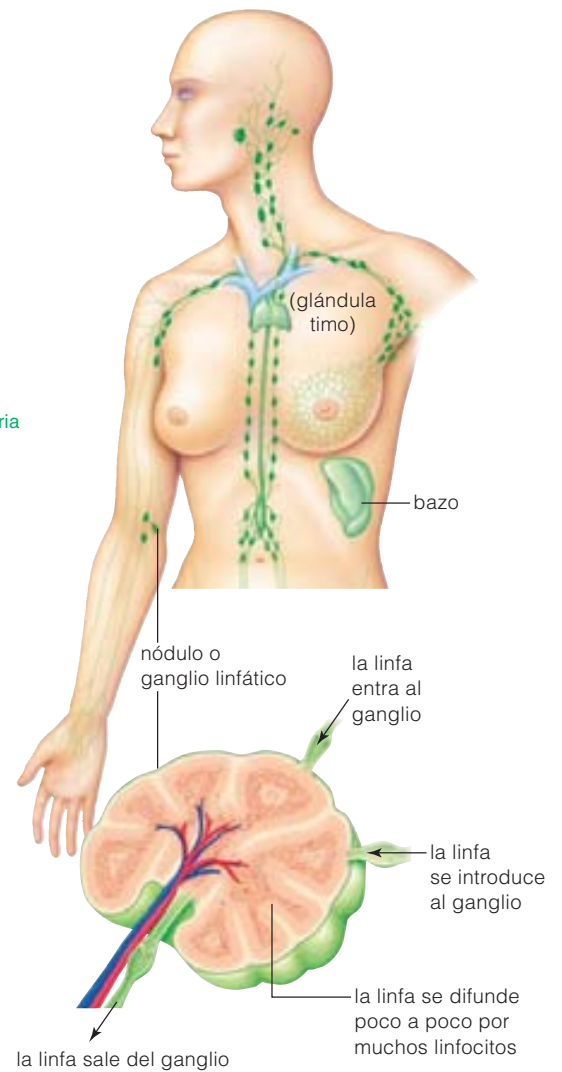
Una respuesta inmune mediada por anticuerpos no es la forma más eficaz de enfrentarse contra algunos tipos de amenazas. Por ejemplo, los virus, las bacterias, los hongos y los protistas que se reproducen dentro de las células del cuerpo son vulnerables a una respuesta mediada por anticuerpos únicamente cuando se deslizan fuera de una célula para infectar a otras. Tales agentes patógenos intracelulares son principalmente el objetivo de la **respuesta inmune mediada por células**. En esta respuesta, las células T citotóxicas y las células NK detectan y destruyen las células infectadas del cuerpo, o bien, aquellas que han sido alteradas por el cáncer.

### Interceptar y erradicar antígenos

Después de engullir una partícula portadora de antígeno, una de las células dendríticas o macrófagos migra a un ganglio linfático, donde presentará el antígeno a las células T. Cada día, alrededor de 25 mil millones de células T se filtran a través de cada nodo. Como se verá en breve, las células T que reconocen y se unen al antígeno presentado por un fagocito inician una respuesta adaptativa.

Las partículas portadoras de antígenos en el fluido intersticial fluyen a través de los vasos linfáticos hacia un ganglio linfático, donde se encuentran con las células B, las células dendríticas y los macrófagos residentes (figura 34.14). Estos fagocitos engullen, procesan y presentan los antígenos a las células T que pasan a través del ganglio. Durante una infección, los ganglios linfáticos se inflaman debido a que las células T se acumulan dentro de ellos. Cuando estás enfermo, puedes notar los ganglios linfáticos inflamados como protuberancias sensibles por debajo de la mandíbula o en otras partes de tu cuerpo.

El progreso de la batalla se revierte cuando las células efectoras y sus secreciones destruyen a la mayoría de los agentes portadores de antígeno. Con la presencia de menos antígenos, un menor número de combatientes inmunológicos son reclutados.



**Figura 34.14 Animada** Campos de batalla del sistema inmunitario adaptativo. Los macrófagos, las células dendríticas y las células B presentan los antígenos a las células T que se filtran a través de los ganglios linfáticos. El bazo filtra las partículas antigénicas de la sangre.

Las proteínas del complemento ayudan en la erradicación al unirse a los complejos anticuerpo-antígeno, formando grupos grandes que pueden ser rápidamente eliminados de la sangre a través del hígado y el bazo. Las respuestas inmunes disminuyen después de que las partículas portadoras de antígenos se han eliminado del organismo.

### Para repasar en casa ¿Qué es una respuesta inmune adaptativa?

- Los fagocitos y linfocitos interactúan para llevar a cabo la inmunidad adaptativa de los vertebrados, la cual tiene cuatro características definitorias: reconocimiento de lo propio o ajeno, la especificidad, la diversidad y la memoria.
- Las dos ramas de la inmunidad adaptativa trabajan en conjunto. Las respuestas mediadas por anticuerpos tienen como objetivo a los antígenos en la sangre o el fluido intersticial; las respuestas mediadas por células se dirigen a las células del cuerpo infectadas o cancerosas.

## 34.7 La respuesta inmune mediada por anticuerpos

- En una respuesta inmune mediada por anticuerpos, las células B efectoras forman y producen anticuerpos dirigidos a un antígeno específico.

Si comparamos las células B con asesinos, entonces cada uno tiene una asignación genética para liquidar a un objetivo en particular: un agente patógeno o toxina extracelular portadores de antígenos. Los anticuerpos son sus balas moleculares, como ilustra el siguiente ejemplo (figura 34.15). Supongamos que te lesionas accidentalmente el dedo. Al ser oportunistas, algunas células de *Staphylococcus aureus* se introducen de inmediato en el corte de la piel, invadiendo tu ambiente interno. El complemento en el fluido intersticial rápidamente se adhiere a los carbohidratos en las paredes celulares de las bacterias, y comienzan en cascada las reacciones de activación del complemento. Dentro de una hora, las bacterias llegan a un ganglio linfático localizado en tu codo recubiertas por complemento cayendo a lo largo de los vasos linfáticos. Allí, pasan filtrándose a través de un ejército de células B novatas.

Una de las células B novatas residente en ese ganglio linfático crea receptores de antígenos que reconocen un polisacárido en las paredes celulares de *S. aureus* 1. Mediante esos receptores, la célula B se une al polisacárido en una de las bacterias. El revestimiento de complemento estimula a la célula B para engullir a la bacteria. La célula B está ahora activada.

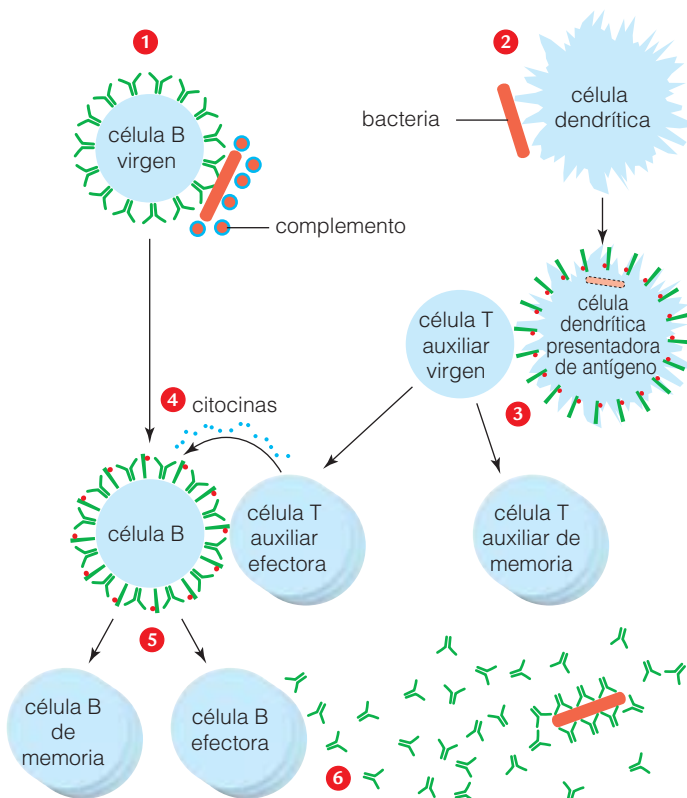
Mientras tanto, más células de *S. aureus* han estado secretando productos metabólicos en el fluido intersticial alrededor de tu corte. Las secreciones están atrayendo a los fagocitos. Uno de los fagocitos, una célula dendrítica, engulle varias bacterias, luego migra

hacia el ganglio linfático en tu codo. En el momento en que llega allí, ha digerido las bacterias y está mostrando sus fragmentos como antígenos unidos a marcadores MHC en su superficie 2.

Cada hora, alrededor de 500 diferentes células T novatas viajan a través de los ganglios linfáticos, inspeccionando las células dendríticas residentes que muestran antígenos. Dentro de un par de horas, una de tus células T ha reconocido y se ha unido al antígeno de *S. aureus* en la célula dendrítica 3. Esta célula T se llama célula T auxiliar porque ayuda a otros linfocitos a producir anticuerpos y eliminar a los agentes patógenos. La célula T auxiliar y la célula dendrítica interactúan durante aproximadamente 24 horas. Cuando las dos células se desacoplan, la célula T auxiliar regresa al sistema circulatorio y comienza a dividirse. Se forma una población gigantesca de células T auxiliares idénticas. Estos clones se diferencian en células efectoras y en células de memoria, cada una de las cuales tiene receptores que reconocen el mismo antígeno de *S. aureus*.

Por la teoría de la selección clonal, la célula T fue “seleccionada” porque sus receptores se unen al antígeno de *S. aureus*. Las células T con receptores que no se unen al antígeno no se dividen para formar enormes poblaciones clonadas (figura 34.16).

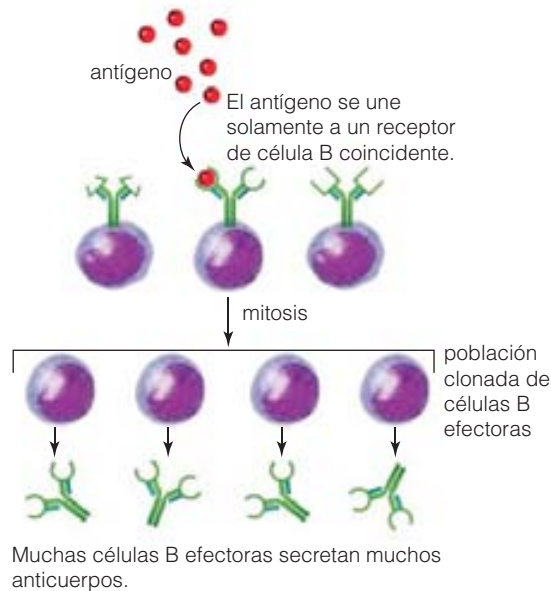
Volvamos a lo de las células B en los ganglios linfáticos. Por ahora, se ha digerido la bacteria, y se visualizan los fragmentos de *S. aureus* unidos a moléculas MHC en su membrana plasmática. Las nuevas células T auxiliares reconocen los complejos antígeno-MHC exhibidos por la célula B. Una de estas células T se une a la célula B. Al igual que amigos de hace mucho tiempo, las dos células permanecen juntas por un rato y se comunican 4.



**Figura 34.15 Animada** Ejemplo animado de una respuesta inmune mediada por anticuerpos.

- 1 Los receptores de las células B en una célula B virgen se unen a un antígeno en la superficie de una bacteria. El recubrimiento de complemento de la bacteria desencadena la acción de la célula B para engullirla. Los fragmentos de la bacteria unidos a marcadores MHC son exhibidos en la superficie de la célula B.
- 2 Una célula dendrítica engulle el mismo tipo de bacteria que la encontrada por la célula B. Los fragmentos de la bacteria unidos a los marcadores MHC son exhibidos en la superficie de la célula dendrítica.
- 3 Los complejos antígeno-MHC sobre la célula dendrítica son reconocidos por los TCR en una célula T auxiliar virgen. Las dos células interactúan y a continuación la célula T empieza a dividirse. Sus descendientes se diferencian en células T auxiliares efectoras y células T auxiliares de memoria.
- 4 Los TCR sobre una de las células T auxiliares efectoras reconocen y se unen a los complejos antígeno-MHC en la célula B. La unión hace que la célula T secrete citocinas.
- 5 Las citocinas inducen a la célula B a dividirse. Sus descendientes se diferencian en células B efectoras y células B de memoria.
- 6 Las células B efectoras comienzan a crear y secretar cantidades enormes de anticuerpos, todos los cuales reconocen el mismo antígeno que el receptor de la célula B original. Los nuevos anticuerpos circulan por todo el cuerpo y se unen a cualquier bacteria restante.





**Figura 34.16 Animada** Selección clonal. Sólo los linfocitos con receptores que se unen a los antígenos se dividen y diferencian. Este ejemplo muestra la selección clonal de células B.

Uno de los mensajes que se comunican se compone de citocinas secretadas por la célula T auxiliar. Las citocinas estimulan las células B para comenzar la mitosis después de que las dos células se desacoplan. La célula B se divide una y otra vez para formar una enorme población de células genéticamente idénticas, todas con receptores que pueden unirse al mismo antígeno *S. aureus* 5.

Los clones de células B se diferencian en células efectoras y células de memoria. Las células B efectoras comienzan a trabajar inmediatamente. En lugar de crear receptores de células B unidos a la membrana, se cambian las clases y comienzan a crear anticuerpos secretados 6. Los nuevos anticuerpos reconocen el mismo antígeno de *S. aureus* como el receptor de la célula B original. Los anticuerpos circulan ahora por todo el cuerpo y se adhieren a las células bacterianas restantes. Un recubrimiento de anticuerpos evita que las bacterias se adhieran a las células del cuerpo y los conduce a la atención de los fagocitos para una eliminación rápida. Los anticuerpos también adhieren entre sí a las células extrañas en grupos, un proceso llamado **aglutinación**. Los grupos son rápidamente eliminados del sistema circulatorio a través del bazo.

**aglutinación** Agrupación de las células extrañas unidas por anticuerpos; los grupos atraen a los fagocitos.

### Para repasar en casa ¿Qué sucede durante una respuesta inmune mediada por anticuerpos?

- Las células que presentan el antígeno, las células T y las células B llevan a cabo una respuesta inmune mediada por anticuerpos.
- Durante una respuesta inmune mediada por anticuerpos, se forman poblaciones de células B; estas células producen y secretan anticuerpos que reconocen y se unen a los antígenos.

Los antígenos en glóbulos rojos son el fundamento del tipo de sangre.

Vínculos a Proteínas de membrana 4.4, Genética ABO 13.5

Como aprendiste en la sección 13.5, un carbohidrato en las membranas de los glóbulos rojos se presenta en dos formas. Este carbohidrato se denomina antígeno H. Las personas con una forma del antígeno H tienen sangre tipo A, las personas con la otra forma tienen sangre tipo B. Las personas con ambas formas tienen sangre tipo AB, y los que no tienen ninguna son del tipo O.

Al inicio de la vida, cada individuo comienza a producir anticuerpos que reconocen las moléculas ajenas al organismo, incluyendo cualquier forma extraña del antígeno H:

Tipo ABO	Forma del antígeno H en los glóbulos rojos	Anticuerpos presentes
A	A	anti-B
B	B	anti-A
AB	tanto A como B	ninguno
O	ni A ni B	anti-A, anti-B

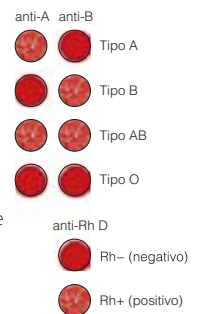
Estos anticuerpos son especialmente importantes si se hace necesaria una transfusión de sangre. Una transfusión de glóbulos rojos incompatibles puede provocar una reacción potencialmente fatal a la transfusión en la que los anticuerpos del receptor reconocen y se unen a los antígenos en las células transfundidas. La unión activa el complemento, que perfora las membranas celulares. La enorme cantidad de hemoglobina liberada de las células sanguíneas destruidas puede rápidamente hacer que los riñones fallen.

Identificar los antígenos de superficie de los glóbulos rojos ayuda a prevenir la vinculación entre los donadores y receptores de sangre incompatibles, y también alerta a los médicos sobre los problemas de incompatibilidad sanguínea que puedan surgir durante el embarazo. Un análisis de tipo de sangre típico involucra la mezcla de gotas de sangre de un paciente con anticuerpos de las diferentes formas de antígenos de los glóbulos rojos. Se produce la aglutinación cuando las células portan antígenos reconocidos por los anticuerpos (figura 34.17).

**Figura 34.17 Animada** Prueba para la determinación del tipo o grupo sanguíneo. Tales pruebas determinan el tipo de sangre al mezclar muestras de la sangre de un paciente con anticuerpos frente a moléculas en los glóbulos rojos.

Derecha, una prueba de aglutinación muestra la presencia o ausencia de antígenos H y una proteína de membrana llamada Rh D.

Adivina: ¿Una persona que tenga qué tipo de sangre puede recibir una transfusión de sangre de cualquier otra persona?



Respuestas: Las que tienen sangre tipo AB, Rh+

### Para repasar en casa ¿Por qué la gente obtiene su tipo de sangre?

- La presencia o ausencia de antígenos diferentes en los glóbulos rojos de una persona determina su tipo de sangre.
- Recibir una transfusión de sangre de un tipo incompatible es peligroso porque una persona produce anticuerpos contra moléculas no presentes en sus propias células sanguíneas.

› En una respuesta inmune mediada por células, las células T citotóxicas y las células NK son estimuladas para eliminar células del cuerpo infectadas o alteradas.

◀ Vínculo a Apoptosis 28.9

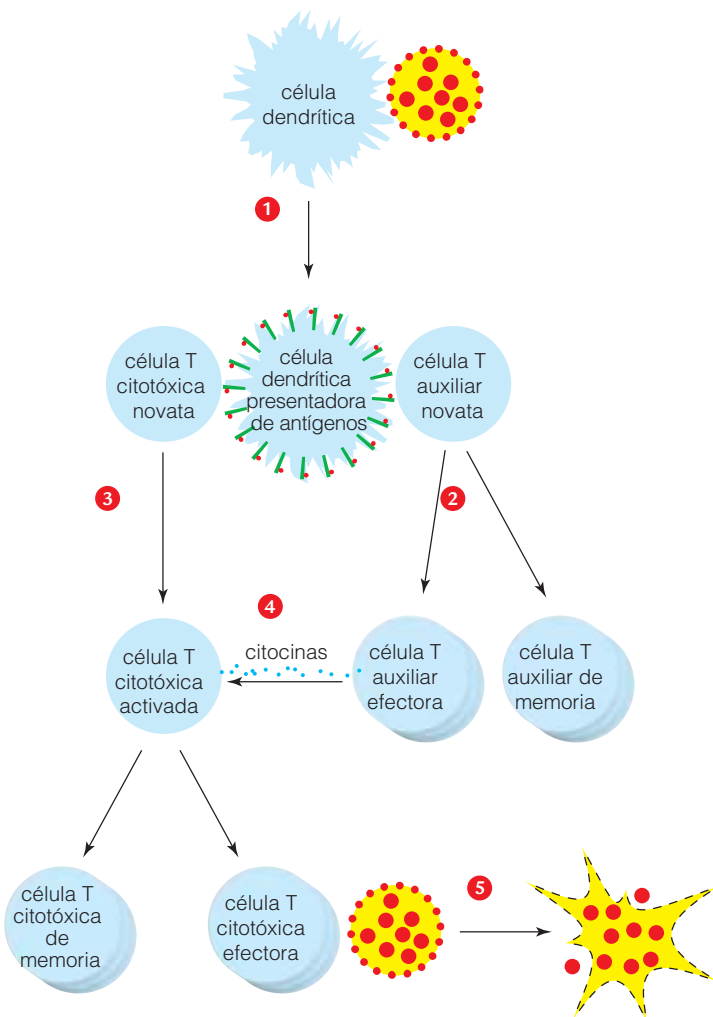
Si las células B son como los asesinos, entonces, a continuación, las células T citotóxicas son especialistas en combate de célula a célula. Las respuestas inmunes mediadas por anticuerpos tienen como objetivo los agentes patógenos que circulan en la sangre y el fluido intersticial, pero no son tan eficaces contra los agentes patógenos dentro de las células. Como parte de una respuesta inmune mediada por células, las células T citotóxicas eliminan a las células enfermas del cuerpo que pueden pasarse por alto en una respuesta mediada por anticuerpos.

Las células enfermas del cuerpo suelen mostrar ciertos antígenos. Por ejemplo, las células cancerosas exhiben proteínas del cuerpo alteradas, mientras que las células del cuerpo infectadas con agentes patógenos intracelulares muestran los polipéptidos del agente infeccioso. Ambos tipos de células se detectan y se eliminan por medio de las células T citotóxicas. Estas células también reconocen las células extrañas al cuerpo (estas células T son responsables del rechazo de los órganos trasplantados).

Una típica respuesta mediada por células comienza en el fluido intersticial durante la inflamación cuando una célula dendrítica reconoce, engulle y digiere una célula del cuerpo enferma o sus residuos (figura 34.18). La célula dendrítica comienza a exhibir el antígeno que pertenecía a la célula enferma y emigra hacia el bazo o a un ganglio linfático. Allí, la célula dendrítica presenta sus complejos antígeno-MHC a las enormes poblaciones de células de auxiliares novatas y a las células de citotóxicas novatas 1. Algunas de las células novatas tienen receptores de células T que reconocen los complejos en la célula dendrítica. Las células T auxiliares 2 y las células T citotóxicas 3 que se unen a los complejos antígeno-MHC exhibidos por la célula dendrítica se activan en el acto.

Las células de auxiliares activadas se dividen y sus descendientes se diferencian en células T auxiliares efectoras y de memoria. Las células efectoras comienzan de inmediato a secretar citocinas 4. Las células T citotóxicas activadas reconocen las citocinas como una señal para dividirse y diferenciarse, y se forman enormes poblaciones de células T citotóxicas tanto efectoras como de memoria. Todas ellas reconocen y se unen al mismo antígeno: aquel que exhibía la primera célula enferma.

Las células T citotóxicas efectoras comienzan a trabajar de inmediato: circulan a través de la sangre y el fluido intersticial y se unen a cualquier otra célula del cuerpo que exhiba el antígeno original junto con los marcadores MHC 5. Después de que se une a una célula enferma, una célula T citotóxica libera perforina y proteasas (figura 34.19). Estas toxinas hacen perforaciones en la célula enferma y provocan que muera por apoptosis.



**Figura 34.18 Animada** Respuesta inmune mediada por células.

1 Una célula dendrítica engulle a una célula infectada con un virus. Los fragmentos digeridos del virus se unen con los marcadores MHC, y los complejos se dejan ver en el exterior de la célula dendrítica. Esta célula, ahora transformada en una célula presentadora de antígenos, emigra a un ganglio linfático.

2 Los receptores en una célula T auxiliar novata se unen a los complejos antígeno-MHC en la célula dendrítica. La interacción activa a la célula T auxiliar, que entonces comienza a dividirse.

Se forma una gran población de células descendientes. Cada célula tiene receptores de las células T que reconocen al mismo antígeno. Las células se diferencian en células detectoras y células de memoria.

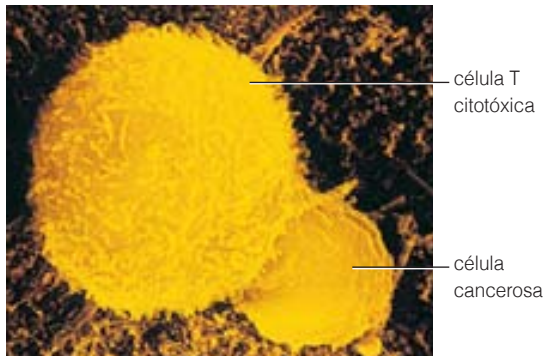
3 Los receptores en una célula T citotóxica novata se unen con los complejos antígeno-MHC en la superficie de la célula dendrítica. La interacción activa a la célula T citotóxica.

4 La célula T citotóxica activada reconoce las citocinas secretadas por las células T auxiliares efectoras como señales para dividirse. Se forma entonces una gran población de células descendientes. Cada una de ellas lleva los receptores de las células T que reconocen al mismo antígeno. Las células se diferencian en células T citotóxicas efectoras y de memoria.

5 Las nuevas células T citotóxicas efectoras circulan por todo el cuerpo. Reconocen y eliminan cualquier célula del cuerpo que exhiba los complejos antígeno-MHC viral sobre su superficie.

» **Adivina:** ¿Qué representan los puntos rojos grandes?

Respuesta: Virus



**Figura 34.19** Célula T citotóxica captada en el acto de eliminar una célula cancerosa.

Como ocurre en una respuesta mediada por anticuerpos, las células de memoria se forman en una respuesta primaria mediada por células. Estas células de larga duración no actúan de inmediato. Si el antígeno regresa en un momento posterior, las células de memoria instrumentarán una respuesta secundaria más rápida y más intensa.

A fin de eliminar una célula del organismo, las células T citotóxicas deben reconocer las moléculas MHC en la superficie de la célula (figura 34.20). Sin embargo, algunas infecciones o el cáncer pueden alterar una célula del organismo de manera que le falte una parte o la totalidad de sus marcadores MHC. Las células NK son cruciales para la lucha contra estas células. A diferencia de las células T citotóxicas, las células NK pueden eliminar a las células del cuerpo que carecen de marcadores MHC. Las citocinas secretadas por las células T auxiliares también estimulan la división

de las células NK. Las poblaciones que resultan de las células NK efectoras atacan a las células del cuerpo marcadas por los anticuerpos para su destrucción. Asimismo, reconocen las proteínas generadas por las células del cuerpo que se encuentran bajo estrés. Las células estresadas del cuerpo con marcadores normales MHC no se eliminan; sólo son destruidas aquellas con marcadores MHC alterados o desaparecidos.



**Figura 34.20** Función del receptor de la célula T. Un TCR (verde) en una célula T se une a un marcador MHC (marrón) en una célula presentadora de antígeno. Un antígeno (rojo) se une con el marcador MHC.

### Para repasar en casa Qué pasa durante una respuesta inmune mediada por células?

- Las células presentadoras de antígenos, las células T y las células NK interactúan en una respuesta inmune mediada por células teniendo como objetivo combatir a las células del cuerpo infectadas o a las que hayan sido alteradas por el cáncer.

- Una alergia es una respuesta inmunológica a algo que por lo regular es inofensivo para la mayoría de las personas.

En millones de personas, la exposición a sustancias inofensivas o inocuas estimula una respuesta inmunológica. Cualquier sustancia que por lo regular es inofensiva, pero provoca tales respuestas, es un **alérgeno**. La sensibilidad a un alérgeno se conoce como una **alergia**. Los fármacos, los alimentos, el polen, los ácaros del polvo, las esporas de los hongos, la hiedra venenosa, así como el veneno de las abejas, las avispas y otros insectos se encuentran entre los alérgenos más comunes.

Algunas personas están genéticamente predisuestas para padecer las alergias. Las infecciones, el estrés emocional y los cambios en la temperatura del aire suelen provocarlas. Una primera exposición a un alérgeno estimula a las células B para producir y secretar IgE, que queda anclada a los mastocitos y a los basófilos. Con exposiciones posteriores, el antígeno no se une al IgE. La unión provoca que la célula anclada libere el contenido de sus gránulos y se inicie la inflamación. Si el antígeno es detectado por los mastocitos en el revestimiento del tracto respiratorio, se secreta una copiosa cantidad de moco y las vías aéreas se constriñen; esto provoca estornudos, senos nasales congestionados y escurrimientos nasales. El contacto con un alérgeno que penetre las capas exteriores de la piel ocasiona que ésta presente enrojecimiento, inflamación y prurito (sensación de comezón).

Los antihistamínicos alivian los síntomas de la alergia porque actúan sobre los receptores de histamina para calmar los efectos de las histaminas liberadas. Otros fármacos pueden inhibir la degranulación de los mastocitos, previniendo la liberación de histaminas.

En las personas que son hipersensibles a un alérgeno, una exposición posterior puede causar una grave reacción alérgica general conocida como choque anafiláctico. Enormes cantidades de citocinas de histamina liberadas por todo el cuerpo provocan una reacción sistémica inmediata. Demasiado fluido se escapa



desde la sangre a los tejidos, de modo que la presión sanguínea desciende demasiado (una relación denominada choque) y los tejidos se inflaman drásticamente. El tejido hinchado comprime las vías aéreas y puede incluso bloquearlas. El choque anafiláctico es poco común, pero es peligroso para la vida y requiere tratamiento inmediato (la chica mostrada en la imagen de la izquierda está siendo tratada por un choque anafiláctico). Puede presentarse en cualquier momento, incluso por la exposición a una cantidad diminuta de alérgeno. Los riesgos incluyen cualquier reacción alérgica anterior.

**alergia** Sensibilidad a un alérgeno.

**alérgeno** Sustancia normalmente inofensiva o inocua que provoca una respuesta inmune en algunas personas.

### Para repasar en casa ¿Qué es una alergia?

- Los alérgenos son sustancias normalmente inofensivas que inducen una respuesta inmunológica. La sensibilidad a un alérgeno se conoce como una alergia.

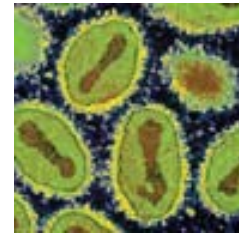


- › Las vacunas están diseñadas para desarrollar la inmunidad a una enfermedad.

La **inmunización** se refiere a los procesos diseñados para inducir la inmunidad. En la inmunización activa, se administra una preparación que contiene un antígeno —una **vacuna**— por vía oral o inyectada. La primera inmunización provoca una respuesta inmune primaria, del mismo modo que lo haría una infección. Una segunda inmunización, o refuerzo, provoca una respuesta inmune secundaria para mejorar la inmunidad.

En la inmunización pasiva, una persona recibe anticuerpos purificados provenientes de la sangre de otro individuo. El tratamiento ofrece un beneficio inmediato para alguien que haya estado expuesto a un agente potencialmente letal, como el tétanos, la rabia, el virus ébola, un veneno o una toxina. Debido a que los anticuerpos no fueron creados por los linfocitos del receptor, no se forman células efectoras ni de memoria, de manera que los beneficios únicamente se obtienen mientras se inyectan los anticuerpos.

La primera vacuna fue el resultado de intentos desesperados para sobrevivir a las epidemias de viruela que se extendían repetidamente a través de las ciudades de todo el mundo. La viruela es una grave enfermedad que mata hasta una tercera parte de los que son infectados por ella (figura 34.21). Antes de 1880, nadie sabía qué causaba las enfermedades infecciosas, o alguna manera de protegerse de ellas, pero había algunas pistas. En el caso de la viruela, los sobrevivientes rara vez la contraían por segunda vez. Quedaban inmunes (es decir, protegidos de la infección).



**Figura 34.21**

Joven sobreviviente y la causa de su enfermedad, el virus de la viruela. El uso a nivel mundial en la vacuna erradicó los casos naturales de esta enfermedad; las vacunaciones contra ella terminaron en 1972.

La idea de adquirir la inmunidad contra la viruela era tan atractiva que las personas habían estado arriesgando su vida por lograrla durante 2 mil años. Muchas personas introducían en pequeñas perforaciones sobre su piel fragmentos de costras o hilos humedecidos con pus, provenientes de llagas de la viruela. Algunos sobrevivieron a estas prácticas rudimentarias y consiguieron la inmunidad contra la viruela, pero muchos otros no lo lograron.

A finales de la década de 1700, era ampliamente conocido el hecho de que los ordeñadores no se contagiaban de la viruela si ya se habían recuperado de la viruela bovina (enfermedad benigna que afecta al ganado vacuno y a los seres humanos). En 1796, Edward Jenner, un médico inglés, inyectó el líquido proveniente de una úlcera de viruela bovina en el brazo de un chico saludable. Seis semanas más tarde, Jenner inyectó al chico un líquido proveniente de una úlcera de viruela. Afortunadamente, el chico no se enfermó. El experimento de Jenner demostró directamente que el agente de la viruela bovina producía inmunidad contra la viruela. Jenner nombró a este procedimiento “vacunación”, por la palabra latina para la viruela de las vacas (*vaccinia*). El uso de la vacuna de Jenner se extendió rápidamente por toda Europa y luego al resto del mundo. El último caso conocido de viruela fue en 1977, en Somalia. La vacuna ha erradicado este mal.

Ahora sabemos que el virus de la viruela bovina es una vacuna eficaz contra la viruela porque los anticuerpos que produce también reconocen a los antígenos de la viruela. Nuestro conocimiento de cómo funciona el sistema inmunológico nos ha permitido desarrollar muchas otras vacunas que salvan millones de vidas cada año. Estas vacunas son una parte importante de los programas de salud pública de todo el mundo (tabla 34.4).

**inmunización** Cualquier procedimiento diseñado para estimular la inmunidad respecto a una enfermedad específica.

**vacuna** Preparación que se introduce al cuerpo a fin de obtener la inmunidad para un antígeno específico.

### Para repasar en casa ¿Cómo funcionan las vacunas?

- › La inmunización es la aplicación de una vacuna portadora del antígeno y que está diseñada para producir la inmunidad contra una enfermedad específica.

**Tabla 34.4** Programa de inmunización recomendado para niños

Vacuna	Edad de vacunación
Contra la hepatitis B	Desde el nacimiento hasta los 2 meses
Refuerzos contra la hepatitis B	De 1 a 4 meses y de 6 a 18 meses
Contra el rotavirus	A los 2, 4 y 6 meses
DPT: contra la difteria, tétanos y tosferina	A los 2, 4 y 6 meses
Refuerzos de la DPT	De los 15 a 18 meses, de los 4 a 6 años y de los 11 a 12 años
HiB ( <i>Haemophilus influenzae</i> )	A los 2, 4 y 6 meses
Refuerzo de HiB	De los 12 a 15 meses
Contra el neumococo	A los 2, 4 y 6 meses
Refuerzo contra el neumococo	De los 12 a 15 meses
Virus inactivado de la polio	A los 2 y 4 meses
Refuerzo del virus inactivado de la polio	De los 6 a 18 meses y de los 4 a 6 años
Contra la influenza	Anualmente, desde los 6 meses hasta los 18 años
SPR: contra el sarampión, paperas, rubéola	De los 12 a 15 meses
Refuerzo de SPR	De los 4 a 6 años
Contra la varicela	De los 12 a 15 meses
Refuerzo contra la varicela	De los 4 a 6 años
Serie contra la hepatitis A	Desde el año hasta los 2 años
Serie contra el VPH	De los 11 a 12 años
Contra el meningococo	De los 11 a 12 años
Centros para el Control y Prevención de Enfermedades, 2010	

- El sistema inmunológico de algunas personas no funciona de manera adecuada. El resultado a menudo puede ser grave o mortal.
- ◀ Vínculo a SCID 15.10, Esclerosis múltiple 29.9

Las personas por lo regular no producen anticuerpos para las moléculas que se producen en sus propias células corporales sanas, en parte debido a que las células del timo incorporan un mecanismo de control de calidad que elimina a los receptores “defectuosos” de células T. Las células de timo cortan pequeños polipéptidos de una variedad de proteínas del cuerpo que se adjuntarán a los marcadores MHC. Las células T en maduración que se unen fuertemente a uno de estos complejos péptido-MHC tienen TCR que reconocen una proteína propia; los que no se unen o se enlazan débilmente a los complejos, no reconocen los marcadores MHC. Ambos tipos de células mueren.

A pesar de estos controles de calidad integrados y las redundancias de las funciones del sistema inmune, la inmunidad no siempre funciona tan bien como debería. Su gran complejidad es parte del problema, porque simplemente existen más oportunidades de producirse fallas en los sistemas que tienen muchos componentes. Incluso las pequeñas fallas en la función del sistema inmune pueden tener consecuencias catastróficas para la salud. Los trastornos autoinmunes se producen cuando una respuesta inmune es erróneamente dirigida contra las propias células sanas del cuerpo de una persona. En la inmunodeficiencia, la respuesta inmune es insuficiente para proteger a una persona de las enfermedades.

### Trastornos autoinmunes

En ocasiones, los linfocitos y las moléculas de anticuerpos fallan al discriminar entre lo que es propio y lo que es ajeno. Cuando esto sucede, ejecutan una **respuesta autoinmune**: una respuesta inmune que se dirige a uno de los propios tejidos. La autoinmunidad puede ser benéfica, por ejemplo, cuando una respuesta mediada por células se dirige a células cancerosas, pero en la mayoría de los casos no lo es (tabla 34.5).

Los anticuerpos contra las proteínas propias pueden unirse a receptores de hormonas, como en el caso de la enfermedad de Graves. En esta enfermedad, los anticuerpos propios que se unen a los receptores de estimulación de la glándula tiroidea causan una producción en exceso de hormona tiroidea, lo que acelera la tasa metabólica del cuerpo en general. Los anticuerpos no son parte de los circuitos de retroalimentación que por lo común regulan la producción de la hormona tiroidea. Por lo tanto, la unión del anticuerpo continúa sin control, la tiroidea continúa liberando la hormona en exceso, y la tasa metabólica se sale de control. Los síntomas de la

**respuesta autoinmune** Respuesta inmune inadecuada que se dirige a uno de los propios tejidos.

**Tabla 34.5** Ejemplos de autoanticuerpos asociados con los trastornos autoinmunes

Trastorno	Objetivo de los autoanticuerpos	Tejido afectado
Enfermedad de Crohn	Proteínas de los gránulos de neutrófilos	Tracto gastrointestinal
Dermatomiositis	Enzima de síntesis de tARN	Músculos, piel
Diabetes mellitus tipo 1	Proteínas de los islotes o insulina	Páncreas
Síndrome de Goodpasture	Colágeno tipo IV	Riñón, pulmón
Enfermedad de Graves	Receptor de TSH	Tiroides
Síndrome de Guillain-Barré	Lípidos de los ganglios	Sistema nervioso periférico
Enfermedad de Hashimoto	Proteínas de síntesis de TH	Tiroides
Púrpura idiopática trombo-citopénica	Glucoproteínas plaquetarias	Sangre (plaquetas)
Lupus eritematoso	ADN, proteínas nucleares	Tejido conectivo
Esclerosis múltiple	Proteínas de la mielina	Sistema nervioso central
Miastenia grave	Receptores de acetilcolina	Uniones neuromusculares
Pénfigo vulgar	Cadherina	Piel
Anemia perniciosa	Glucoproteína celular parietal	Epitelio del estómago
Polimiositis	Enzima de síntesis de tARN	Músculos
Cirrosis biliar primaria	Proteínas nucleares de los poros, mitocondrias	Hígado
Artritis reumatoide	Región constante de IgG	Articulaciones
Esclerodermia	Topoisomerasa	Endotelio arteriolar
Colitis ulcerosa	Enzima en gránulos de los neutrófilos	Intestino grueso
Granulomatosis de Wegener	Enzima en gránulos de los neutrófilos	Vasos sanguíneos

enfermedad de Graves incluyen pérdida incontrolable de peso, ritmo cardíaco irregular y rápido, insomnio, cambios de humor pronunciados y ojos saltones.

La esclerosis múltiple, un trastorno neurológico, se produce cuando las células T autorreactivas atacan a las vainas de mielina de los axones en el sistema nervioso central (sección 29.9). Los síntomas van desde la debilidad y la pérdida del equilibrio hasta la parálisis y la ceguera. Los alelos del gen MHC específico aumentan la susceptibilidad, pero una infección bacteriana o viral puede desencadenar el trastorno.

### Inmunodeficiencia

El deterioro de la función inmune es peligroso y a veces mortal. Las inmunodeficiencias hacen a las personas vulnerables a las infecciones por agentes oportunistas que suelen ser inofensivos para las personas con buena salud. Las inmunodeficiencias primarias, que están presentes al nacer, son el resultado de mutaciones. Las inmunodeficiencias combinadas graves (SCID, por sus siglas en inglés) son algunos ejemplos. La inmunodeficiencia secundaria es la pérdida de la función inmune después de la exposición a un agente externo, como un virus. El sida (síndrome de inmunodeficiencia adquirida, que se describe en la sección siguiente) es la más común de las inmunodeficiencias secundarias.

#### Para repasar en casa ¿Qué sucede cuando el sistema inmunológico no funciona como debería?

- La inmunidad mal dirigida o comprometida, que a veces se produce como resultado de una mutación o de factores ambientales, puede tener consecuencias graves o mortales.

- El sida es el resultado de las interacciones entre el virus del VIH y el sistema inmunológico humano.
- ◀ Vínculos a ADNc 15.2, Virus del VIH y su replicación 19.2

El síndrome de inmunodeficiencia adquirida, o **sida**, es una cons- telación de trastornos que se producen como resultado de la infec- ción con el VIH, el virus de la inmunodeficiencia humana (figura 34.22A). Este virus paraliza el sistema inmunológico, por lo que hace que el cuerpo sea muy susceptible a las infecciones y a las formas raras de cáncer. Actualmente tienen sida, aproximadamente 39.5 millones de personas en el mundo (figura 34.22B).

No hay manera de librar al cuerpo del VIH: no hay cura para los ya infectados. Al principio, una persona infectada parece estar en buen estado de salud, tal si estuviera combatiendo “un brote de gripe”. Pero con el tiempo aparecen los síntomas que prefiguran el sida: fiebre, ganglios linfáticos sumamente agrandados, fatiga crónica y pérdida de peso, además de sudores nocturnos. Entonces, atacan las infecciones causadas por microorganismos normalmente inofensivos. A menudo se producen infecciones por hongos en la boca, el esófago y la vagina, así como una forma de neumonía causada por el hongo *Pneumocystis jirovecii*. Surgen los moretones; estas lesiones son evidencia del sarcoma de Kaposi, un tipo de cáncer que es común entre los pacientes con sida (figura 34.22C).

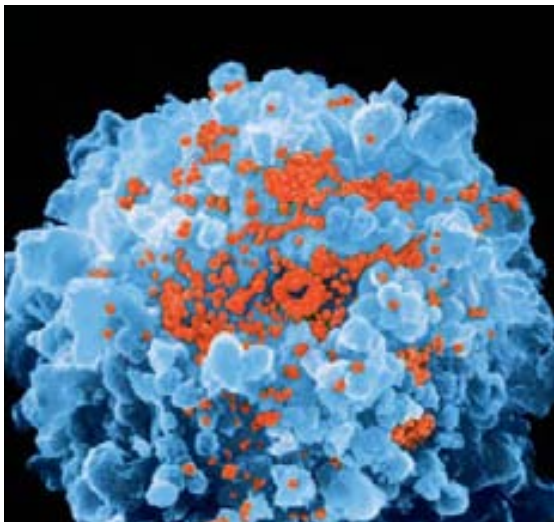
**VIH una vez más** El VIH es un retrovirus con una envoltura lipídica. Recuerda, este tipo de envoltura o recubrimiento se com- pone de un pequeño trozo de la membrana plasmática adquirida por un virus a medida que brota de una célula (sección 19.2). Las proteínas sobresalen de la envoltura, que se extienden, y bordean su superficie interna. Justo debajo de la envoltura, más proteínas virales encierran dos cadenas de ARN y enzimas de transcriptasa inversa. Cuando una partícula de retrovirus infecta una célula, la transcriptasa inversa copia el ARN viral en el ADN, el cual se integra en el ADN de la célula hospedera.

**Lucha titánica** El VIH infecta principalmente a los macrófagos, las células dendríticas y las células T auxiliares. Cuando las partículas de virus entran al cuerpo, las células dendríticas las engullen. Las células dendríticas migran entonces a los ganglios linfáticos, donde presen- tan el antígeno procesado del VIH a las células T novatas. Se forma un ejército de anticuerpos IgG neutralizadores contra el VIH y de células T citotóxicas específicas para el VIH.

Acabamos de describir una típica respuesta inmune adaptativa. Ésta libra al cuerpo de la mayoría —pero no de todos— los virus. En esta primera respuesta, el VIH infecta unas cuantas células T auxiliares en unos pocos ganglios linfáticos. Durante muchos años o incluso décadas, los anticuerpos IgG mantienen bajo el nivel del VIH en la sangre, y las células T citotóxicas eliminan células infecta- das con VIH.

Los pacientes son contagiosos durante esta etapa, aunque podrían no mostrar síntomas de sida. El VIH persiste en algunas de sus células T auxiliares, en unos pocos ganglios linfáticos. Con el tiempo, el nivel de la IgG que neutraliza al virus en la sangre se desploma, y disminuye la producción de células T. La razón por la que disminuye la IgG sigue siendo un tema importante de la investigación, pero su efecto es cierto: el sistema inmune adapta- tivo se vuelve menos eficaz en la lucha contra el virus. El número de partículas de virus se incrementa: hasta mil millones de virus se crean cada día y hasta 2 mil millones de células T se infectan. La mitad de las partículas de virus son destruidas, y la mitad de las células T auxiliares son reemplazadas cada dos días. Los ganglios linfáticos comienzan a hincharse con las células T infectadas.

Al final, la batalla se inclina hacia uno de los antagonistas a medida que el cuerpo produce menos células T auxiliares de reemplazo, y la capacidad del cuerpo para la inmunidad adaptativa se destruye. Otros tipos de virus pueden crear más partículas por día, pero el sistema inmunológico tarde o temprano los destruye. El VIH destruye el sistema inmunológico, por lo que las infecciones secundarias y los tumores matan al paciente.



**A** Una célula T humana (azul), infectada con VIH (rojo).



**B** Este bebé rumano contrajo el sida a través de la leche materna.



**C** Lesiones de sarcoma de Kaposi, un cáncer que es un síntoma común de la infección por VIH en pacientes con sida de edad avanzada.

**Figura 34.22** Tres puntos de vista del sida.



**Transmisión** El VIH no se transmite por contacto casual. La mayoría de las infecciones por VIH son el resultado de tener relaciones sexuales sin protección con una pareja infectada. El virus se encuentra en el semen y las secreciones vaginales, y puede entrar en una pareja a través de los revestimientos epiteliales del pene, la vagina, el recto y la boca. El riesgo de transmisión aumenta por el tipo de acto sexual; por ejemplo, el sexo anal aumenta 50 veces el riesgo respecto al sexo oral. Las madres infectadas pueden transmitir el VIH a un niño durante el embarazo, el parto o la lactancia. El VIH también se desplaza en pequeñas cantidades de sangre infectada en las jeringas compartidas por los consumidores de drogas por vía intravenosa, o por los pacientes en los hospitales de los países subdesarrollados.

**Pruebas** La mayoría de las pruebas para detectar el sida analizan la sangre, saliva u orina para detectar anticuerpos que se unen a los antígenos del VIH. Estos anticuerpos son detectables en 99 por ciento de las personas infectadas dentro de los tres meses de exposición al virus. Una prueba puede detectar el ARN viral aproximadamente a unos 11 días después de la exposición. En la actualidad, las únicas pruebas fiables se llevan a cabo en los laboratorios clínicos; los equipos de prueba caseros pueden dar lugar a falsos negativos, lo cual puede ocasionar que una persona infectada transmita sin saberlo el virus.

**Fármacos y vacunas** Los fármacos no pueden curar el sida, pero pueden retrasar su progreso. De los casi 20 fármacos aprobados por la FDA contra el sida, la mayoría de los procesos se destinan exclusivamente para la replicación retroviral. Por ejemplo, los nucleótidos del ARN análogos, como el AZT, inhiben la transcriptasa inversa. Interrumpen la replicación del VIH cuando la sustituyen por los nucleótidos normales en el proceso de síntesis de ARN viral a ADN (secciones 15.2 y 19.2). Otros fármacos como los inhibidores de la proteasa afectan diferentes partes del ciclo de replicación viral.

Un coctel de tres fármacos de un inhibidor de la proteasa más dos inhibidores de transcriptasa inversa es actualmente la terapia contra el sida de mayor éxito, y ha cambiado el curso de la enfermedad de una sentencia de muerte a corto plazo para una enfermedad a largo plazo, a menudo manejable.

Los investigadores están empleando varias estrategias para desarrollar una vacuna contra el VIH. En el momento de escribir esto, las organizaciones de todo el mundo están probando 25 diferentes vacunas contra el VIH. La mayoría de ellas se componen de las proteínas o polipéptidos del VIH aislados, y muchos llevan los antígenos en vectores virales. Vivo, un virus debilitado del VIH es una vacuna eficaz en los chimpancés, pero el riesgo de infección por VIH de las vacunas mismas supera con creces los beneficios potenciales en los seres humanos. Otros tipos de vacunas contra el VIH son notoriamente ineficaces. Los anticuerpos IgG ejercen una presión selectiva sobre el virus, que tiene una tasa de mutación muy alta puesto que se replica sumamente rápido. El sistema

**sida** Síndrome de inmunodeficiencia adquirida. Una colección de enfermedades que se desarrolla después de que un virus (VIH) debilita el sistema inmune.

## El último deseo de Frankie (una vez más)

La vacuna Gardasil se compone de proteínas de la cápside viral que se autoensamblan en partículas similares a virus (VLP, por sus siglas en inglés). Las proteínas son producidas por una levadura genéticamente modificada, *Saccharomyces cerevisiae*. Esta levadura lleva los genes de una proteína de superficie de cada una de las cuatro cepas del VPH, por lo que las VLP no llevan el ADN viral. De este modo, las VLP no son infecciosas, pero las proteínas antigénicas de que



se componen provocan una respuesta inmune por lo menos tan intensa como la infección con el virus de VPH (izquierda).

**¿Cómo votarías?** Los ensayos clínicos de algunas vacunas se producen en países que tienen menos regulaciones respecto a las pruebas en humanos que las que rigen en Estados Unidos. ¿Deberían realizarse todos los ensayos clínicos con las mismas normas éticas sin importar dónde se llevaran a cabo? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

**Tabla 34.6** Número de casos globales de VIH y sida

Región	Casos de sida	Nuevos casos de VIH
África Subsahariana	22 400 000	1 900 000
Sur/Sureste de Asia	3 800 000	280 000
América Latina	2 000 000	170 000
Asia Central/Europa del Este	1 500 000	110 000
América del Norte	1 400 000	55 000
Asia Oriental	850 000	75 000
Europa Occidental/Norte de Europa	850 000	30 000
Medio Oriente/África del Norte	310 000	35 000
Islas del Caribe	240 000	20 000
Australia/Nueva Zelanda	59 000	3 900
Total mundial aproximado	33 400 000	2 700 000

Fuente: Programa Conjunto de Naciones Unidas para el VIH/sida, informe del 2009.

inmune humano no puede producir anticuerpos con suficiente rapidez para mantenerse al día con esas mutaciones.

En la actualidad, nuestra mejor opción para detener la propagación del VIH es la prevención, enseñando a la gente cómo evitar el contagio. La mejor protección contra el sida es evitar conductas de riesgo. En la mayoría de los casos, la infección por VIH es la consecuencia de una elección: o bien tener relaciones sexuales sin protección, o usar una aguja compartida para administrarse drogas por vía intravenosa. Los programas educativos de todo el mundo están teniendo un efecto en la propagación del virus: en muchos (aunque no en todos) los países, la incidencia de nuevos casos de VIH cada año está comenzando a disminuir. No obstante, nuestra lucha mundial contra el sida no se está ganando (tabla 34.6).

### Para repasar en casa ¿Qué es el sida?

› El sida se presenta como resultado de la infección por VIH, un virus que infecta a los linfocitos y paraliza el sistema inmunológico humano.

## Resumen



**Sección 34.1** El resultado directo de nuestra creciente comprensión de la forma en que el cuerpo humano interactúa con los agentes patógenos son las proyecciones, tratamientos y vacunas contra enfermedades, como el cáncer cervicouterino.



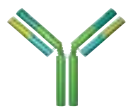
**Sección 34.2** Tres líneas de la defensa inmunológica protegen a los vertebrados contra las infecciones. Un patógeno que traspasa las barreras de superficie activa la **inmunidad natural**, un conjunto de defensas generales que normalmente impide que los agentes patógenos se establezcan en el cuerpo. A continuación, sigue la **inmunidad adaptativa**, que puede dirigirse específicamente a miles de millones de **antígenos** diferentes. El **complemento** y las moléculas de señalización como las **citocinas** ayudan a coordinar las actividades de los glóbulos blancos de la sangre: las **células dendríticas**, los **macrófagos**, los **neutrófilos**, los **basófilos**, los **mastocitos**, los **eosinófilos**, las **células B y T** (incluyendo las **células T citotóxicas**) y las **células NK**, en la **inmunidad**.



**Sección 34.3** Los vertebrados pueden defenderse de los agentes patógenos, como aquellos que causan la **placa dental**, en las superficies del cuerpo con barreras físicas, mecánicas y químicas (incluyendo la **lisozima**). La mayor parte de la **flora normal** no causa enfermedades a menos que penetren en los tejidos internos.



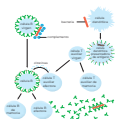
**Sección 34.4** Una respuesta inmune natural incluye respuestas rápidas y generales que pueden eliminar a los invasores antes de que puedan llegar a establecerse en el cuerpo. El complemento atrae a los fagocitos y perfora las células invasoras. La **inflamación** comienza cuando los mastocitos en el tejido liberan histamina, lo que incrementa el flujo sanguíneo y también hace a los capilares permeables a los fagocitos y a las proteínas plasmáticas. La **fiebre** combate las infecciones mediante el aumento de la tasa metabólica.



**Sección 34.5** Los receptores de antígenos (**receptores de células T**, y los **receptores de células B**, así como otros **anticuerpos**) reconocen antígenos específicos. Estos receptores permiten que el sistema inmune adaptativo reconozca miles de millones de antígenos diferentes. Los TCR que reconocen **marcadores MHC** son la base de la discriminación entre lo propio y lo ajeno.



**Sección 34.6** Las células B y células T llevan a cabo la inmunidad adaptativa. Las **respuestas inmunes mediada por anticuerpos** y **mediada por células** trabajan en conjunto para librar al cuerpo de un agente patógeno específico. Los linfocitos fagocíticos presentan al antígeno en estas respuestas. Se forman **células efectoras** y se dirigen a las partículas portadoras de antígenos en una respuesta primaria. Las **células de memoria** que también se forman están reservadas para un encuentro posterior con un antígeno, en cuyo caso desencadenan una respuesta secundaria más rápida y más intensa.



**Secciones 34.7, 34.8** Las células B, asistidas por las células T y las moléculas de señalización, llevan a cabo respuestas inmunes mediadas por anticuerpos, durante las cuales se producen los anticuerpos por las células B. La unión de los anticuerpos provoca una

**aglutinación** de las células extrañas, y las partículas portadoras de antígeno las etiquetan para la fagocitosis. La determinación del grupo sanguíneo es una prueba de aglutinación.



**Sección 34.9** Las células T citotóxicas y las células NK son fundamentales para las respuestas mediadas por células que se dirigen y eliminan a las células del cuerpo alteradas por infecciones o por el cáncer. Se forman células efectoras y células de memoria, como ocurre en las respuestas mediadas por anticuerpos.

**Sección 34.10** Los **alérgenos** son sustancias normalmente inofensivas que inducen respuestas inmunes; la hipersensibilidad a un alérgeno se conoce como **alergia**.

**Sección 34.11** La **inmunización** con **vacunas** diseñadas para producir inmunidad a enfermedades específicas salva millones de vidas cada año como parte de los programas de salud a nivel mundial.



**Secciones 34.12, 34.13** Las consecuencias del mal funcionamiento del sistema inmune pueden ser mortales. La inmunodeficiencia es una capacidad disminuida para ejecutar una respuesta inmunológica. En una **respuesta autoinmune**, las células del propio cuerpo se reconocen erróneamente como ajenas y son atacadas. El **sida** es causado por el VIH, un virus que infecta a las células T auxiliares.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

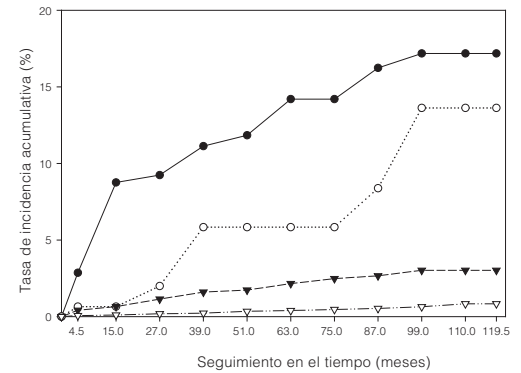
- ¿Cuál de los siguientes elementos no se encuentra entre los componentes de la primera línea de defensa contra las infecciones?
  - poblaciones bacterianas residentes
  - lágrimas, saliva, fluido gástrico
  - flujo de orina
  - la piel
  - complemento
  - lisozima
- ¿Cuál de los siguientes elementos no se considera como parte de una respuesta inmune natural?
  - células fagocíticas
  - fiebre
  - histaminas
  - citocinas
  - inflamación
  - activación del complemento
  - células presentadoras de antígenos
  - ninguna de las anteriores
- ¿Cuál de los siguientes elementos no se considera como parte de una respuesta inmune adaptativa?
  - células fagocíticas
  - células presentadoras de antígenos
  - histaminas
  - citocinas
  - receptores de antígenos
  - activación del complemento
  - anticuerpos
  - ninguna de las anteriores
- Las proteínas del complemento activado \_\_\_\_\_.
  - forman complejos de poros
  - promueven la inflamación
  - atraen los fagocitos
  - todas las anteriores
- \_\_\_\_\_ disparan las respuestas inmunes.
  - Las citocinas
  - Las lisozimas
  - Las inmunoglobulinas
  - Los antígenos
  - Las histaminas
  - Todas las anteriores
- Menciona una característica definitoria de la inmunidad natural.
- Menciona una característica definitoria de la inmunidad adaptativa.
- Los anticuerpos son \_\_\_\_\_.
  - receptores de antígenos
  - fabricados únicamente por las células B
  - proteínas
  - todas las anteriores

## Incidencia del cáncer uterino en mujeres VPH positivas

En el 2003, Michelle Kahn y sus colaboradores publicaron sus hallazgos acerca de un estudio de 10 años en el cual hicieron un seguimiento de la incidencia del cáncer cervicouterino y el estado del VPH en 20 514 mujeres. Todas las mujeres que participaron en el estudio se hallaban libres de cáncer cervicouterino cuando comenzó la prueba. Los investigadores les tomaron pruebas de Papanicolaou a intervalos regulares y utilizaron una prueba de hibridación del ADN para detectar la presencia de equipos específicos del VPH en las células del cuello uterino.

Los resultados se muestran en la **figura 34.23** como una gráfica de la tasa de incidencia del cáncer cervicouterino por el tipo de VPH. Las mujeres que dieron positivo al VPH a menudo están infectadas con más de un solo tipo, de manera que los datos se clasificaron en grupos que se basaron en el estado del VPH evaluado por tipo: positivo para el VPH16; o negativo para el VPH16 y positivo para el VPH18, o negativo para el VPH16 y el VPH18, y positivo para cualquier otra cepa de VPH causante de cáncer; o negativo para todas las cepas de VPH que causan cáncer.

1. A los 110 meses del estudio, ¿qué porcentaje de mujeres que no presentaban ningún tipo de VPH causante de cáncer tuvieron cáncer cervicouterino? ¿Qué porcentaje de mujeres infectadas con el VPH16 tuvieron también cáncer cervicouterino?
2. ¿En qué grupo entrarían las mujeres infectadas con VPH16 y con VPH18?
3. ¿Es posible estimar a partir de esta gráfica el riesgo global de padecer cáncer cervicouterino asociado con la infección del VPH causante de cáncer de cualquier tipo?



**Figura 34.23** Tasa de incidencia acumulativa del cáncer cervicouterino correlacionado con el estado del VPH en 20 514 mujeres con edades desde los 16 años y mayores.

Los datos fueron agrupados de la manera siguiente: VPH16 positivo (círculos negros), VPH16 negativo y VPH18 positivo (círculos blancos), y todos los otros tipos de VPH causantes de cáncer combinados (triángulos negros). Triángulos blancos: ningún tipo de VPH causante de cáncer fue detectado.

9. Las respuestas mediadas por anticuerpos trabajan en contra de \_\_\_\_\_.
  - a. los agentes patógenos intracelulares
  - b. los agentes patógenos extracelulares
  - c. las células cancerosas
  - d. tanto a como b
  - e. tanto b como c
  - f. a, b y c

- \_\_\_\_\_ célula NK
- \_\_\_\_\_ célula dendrítica
- d. elimina las células del cuerpo sin marcadores MHC
- e. interviene en las reacciones alérgicas

10. Las respuestas mediadas por células trabajan en contra de \_\_\_\_\_.
  - a. los agentes patógenos intracelulares
  - b. los agentes patógenos extracelulares
  - c. las células cancerosas
  - d. tanto a como b
  - e. tanto a como c
  - f. a, b y c

11. \_\_\_\_\_ son los objetivos de las células T citotóxicas.
  - a. Las partículas virales extracelulares en la sangre
  - b. Las células del cuerpo infectadas con virus o células tumorales
  - c. Los derrames parasitarios en el hígado
  - d. Las células bacterianas en la pus
  - e. Los granos de polen en el moco nasal

12. Las alergias se presentan cuando el cuerpo responde a \_\_\_\_\_.
  - a. los agentes patógenos
  - b. las toxinas
  - c. las sustancias normalmente inofensivas
  - d. todas las anteriores

13. Relaciona la célula inmune con la mejor descripción.
 

_____ mastocitos	a. presentador de antígenos
_____ eosinófilo	b. se dirige a los gusanos parásitos
_____ célula T auxiliar	c. activa las células T citotóxicas

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Se producen anticuerpos monoclonales al inmunizar a un ratón con un antígeno particular y posteriormente extirpándole el bazo. Las células B individuales que producen anticuerpos de ratón específicos para el antígeno se aíslan del vaso del ratón y se fusionan con células B cancerosas de una línea celular de mieloma. Las células resultantes híbridas del mieloma (células de "hibridoma") se clonan: las células individuales se reproducen en un cultivo de tejido como líneas celulares por separado. Cada línea produce y secreta anticuerpos que reconocen el antígeno con el cual se inmunizó al ratón. Estos anticuerpos monoclonales pueden ser purificados y utilizados para investigación u otros propósitos.

Los anticuerpos monoclonales en ocasiones se utilizan en la inmunización pasiva. Suelen ser eficaces, pero solamente a muy corto plazo. Los anticuerpos producidos por el propio sistema inmune pueden durar aproximadamente hasta seis meses en el flujo sanguíneo, pero los monoclonales liberados en la inmunización pasiva con frecuencia duran menos de una semana. ¿Por qué se da esta diferencia?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Estructura de la piel; Inflamación; Respuestas inmunes secundarias; Sistema linfático; Respuesta inmune mediada por anticuerpos; Selección clonal; Tipo sanguíneo; Respuesta inmune mediada por células.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo, aprovecharás tu conocimiento de la difusión (sección 5.6) y la respiración aerobia (7.2). Aprenderás acerca de la respiración en los invertebrados (capítulo 23) y de las branquias y los pulmones de los vertebrados (24.3, 24.4). Verás cómo la hemoglobina y los glóbulos rojos (3.5, 33.5), y el epitelio (28.3) funcionan en el intercambio de gases, y la forma en que los quimiorreceptores (30.2) y el tallo cerebral (29.10) interactúan para regular la respiración.



### Sistemas respiratorios

La respiración es un proceso fisiológico que traslada el oxígeno desde el ambiente hacia todos los tejidos metabólicamente activos y desplaza el dióxido de carbono desde los tejidos hacia el ambiente. Los órganos respiratorios como las branquias, los tubos traqueales y los pulmones mejoran la tasa o velocidad del intercambio de gases.



### Sistema respiratorio humano

El sistema respiratorio humano está formado por las vías respiratorias a través de las cuales pasan los gases desde y hacia los pulmones. Además de su función en el intercambio de gases, el sistema respiratorio humano tiene funciones en el habla, la regulación de temperatura y el sentido del olfato.

# 35 Respiración

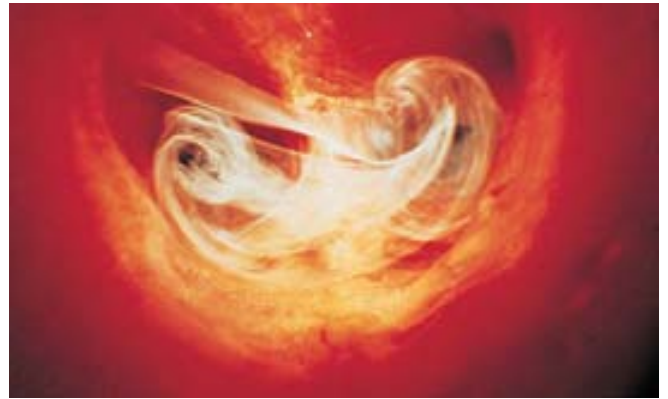
## 35.1 Y el humo asciende

Cada día, cerca de 3000 jóvenes se unen a las filas de los fumadores habituales en Estados Unidos. La mayoría ni siquiera tienen los 15 años de edad, cuando encienden un cigarrillo por primera vez, tosen y se atragantan a causa de las sustancias irritantes en el humo. La mayoría se sienten mareados, con náuseas y tienen dolores de cabeza. ¿Suenan divertidos? Pareciera que no. ¿Entonces, por qué ignoran las señales sobre las amenazas al cuerpo y se convierten en fumadores? Principalmente por la aceptación social. Para muchos adolescentes, una percepción equivocada de los beneficios sociales supera a las amenazas, en apariencia lejanas, para la salud.

A pesar de lo que creen los jóvenes, los cambios que pueden hacer que la amenaza se convierta en una realidad comienzan de inmediato. Las células ciliadas mantienen fuera de los pulmones a muchos agentes patógenos y contaminantes que entran en las vías respiratorias. Estas células pueden ser inmovilizadas durante horas por el humo de un cigarrillo (figura 35.1). El humo también mata los glóbulos blancos de la sangre que vigilan y defienden los tejidos respiratorios. Los agentes patógenos se multiplican en las indefensas vías respiratorias. El resultado: más resfriados, ataques de asma y bronquitis.

La nicotina altamente estimulante y adictiva constriñe los vasos sanguíneos, lo que aumenta la presión arterial. El corazón tiene que trabajar más para bombear la sangre a través de los conductos obstruidos. Además, la nicotina provoca un aumento del colesterol “malo” (LDL) y un descenso en el tipo de colesterol “bueno” (HDL) en la sangre. La sangre se hace más densa y pegajosa, fomentando coágulos que pueden bloquear los vasos sanguíneos.

El humo del tabaco tiene más de 40 carcinógenos conocidos y 80 por ciento de los casos de cáncer de pulmón se presentan en las personas que fuman. Las mujeres fumadoras son más susceptibles al cáncer que los hombres. En promedio, las mujeres desarrollan cáncer más temprano y con menor exposición al tabaco. Menos de 15 por ciento de las mujeres diagnosticadas con cáncer de pulmón sobreviven cinco años. Fumar también aumenta el riesgo de cáncer de mama; las mujeres que empiezan a fumar en la adolescencia tienen 70 por ciento



**Figura 35.1** El humo del cigarrillo en las vías aéreas superiores. Los productos químicos en el humo paralizan los cilios que ayudan a eliminar la mucosidad y los agentes patógenos.

más probabilidades de contraer cáncer de mama que aquellas que nunca han fumado.

Los familiares, compañeros de trabajo y amigos absorben dosis sin filtrar de los carcinógenos en el humo del tabaco. En Estados Unidos, cada año el cáncer mata a cerca de 3000 fumadores pasivos. Los niños expuestos al humo de segunda mano también son más propensos a desarrollar infecciones crónicas del oído medio, asma y otros problemas respiratorios en sus vidas.

En este capítulo se describen varios sistemas respiratorios. Todos intercambian gases con el ambiente. También contribuyen a la homeostasis, es decir, el mantenimiento de las condiciones internas del cuerpo dentro de los intervalos que las células pueden tolerar. Si tú o alguien que conozcas fuma, puedes utilizar este capítulo como guía para comprender el impacto de fumar sobre la salud. Para obtener una vista previa más gráfica, averigua lo que pasa todos los días con los fumadores que se encuentran en las salas de emergencia o las unidades de cuidados intensivos de los hospitales. No hay ningún glamour allí. No es algo genial, y no es nada agradable.



### Ciclo respiratorio

La inhalación siempre es un proceso activo. Esto ocurre cuando una parte del tallo cerebral manda señales a los músculos

para que se contraigan y aumenten el tamaño de la cavidad torácica. La exhalación es generalmente pasiva. Los músculos se relajan, el pecho y los pulmones se contraen y el aire sale de los pulmones.



### Intercambio de gases

El oxígeno se transporta desde el aire en los pulmones hasta los capilares pulmonares, donde se une con la hemoglobina. La hemoglobina

libera el oxígeno cerca de los tejidos activos. El dióxido de carbono se convierte en bicarbonato en la sangre. En los pulmones, el bicarbonato se convierte en dióxido de carbono y agua que pueden ser exhalados.



### Problemas respiratorios

La interrupción de la respiración (apnea), las enfermedades infecciosas (como la tuberculosis)

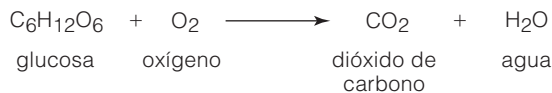
y las condiciones inflamatorias (como el asma y la bronquitis) interfieren con la función respiratoria normal.

## 35.2 Proceso de la respiración

- › La respiración es el proceso fisiológico que suministra el oxígeno necesario para la respiración aerobia.
- ◀ Vínculos a Difusión 5.6, Respiración aerobia 7.2

### Intercambio de gases

En el capítulo 7 aprendiste acerca de la respiración aerobia, una ruta metabólica de liberación de energía que requiere oxígeno ( $O_2$ ) y produce dióxido de carbono ( $CO_2$ ), como resumimos a continuación:



Este capítulo se enfoca en la **respiración**, un conjunto de procesos fisiológicos que suministran el oxígeno del ambiente a las células del cuerpo y desechan dióxido de carbono.

Los gases entran y salen del cuerpo del animal por difusión a través de una fina y húmeda **superficie respiratoria** (figura 35.2A). Una típica superficie respiratoria tiene una o dos capas de células de espesor. La superficie de las vías respiratorias debe ser delgada porque los gases se difunden rápidamente sólo en distancias muy cortas. Debe estar húmeda porque los gases no pueden atravesar la superficie respiratoria a menos que se disuelvan en un fluido y se difundan a través de él.

Un segundo intercambio de gases se produce de manera interna en la membrana de las células del cuerpo (figura 35.2B). El oxígeno se difunde desde el fluido intersticial hacia el interior de una célula y el dióxido de carbono se difunde en la dirección opuesta. En los invertebrados sin un sistema circulatorio, el oxígeno que atraviesa la superficie respiratoria llega a las células del cuerpo por difusión. En la mayoría de los invertebrados, y en todos los vertebrados, un sistema circulatorio mejora el movimiento de los gases entre las células del cuerpo y la superficie de las vías respiratorias.

### Factores que afectan el intercambio gaseoso

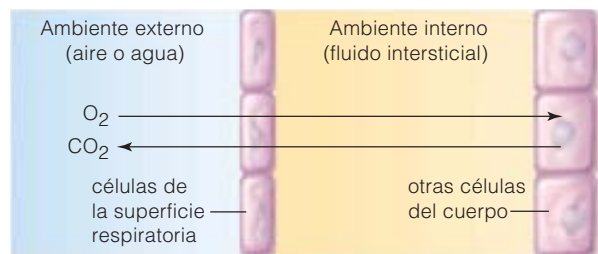
Cuanto mayor sea el área de la superficie respiratoria, más moléculas pueden cruzar en cualquier momento dado. El área de la superficie respiratoria a menudo es sorprendentemente grande en relación con el tamaño del cuerpo del animal. Las ramificaciones y pliegues permiten que una gran superficie respiratoria pueda caber en un pequeño volumen.

Las concentraciones de los gases a cada lado de la superficie respiratoria también afectan la tasa de intercambio de gases. Cuanto mayor sea el gradiente de concentración a través de esta superficie, será más rápida la difusión. Como resultado, muchos animales tienen mecanismos que mantienen al aire o el agua ricos en oxígeno fluyendo sobre sus superficies respiratorias. Por ejemplo, tus inhala-

**proteína respiratoria** Proteína que se une reversiblemente al oxígeno cuando la concentración de oxígeno es alta y lo libera cuando la concentración de oxígeno es baja. La hemoglobina es un ejemplo.

**respiración** Proceso fisiológico por el cual el cuerpo de un animal suministra oxígeno a las células y desecha dióxido de carbono.

**superficie respiratoria** Superficie húmeda a través de la cual se intercambian gases entre las células animales y el ambiente externo.



- A** Las células de la superficie respiratoria intercambian gases tanto con el ambiente externo como con el interno.
- B** Otras células del cuerpo intercambian gases con el ambiente interno.

**Figura 35.2** Dos sitios de intercambio de gases durante la respiración.

En algunos animales, los gases simplemente se difunden entre los dos sitios. Sin embargo, la mayoría de los animales tiene un sistema circulatorio y su sangre transporta los gases entre los dos sitios de intercambio a gran velocidad.

ciones y exhalaciones transportan el aire rico en dióxido de carbono fuera de la superficie respiratoria en tus pulmones y lo reemplazan con aire rico en oxígeno.

Muchos animales también tienen sangre con proteínas respiratorias que hacen más pronunciado el gradiente de concentración de oxígeno en la superficie respiratoria. Una **proteína respiratoria** contiene uno o más iones metálicos que se unen al oxígeno cuando la concentración de oxígeno es alta y lo liberan cuando la concentración de oxígeno es baja. La hemoglobina sirve como un pigmento respiratorio en los seres humanos y en muchos otros animales. Cuando un átomo de oxígeno se une a la hemoglobina, ese átomo ya no contribuye a la concentración de oxígeno en la sangre. De este modo, la presencia de hemoglobina disminuye la concentración efectiva de oxígeno en la sangre y estimula la difusión del oxígeno desde el aire y hacia la sangre.

### Para repasar en casa ¿Qué es la respiración y cuáles factores afectan el intercambio de gases?

- › La respiración comprende los procesos fisiológicos que abastecen a las células del oxígeno que necesitan para la respiración aerobia y eliminan el dióxido de carbono residual que produce esta ruta metabólica.
- › Una superficie respiratoria es una membrana delgada y húmeda a través de la cual se difunden los gases dentro y fuera del ambiente interno. Entre mayor sea el área de la superficie respiratoria, más rápida será la velocidad del intercambio de gases.
- › La diferencia del gradiente de concentración a través de la membrana respiratoria también afecta el intercambio de gases, con un gradiente más pronunciado provocando el aumento de la tasa de intercambio.
- › Los gradientes son mantenidos por los mecanismos que transportan el agua o el aire hacia y desde la superficie respiratoria y por las proteínas respiratorias que se unen al oxígeno de una manera reversible.



## 35.3 Respiración de los invertebrados

- › La mayoría de los invertebrados son acuáticos e intercambian gases con sus ambientes acuosos, pero algunos se han adaptado a la vida sobre la tierra e intercambian gases con el aire.
- ◀ Vínculo a Exoesqueleto de los artrópodos 23.10

Muchos invertebrados no tienen órganos respiratorios especiales. Por ejemplo, los cnidarios y los gusanos planos (platelmintos) intercambian gases con el ambiente a través de la pared corporal y el revestimiento de la cavidad gastrovascular, que funciona tanto en la respiración como en la digestión (figura 35.3A). Estos animales no tienen un sistema circulatorio, por lo que los gases deben difundirse hacia dentro y fuera de las células, a través del fluido intersticial.

La evolución del sistema circulatorio y la sangre con pigmentos respiratorios incrementó la eficiencia de la distribución del oxígeno a través del cuerpo. En las lombrices de tierra, un sistema circulatorio cerrado conduce la sangre que contiene hemoglobina hacia y desde la pared húmeda del cuerpo que sirve como superficie respiratoria. La hemoglobina también transporta el oxígeno en la sangre de los moluscos y de algunos artrópodos. Los invertebrados no tienen glóbulos rojos; su hemoglobina se encuentra en la parte líquida de su sangre.

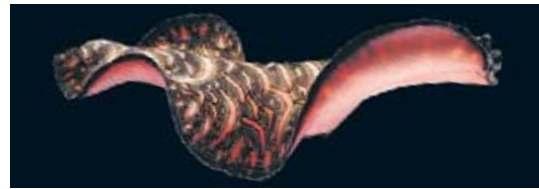
Las **branquias**, los órganos respiratorios con pliegues o filamentos provistos de vasos sanguíneos, se desarrollaron en muchos invertebrados acuáticos con un sistema circulatorio. A medida que la sangre se mueve a través de las branquias, se capta el oxígeno del agua y se desprende el dióxido de carbono. Las branquias plumosas de los crustáceos se encuentran bajo el exoesqueleto protector. La mayoría de los moluscos acuáticos tiene branquias en la cavidad del manto, pero algunas babosas de mar tienen branquias externas (figura 35.3B).

Los más exitosos invertebrados terrestres que respiran aire son los insectos y los arácnidos, como las arañas. Un exoesqueleto rígido ayuda a estos animales a conservar el agua, pero también bloquea el intercambio de gases a través de la superficie del cuerpo. Los insectos y algunas arañas superan esta limitación con un **sistema traqueal** que suministra aire directamente a los tejidos. Los tubos traqueales reforzados con quitina comienzan a partir de espiráculos, pequeños orificios que se encuentran por todo el exoesqueleto y que se ramifican en repetidas ocasiones (figura 35.3C). Por lo común hay un par de espiráculos por segmento: uno en cada lado del cuerpo. Los espiráculos pueden estar abiertos o cerrados para regular la cantidad de oxígeno que entra en el cuerpo. Las sustancias que obstruyen los espiráculos se utilizan como insecticidas. Por ejemplo, los aceites hortícolas rociados en árboles frutales sofocan a las cochinillas, los áfidos y los ácaros mediante la obstrucción de sus espiráculos.

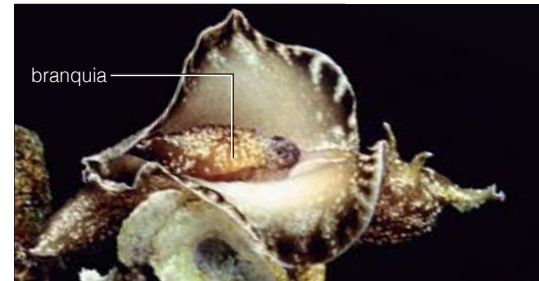
En las puntas de las ramificaciones traqueales más finas hay un poco de fluido en el que los gases se disuelven. Las puntas de los tubos traqueales de los insectos son adyacentes a las células del cuerpo y el oxígeno se difunde desde el aire en el tubo a través del fluido en

**branquias** Pliegues o extensiones del cuerpo que aumentan la superficie para la respiración.

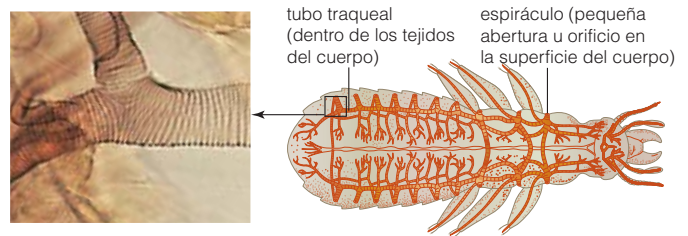
**sistema traqueal** Propio de los insectos y algunos otros artrópodos terrestres; tubos que transportan los gases entre la superficie del cuerpo y los tejidos internos.



A Los gusanos planos intercambian los gases a través de la pared externa del cuerpo y el revestimiento de la cavidad gastrovascular.



B Las babosas marinas intercambian los gases a través de una branquia que se encuentra sobre la superficie dorsal.



C Los insectos tienen un sistema de tubos traqueales reforzados con quitina que conducen el aire desde una abertura en la superficie del cuerpo (un espiráculo) al fluido intersticial alrededor de los tejidos profundos en el interior del cuerpo.

Figura 35.3 Ejemplos de mecanismos respiratorios de los invertebrados.

la punta y al interior de las células. El dióxido de carbono difunde en dirección opuesta, desde las células y hacia los tubos traqueales.

Algunos insectos fuerzan el aire dentro y fuera de sus tubos traqueales. Cuando se contraen los músculos abdominales de un saltamontes, los órganos presionan sobre estos tubos flexibles y obligan al aire a salir. Cuando los músculos se relajan, disminuye la presión sobre los tubos traqueales, los tubos se ensanchan y el aire vuelve a introducirse.

### Para repasar en casa ¿Cómo intercambian los invertebrados los gases con su ambiente?

- › Los cnidarios y los platelmintos intercambian los gases a través de la pared del cuerpo y el revestimiento de la cavidad gastrovascular. Los gases se mueven al interior de su cuerpo por difusión.
- › Los moluscos y los artrópodos acuáticos tienen branquias. La sangre que corre a través de las branquias transporta los gases hacia y desde otras células del cuerpo.
- › Los insectos y algunas arañas tienen un sistema de tubos traqueales llenos de aire que se abren en la superficie del cuerpo y finalizan cerca de las células del cuerpo.

## 35.4 Respiración de los vertebrados

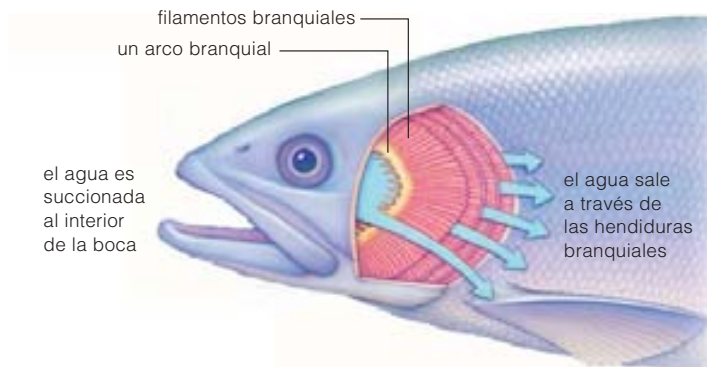
- › Dependiendo de la especie, los vertebrados intercambian gases a través de las branquias, la piel o la superficie de un par de pulmones internos.
- ◀ Vínculo a Peces 24.3, Evolución de los pulmones 24.4

### Respiración en los peces

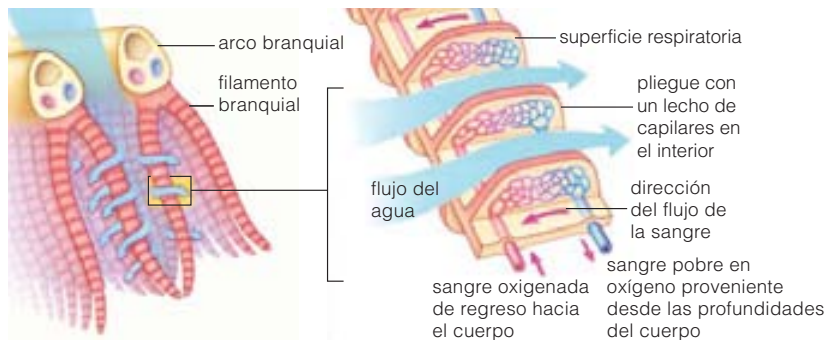
Todos los peces tienen aberturas branquiales que se abren a través de la faringe (la región de la garganta). En los peces agnatos (sin mandíbula) y los peces cartilagosos, las hendiduras branquiales son visibles desde el exterior, pero los peces óseos tienen un opérculo que las oculta.

En todos los peces, el agua fluye dentro de la boca, se introduce a la faringe y después se mueve hacia el exterior del cuerpo a través de las hendiduras branquiales (figura 35.4A). Un pez óseo succiona agua al abrir su boca, cerrar el opérculo y contraer los músculos que agrandan la cavidad oral. El agua es forzada a salir por las branquias cuando el pez cierra su boca, abre el opérculo que cubre sus branquias y contrae los músculos que hacen que se reduzca de la cavidad oral.

Si pudieras quitar el opérculo de un pez óseo, verías que las mismas branquias se componen de arcos branquiales óseos, cada uno de los cuales contiene muchos filamentos branquiales unidos (figura 35.4B). Dentro de cada filamento branquial se encuentran



**A** Un pez óseo mostrando sus branquias. El agua fluye al interior a través de su boca, que fluye sobre las branquias y después sale a través de las hendiduras branquiales. Cada branquia tiene arcos óseos branquiales con muchos delgados filamentos branquiales unidos.



**B** Dos arcos branquiales con filamentos

**C** Flujo a contracorriente del agua y de la sangre

**Figura 35.4 Animada** Estructura y función de las branquias de un pez óseo.

muchos lechos capilares donde se intercambian los gases disueltos en el agua con los gases de la sangre.

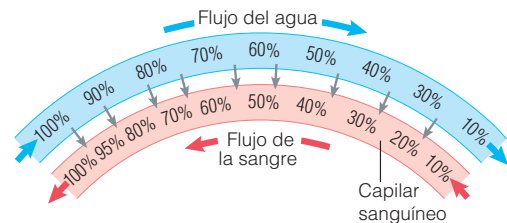
El agua que fluye sobre las branquias y la sangre que fluye a través de los capilares branquiales se mueven en direcciones opuestas (figura 35.4C). El resultado es un **intercambio a contracorriente**, en el cual los dos fluidos intercambian sustancias mientras fluyen en direcciones opuestas. A todo lo largo del capilar, el agua próxima a éste contiene más oxígeno que la sangre que fluye dentro de él (figura 35.4D). Como resultado, el oxígeno se difunde continuamente desde el agua en la sangre. La sangre se vuelve cada vez más oxigenada a medida que pasa a través del capilar.

### Evolución del par de pulmones

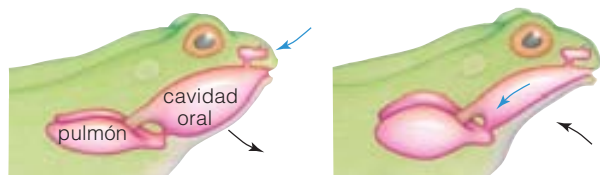
La mayoría de los tetrápodos tienen pulmones en pares. Un **pulmón** es un órgano respiratorio en forma de saco que se encuentra dentro de una cavidad del cuerpo. Las vías aéreas conectan a los pulmones con el aire exterior. Los primeros pulmones evolucionaron a partir de evaginaciones de la pared intestinal en algunos peces óseos. Los pulmones pueden haber ayudado a sobrevivir a estos peces en viajes cortos entre los estanques. Las branquias no funcionan en la tierra. Sin agua, sus delgados filamentos se colapsan por su propio peso, se secan y se pegan. Los pulmones se hicieron cada vez más importantes a medida que los tetrápodos acuáticos incursionaron en la tierra (sección 24.4).

Las larvas de los anfibios suelen tener branquias externas. Con mucha frecuencia, a medida que el animal se desarrolla, estas agallas desaparecen y son reemplazadas por pares de pulmones. Los anfibios también intercambian algunos gases a través de las superficies corporales de piel delgada. En todos los anfibios, gran parte del dióxido de carbono que se forma durante la respiración aerobia sale del cuerpo a través de la piel.

Todas las ranas tienen pulmones pareados. Las ranas no utilizan los músculos del pecho para introducir aire en sus pulmones, como tú lo haces, sino que inhalan el aire a través de sus orificios nasales mediante la depresión o abatimiento del paladar (figura 35.5A). Luego cierran sus orificios nasales y elevan el fondo de la boca y la garganta. La compresión de la cavidad oral impulsa el aire al interior de los pulmones (figura 35.5B).



**D** Flujo de oxígeno desde el agua al interior de un capilar. Los porcentajes indican el grado de oxigenación del agua (azul) y de la sangre (rojo). A todo lo largo del capilar, el agua fluye hacia abajo de su gradiente de concentración de agua en la sangre.



**A** La rana deprime el paladar, jalando el aire al interior de la cavidad oral a través de sus fosas nasales. **B** Al cerrar las ventanas o fosas nasales y elevar el paladar se empuja el aire al interior de los pulmones.

**Figura 35.5 Animada** Cómo llena sus pulmones una rana. Las flechas negras muestran los movimientos de la pared corporal. Las flechas azules muestran el movimiento del aire. Las ranas empujan el aire hacia sus pulmones, en lugar de inhalar como los seres humanos.

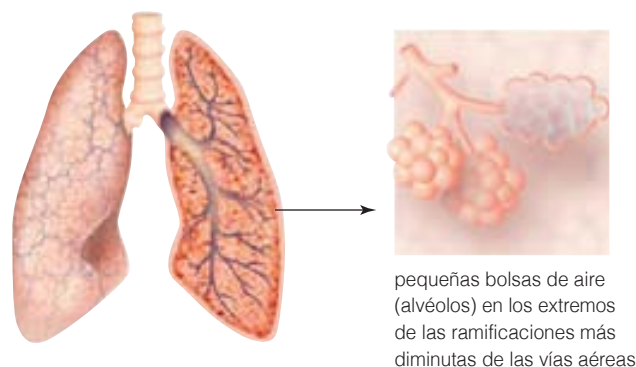
Los reptiles (incluyendo las aves) y los mamíferos son amniotas con piel impermeable. Sus únicas superficies respiratorias son el revestimiento de dos pulmones bien desarrollados. Estos pulmones se inflan cuando los músculos incrementan el tamaño de la cavidad torácica. A medida que la cavidad se expande, la presión en los pulmones desciende y el aire es aspirado hacia el interior.

En los mamíferos (al igual que los anfibios y la mayoría de los reptiles), el aire inhalado fluye a través de las vías respiratorias cada vez más pequeñas hasta llegar a los pequeños sacos llamados **alvéolos**. El intercambio gaseoso ocurre a través de la pared de los alvéolos (figura 35.6). Durante la exhalación, el aire vuelve sobre sus pasos, fluyendo de regreso de la misma manera que entró. Los pulmones no se desinflan por completo, de modo que un poco de aire viciado se queda atrás, incluso después de la exhalación.

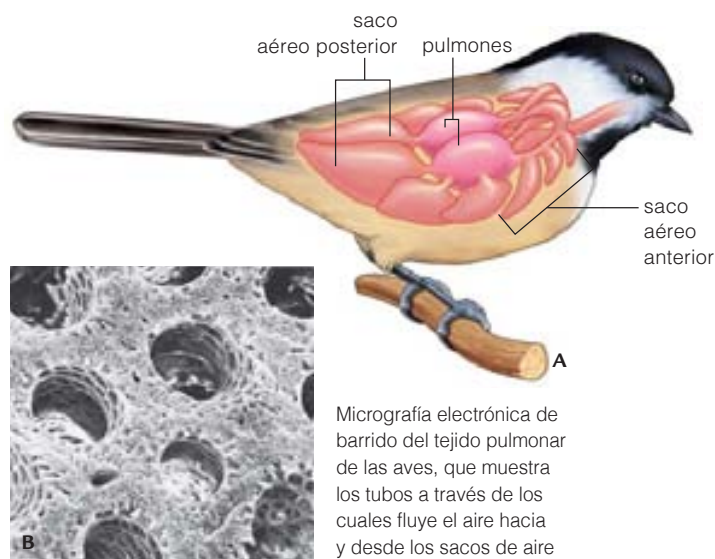
En las aves, no hay alvéolos, no se tienen "callejones sin salida", y no queda aire viciado en el interior del pulmón. Las aves tienen pulmones pequeños e inelásticos que no se expanden ni se contraen cuando el ave respira. En cambio, grandes sacos de aire unidos a los pulmones se inflan y desinflan (figura 35.7A). Se necesitan dos respiraciones para mover el aire a través de este sistema. El aire rico en oxígeno fluye a través de pequeños tubos en el pulmón tanto durante las inhalaciones como durante las exhalaciones. El revestimiento de estos tubos sirve como la superficie respiratoria (figura 35.7B). La continua circulación de aire sobre esta superficie aumenta la eficiencia del intercambio de gases.

### Para repasar en casa ¿De qué manera la estructura de los órganos respiratorios de vertebrados afecta a su función?

- Los peces intercambian gases con el agua que fluye a través de sus branquias. El flujo a contracorriente entre el agua y la sangre ayuda al intercambio de gases.
- Los anfibios intercambian los gases a través de su piel e impulsan el aire desde su boca hacia los pulmones. Los amniotas introducen el aire en sus pulmones mediante la ampliación del tamaño de su cavidad torácica.
- El aire fluye hacia dentro y fuera de los pulmones de los mamíferos, pero fluye continuamente a través de los pulmones de las aves.



**Figura 35.6** Pulmones de mamíferos. La expansión de la cavidad torácica conduce al aire dentro de tubos ramificados que terminan en pequeños sacos de aire llamados alvéolos, donde ocurre el intercambio gaseoso.



**Figura 35.7 Animada** Sistema respiratorio de un ave. **A** Grandes sacos de aire se unen a dos pulmones pequeños, inelásticos. El aire fluye a través de muchos tubos de aire dentro del pulmón, y en los sacos aéreos posteriores. **B** El revestimiento de los tubos de aire más diminutos, a veces llamados capilares aéreos, es la superficie respiratoria.

Se necesitan dos ciclos respiratorios para mover el aire a través de los pulmones y de los sacos de aire del sistema respiratorio de un ave:

**Inhalación 1:** Los músculos expanden la cavidad torácica, haciendo pasar el aire a través de los nostrilos o fosas nasales. La mayor parte del aire que fluye a través de la tráquea va a los pulmones y otra parte va hacia los sacos de aire posteriores.

**Exhalación 1:** Los sacos de aire anteriores se vacían. El aire de los sacos aéreos posteriores se desplaza hacia los pulmones.

**Inhalación 2:** El aire en los pulmones se mueve a los sacos de aire anteriores y es sustituido por el aire recién inhalado.

**Exhalación 2:** El aire en los sacos de aire anteriores se desplaza hacia el exterior del cuerpo mientras el aire de los sacos posteriores fluye hacia los pulmones.

Pasamos a continuación al sistema respiratorio humano. Sus principios de funcionamiento se aplican a la mayoría de los vertebrados.

**alvéolo** Pequeña bolsa de aire en el pulmón de los mamíferos; sitio de intercambio de gases.

**intercambio a contracorriente** Intercambio de sustancias entre dos fluidos que se mueven en direcciones opuestas.

**pulmón** Órgano respiratorio en forma de saco que se encuentra dentro de una cavidad del cuerpo.



- › Las vías respiratorias, los pulmones y algunos músculos del esqueleto del tórax desempeñan un papel en la respiración humana.
- ◀ Vínculos a Sentido del olfato 30.7, Defensas de las superficies 34.3

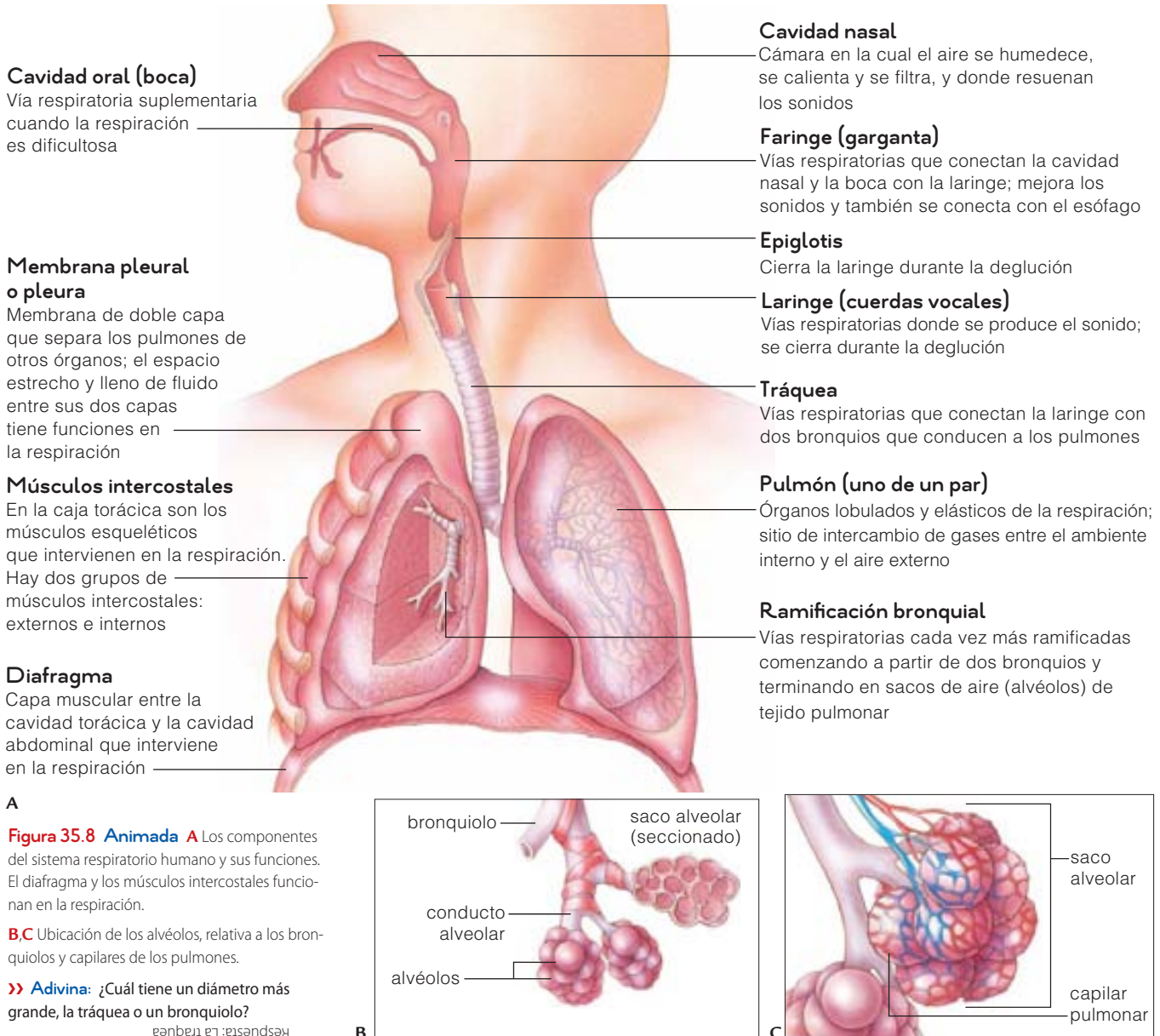
### Funciones del sistema

La **figura 35.8** muestra partes del sistema respiratorio humano y enumera sus funciones. El sistema respiratorio interviene en el intercambio de gases, pero realiza una gran cantidad de tareas adicionales. Podemos hablar, cantar o gritar a medida que el aire se mueve a través de nuestras cuerdas vocales. Tenemos un sentido del olfato porque las moléculas de aire estimulan los receptores olfativos en la nariz. Las células que recubren los conductos nasales y las otras vías respiratorias del sistema ayudan a defender el cuerpo; su función es interceptar y neutralizar los agentes patógenos en el aire. El sistema

respiratorio contribuye al equilibrio ácido-básico del cuerpo, al exhalar el dióxido de carbono de desecho que puede hacer que la sangre se vuelva ácida. Los controles sobre la respiración también ayudan a mantener la temperatura corporal, debido a que el agua que se evapora de las vías respiratorias tiene un efecto de enfriamiento.

### De las vías respiratorias a los alvéolos

**Los pasajes respiratorios** Toma una respiración profunda. Ahora observa la **figura 35.8A** para ver hacia dónde se dirige el aire. Si eres saludable y estás sentado en silencio, por lo general el aire entra por tu nariz y no por la boca. A medida que el aire se mueve a través de tus fosas nasales, unos vellos diminutos filtran cualquier partícula grande. El moco secretado por las células de la mucosa nasal captura las partículas finas y los productos químicos en el aire. Las células ciliadas de la mucosa nasal también ayudan a eliminar los contaminantes inhalados.



El aire de los nostrilos entra en la cavidad nasal, donde se calienta y humedece. Posteriormente, fluye hacia la **faringe**, o garganta. Continúa hacia la **laringe**, una vía aérea corta comúnmente conocida como la caja vocal debido al par de cuerdas vocales que se encuentran allí (figura 35.9). Cada una de las cuerdas vocales es músculo esquelético con una cubierta de epitelio secretor de moco. La contracción de las cuerdas vocales cambia el tamaño de la **glotis**, el espacio entre ellos.

Cuando la glotis está abierta por completo, el aire fluye en silencio a través de ella. Cuando la contracción muscular estrecha la glotis, el aire saliente que fluye a través del espacio más estrecho hace vibrar las cuerdas vocales, dando origen a los sonidos. La tensión en las cuerdas y los cambios en la posición de la laringe alteran el tono del sonido. Para que tengas una idea de cómo funciona, coloca un dedo en la “manzana de Adán”, el cartílago de la laringe que sobresale en la parte delantera de tu cuello. Tararea una nota baja y luego una muy alta. Vas a sentir la vibración de las cuerdas vocales y la forma en que los músculos de la laringe cambian de posición.

Una tapa de tejido llamado **epiglotis** puede doblarse y cubrir la laringe. Cuando respiras, la epiglotis apunta hacia arriba y el aire se mueve a través de la laringe hacia la **tráquea**. Cuando tragas, la epiglotis apunta hacia abajo y cubre la entrada de la laringe, de modo que los alimentos y los líquidos entran en el esófago, el cual conecta la faringe hacia el estómago.

La tráquea reforzada con cartílago se ramifica en dos **bronquios**. Cada bronquio suministra aire a un pulmón. Las células ciliadas y secretoras de moco en el revestimiento epitelial de los bronquios ayudan a defenderse de las infecciones del tracto respiratorio. Las bacterias y las partículas en el aire quedan atrapadas en el moco secretado, y a continuación, los cilios barren el moco hacia la garganta para su expulsión.

**El par de pulmones** En la cavidad torácica se localizan dos pulmones en forma de cono, uno a cada lado del corazón. La caja torácica encierra y protege los pulmones. Una gruesa membrana pleural de dos capas cubre la superficie exterior de cada pulmón y recubre la pared de la cavidad torácica interna.

Dentro de cada pulmón, el aire fluye a través de ramificaciones cada vez más finas de un “árbol bronquial”. Todas estas ramas son los **bronquiolos**. Los bronquiolos más diminutos conducen a los alvéolos respiratorios, los pequeños sacos de aire donde se

**bronquio** Vía respiratoria que conecta la tráquea a un pulmón.

**bronquiolo** En el pulmón, una pequeña vía aérea que conduce de un bronquio a los alvéolos.

**diafragma** Músculo entre las cavidades abdominal y torácica; se contrae durante la inhalación.

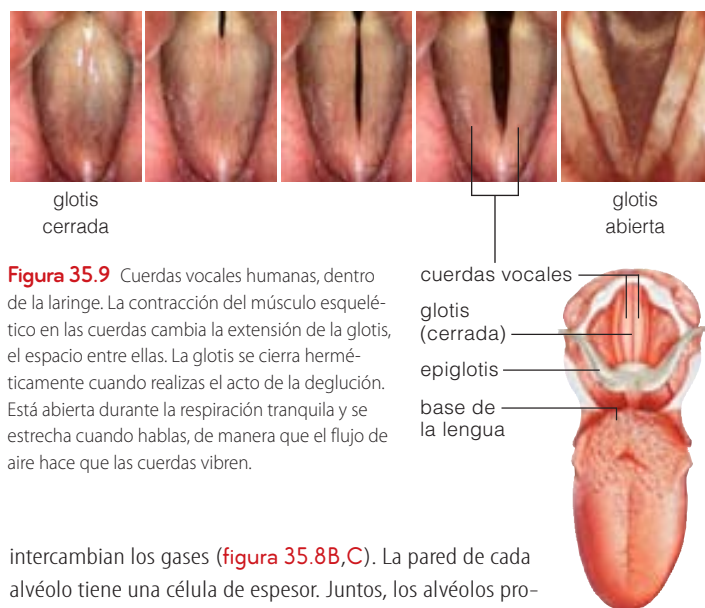
**epiglotis** Tapa que se pliega hacia abajo para evitar que los alimentos entren en las vías respiratorias durante la deglución.

**faringe** Garganta; se abre para las vías respiratorias y el tracto digestivo.

**glotis** Abertura formada cuando las cuerdas vocales se relajan.

**laringe** Vías respiratorias cortas que contienen las cuerdas vocales (caja vocal).

**tráquea** Vía respiratoria que lleva el aire a los pulmones.



**Figura 35.9** Cuerdas vocales humanas, dentro de la laringe. La contracción del músculo esquelético en las cuerdas cambia la extensión de la glotis, el espacio entre ellas. La glotis se cierra herméticamente cuando realizas el acto de la deglución. Está abierta durante la respiración tranquila y se estrecha cuando hablas, de manera que el flujo de aire hace que las cuerdas vibren.

intercambian los gases (figura 35.8B,C). La pared de cada alvéolo tiene una célula de espesor. Juntos, los alvéolos proporcionan una amplia superficie para el intercambio de gases. Si los 6 millones de alvéolos en tus pulmones pudieran ser extendidos en una sola capa, cubrirían la mitad de una cancha de tenis.

El aire en los alvéolos intercambia los gases con la sangre que fluye a través de los capilares pulmonares. En este punto se involucra un sistema de órganos diferente. El sistema circulatorio transporta el oxígeno a los tejidos corporales y el dióxido de carbono hacia el exterior.

**Músculos y respiración** El **diafragma**, una capa ancha de músculo liso por debajo de los pulmones, separa la cavidad torácica de la cavidad abdominal. Es el único músculo liso que puede ser controlado a voluntad. Tú puedes hacer que se contraiga tu diafragma al inhalar de manera deliberada. El diafragma y los músculos intercostales (los músculos esqueléticos entre las costillas) actúan en conjunto para modificar el volumen de la cavidad torácica durante la respiración. Existen dos grupos de músculos intercostales. Un grupo es externo a la caja torácica y tiene funciones en la inhalación. El otro grupo se encuentra en el interior de la caja torácica y actúa durante la exhalación forzada.

### Para repasar en casa ¿De qué manera la estructura del sistema respiratorio humano refleja su función?

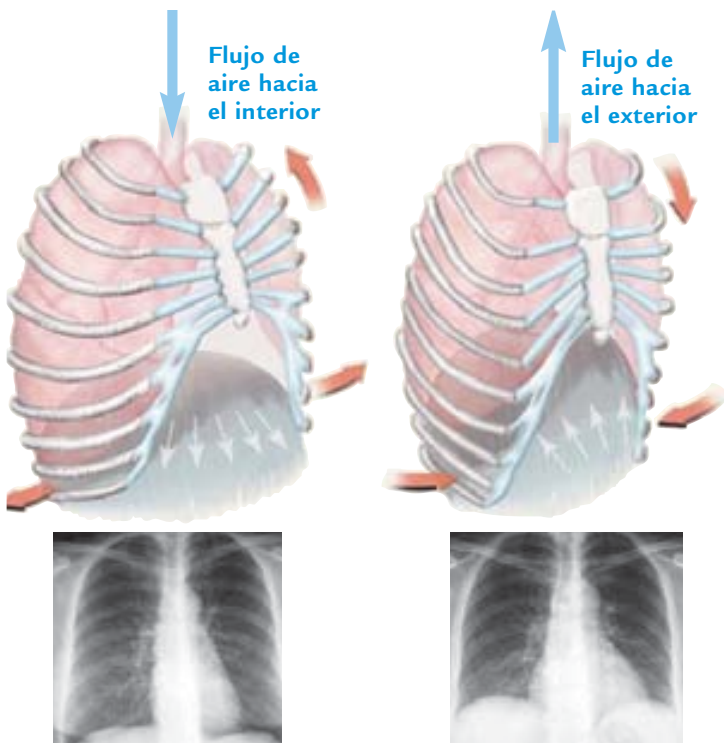
- ▶ El sistema respiratorio humano funciona en el intercambio gaseoso. También interviene en el sentido del olfato, la producción de la voz, las defensas del cuerpo, el equilibrio ácido-base y la regulación de la temperatura.
- ▶ El aire entra a través de la nariz o por la boca. Fluye a través de la faringe (garganta) y la laringe (caja vocal) hacia una tráquea que se bifurca en dos bronquios, uno en dirección de cada pulmón.
- ▶ Dentro de cada pulmón, las vías respiratorias se ramifican de manera adicional para suministrar aire a los alvéolos, donde los gases se intercambian en los capilares pulmonares. Las acciones del diafragma y los músculos entre las costillas alteran el tamaño de la cavidad torácica durante la respiración.

- › Señales rítmicas provenientes del cerebro provocan las contracciones musculares que causan que el aire fluya hacia los pulmones.
- ◀ Vínculo a pH 2.6, Tallo cerebral 29.10, Quimiorreceptores 30.2

### Ciclo respiratorio

Un **ciclo respiratorio** consta de una inhalación que succiona aire y una exhalación que lo expulsa. La inhalación es siempre activa y la llevan a cabo las contracciones musculares. Los cambios en el volumen de los pulmones y la cavidad torácica durante un ciclo respiratorio alteran los gradientes de presión entre el aire que se encuentra dentro y fuera del tracto respiratorio (figura 35.10).

Cuando comienzas a inhalar, el diafragma se contrae, se aplana y se mueve hacia abajo (figura 35.10A). Los músculos intercostales en la parte exterior de la caja torácica se contraen, levantando la caja torácica y causando su expansión. A medida que la cavidad torácica se expande, también lo hacen los pulmones. Cuando la presión en los alvéolos cae por debajo de la presión atmosférica, el aire fluye siguiendo el gradiente de presión hacia el interior de las vías respiratorias.



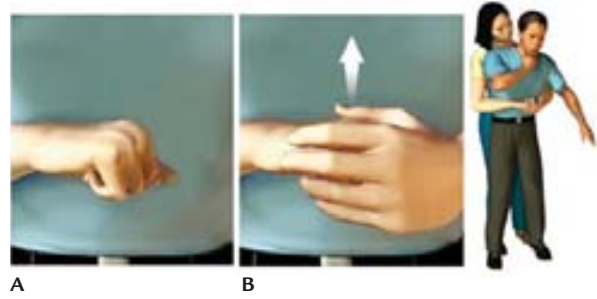
**A** Inhalación. El diafragma se contrae y se desplaza hacia abajo. Los músculos intercostales externos se contraen, elevan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera. Se expande el volumen pulmonar.

**B** Exhalación. El diafragma y los músculos intercostales externos regresan a sus posiciones de reposo. La caja torácica se desplaza hacia abajo, a su anterior posición. Los pulmones se retraen de manera pasiva.

**Figura 35.10 Animada** Los cambios en las dimensiones de la cavidad torácica durante un ciclo respiratorio simple. Las imágenes de rayos X revelan cómo la inhalación y la exhalación cambian el volumen pulmonar.

›› **Adivina:** ¿Qué efecto tiene la contracción del diafragma sobre el volumen de la cavidad torácica?

Respuesta: Se incrementa el volumen.



**Figura 35.11 Animada** Cómo realizar la maniobra de Heimlich en un adulto que se está asfixiando.

1. Determina si la persona realmente se está ahogando por obstrucción de las vías respiratorias. Una persona que tiene un objeto alojado en su tráquea no puede toser ni hablar.
2. Sitúate de pie detrás de la persona y coloca un puño por debajo de su caja torácica, justo por encima del ombligo, con tu dedo pulgar apuntando hacia adentro como se puede apreciar en **A**.
3. Cubre tu puño con tu otra mano como se muestra en **B** y empuja hacia adentro y hacia arriba. Repite hasta que el objeto sea expulsado.

En general, la exhalación es pasiva. Cuando los músculos que provocaron la inhalación se relajan, los pulmones retroceden de forma pasiva y disminuye el volumen pulmonar. Esto comprime los sacos alveolares, causando que la presión del aire dentro de ellos se incremente por encima de la presión atmosférica. Como resultado de este incremento, el aire es expulsado de los pulmones (figura 35.10B).

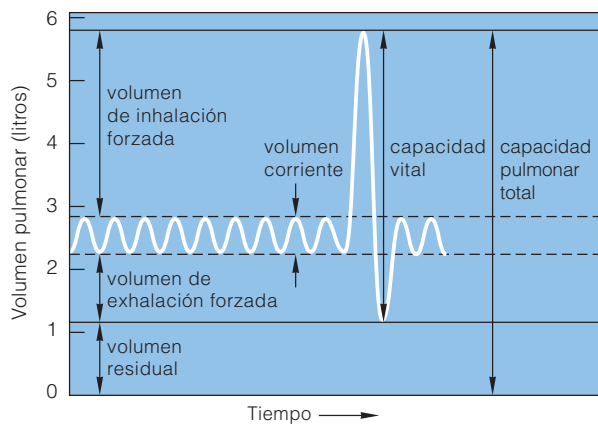
La exhalación se efectúa en forma activa cuando se realiza ejercicio vigoroso o se intenta expulsar conscientemente más aire. Durante la exhalación activa, los músculos de la pared abdominal se contraen. La presión en la cavidad abdominal se incrementa, ejerciendo una fuerza dirigida hacia arriba sobre el diafragma. Al mismo tiempo, la contracción de los músculos intercostales dentro de la caja torácica tira de la pared torácica hacia adentro y hacia abajo. Como resultado, el volumen de la cavidad torácica disminuye más de lo normal y el aire adicional es forzado a salir de los pulmones.

En la **maniobra de Heimlich**, un rescatista aumenta de forma manual la presión intraabdominal de una persona que presenta asfixia para desplazar un objeto atorado en su tráquea (figura 35.11). Al hacer presión hacia arriba en el abdomen de la persona afectada, un rescatista eleva la presión intraabdominal, forzando el diafragma de la víctima afectada hacia arriba. La presión del aire expulsado de los pulmones debido a esta maniobra puede desalojar el objeto, lo que permite a la víctima reanudar la respiración normal.

### Volúmenes respiratorios

El volumen pulmonar total, es decir, el volumen máximo de aire que pueden contener los pulmones, resulta ser de 5.7 litros en promedio para hombres adultos sanos y de 4.2 litros en las mujeres. La mayor parte del tiempo, los pulmones están llenos casi hasta la mitad. El volumen corriente, o sea el volumen que fluye hacia adentro y hacia fuera de los pulmones durante un ciclo respiratorio, es un promedio de medio litro (figura 35.12). La **capacidad vital**, el volumen máximo que se desplaza hacia adentro y hacia afuera con la inhalación y la exhalación forzadas, es una medida de la salud pulmonar.





**Figura 35.12 Animada** Volúmenes respiratorios. En la respiración tranquila, el volumen corriente de aire que entra y sale de los pulmones es sólo de 0.5 litros. Los pulmones nunca se desinflan por completo. Incluso con una exhalación forzada, permanece en ellos un volumen residual de aire.

Los pulmones nunca se desinflan. A medida que exhalas, las vías respiratorias más pequeñas colapsan, atrapando de manera temporal un poco de aire. Como resultado, el aire en los alvéolos siempre es una mezcla de aire fresco y aire inhalado que se deja como remanente de la exhalación anterior.

## Control de la respiración

Tú no tienes que pensar en respirar. Las neuronas en el bulbo raquídeo del tallo cerebral actúan como el marcapasos para la inhalación, iniciando un potencial de acción de 10 a 20 veces por minuto. Los nervios envían señales hacia el diafragma y los músculos intercostales para su contracción, provocando que inhales. Entre las señales, los músculos se relajan y así se produce la exhalación.

Los patrones de respiración cambian con el nivel de actividad. Cuando estás más activo, las células musculares producen más  $\text{CO}_2$ . Este  $\text{CO}_2$  entra en la sangre, donde se combina con el agua y forma ácido carbónico. El ácido se disocia, incrementando la concentración del ion hidrógeno ( $\text{H}^+$ ) en la sangre y en el líquido cefalorraquídeo. Los quimiorreceptores en las paredes de las arterias carótidas y la aorta detectan el aumento de la acidez y envían la señal al cerebro, que responde alterando el patrón de la respiración (figura 35.13). Respiras más rápida y profundamente, de manera que se expulsa más dióxido de carbono. Como resultado, el pH de la sangre vuelve a la normalidad.

Los quimiorreceptores en las paredes de las arterias también envían señales al bulbo raquídeo cuando la concentración de  $\text{O}_2$  en la sangre decae hasta un nivel que amenace la vida. Sin embargo, por lo general este mecanismo de control sólo entra en acción en personas con enfermedades pulmonares graves y en altitudes

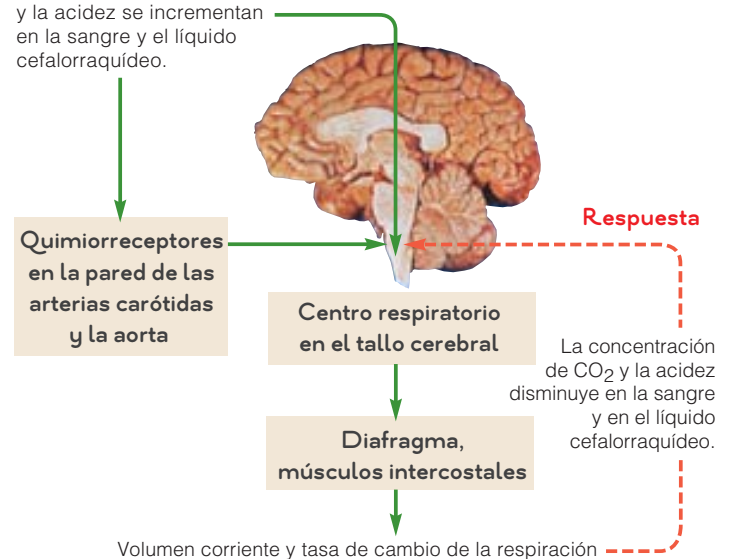
**capacidad vital** Cantidad de aire que se mueve dentro y fuera de los pulmones con la inhalación y la exhalación forzadas.

**ciclo respiratorio** Ciclo compuesto de una inhalación y una exhalación.

**maniobra de Heimlich** Procedimiento diseñado para salvar a una persona que presente ahogamiento; un rescatista presiona sobre el abdomen de una persona para forzar la salida de aire de los pulmones y desplazar así un objeto en la tráquea.

## Estímulo

La concentración del  $\text{CO}_2$  y la acidez se incrementan en la sangre y el líquido cefalorraquídeo.



**Figura 35.13** Respuesta respiratoria al incremento de los niveles de actividad. Un aumento en la actividad incrementa el nivel de  $\text{CO}_2$  en el tejido intersticial. También hace que el líquido cefalorraquídeo y la sangre se hagan más ácidos. Los quimiorreceptores en los vasos sanguíneos y la médula detectan los cambios y envían señales al centro respiratorio del cerebro y también en el tallo cerebral.

En respuesta, el centro respiratorio envía señales a lo largo de los nervios hacia el diafragma y los músculos intercostales. Estas señales provocan un aumento en la velocidad y la profundidad de la respiración. El exceso de  $\text{CO}_2$  es expulsado, provocando que el nivel de este gas y la acidez comiencen a disminuir. Los quimiorreceptores detectan la disminución y envían una señal al centro respiratorio, lo que hace que se regrese al patrón de señalización en reposo.

extremas, donde hay poco oxígeno en el aire. (Más adelante volveremos a hablar de la respiración a grandes altitudes.)

Los reflejos como el de tragar o toser puede detener brevemente la respiración. Las órdenes provenientes de los nervios simpáticos te hacen respirar más rápido si tienes miedo (sección 29.8). Los patrones de respiración también pueden ser alterados a voluntad, como cuando se sostiene la respiración, o se puede romper el ritmo normal de respiración para hablar o cantar.

## Para repasar en casa ¿Qué sucede cuando respiramos?

- La inhalación es siempre un proceso activo. La contracción del diafragma y los músculos intercostales aumenta el volumen de la cavidad torácica. Como resultado, la presión de aire en los alvéolos disminuye por debajo de la presión atmosférica y el aire se mueve hacia el interior.
- La exhalación generalmente es pasiva. A medida que los músculos se relajan, la cavidad torácica se contrae y disminuye sus dimensiones, la presión del aire en los alvéolos se eleva por encima de la presión atmosférica y el aire sale de los pulmones.
- Sólo se sustituye una parte del aire en los pulmones con cada respiración. Los pulmones nunca están completamente vacíos de aire.
- El bulbo raquídeo en el tallo cerebral controla el ritmo y la profundidad de la respiración.

## 35.7 Intercambio de gases y transporte

- Los gases se difunden entre el aire y el fluido en los alvéolos, y son transportados desde y hacia los alvéolos en la sangre.
- Vínculo a Epitelio 28.3, Glóbulos rojos 33.5

### Membrana respiratoria

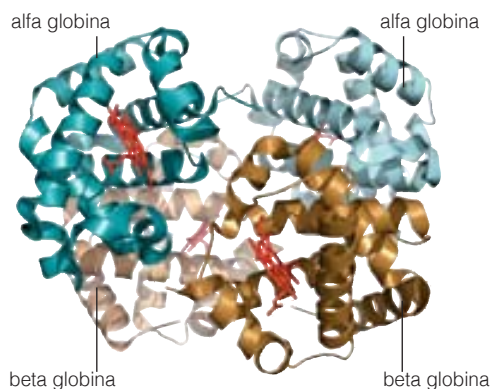
El oxígeno llevado a los pulmones por la inhalación se difunde entre un alvéolo y un capilar pulmonar en la **membrana respiratoria** de los pulmones. Esta membrana fina y delgada está compuesta por el epitelio alveolar, el endotelio capilar y sus respectivas membranas basales fusionadas (figura 35.14). Las secreciones mantienen humedecido el lado alveolar de la membrana respiratoria, por lo que los gases se pueden disolver y difundir a través de dicha membrana.

El oxígeno y el dióxido de carbono se difunden de manera pasiva a través de la membrana respiratoria. La dirección neta de circulación de estos gases depende de los gradientes de concentración a través de la membrana o, como se dice en el caso de los gases, del gradiente de presión parcial. La **presión parcial** de un gas es su contribución a la presión ejercida por una mezcla de gases. Se mide en milímetros de mercurio (mm Hg). Los solutos y los gases tienden a difundirse en respuesta a su gradiente de concentración. Si la presión parcial de un gas difiere entre dos regiones, dicho gas se difunde desde la región de mayor presión parcial a la región de menor presión parcial.

### Transporte y almacenamiento de oxígeno

El aire inhalado que llega a los alvéolos tiene una mayor presión parcial de  $O_2$  que la que tiene la sangre en los capilares pulmonares. Como resultado, el  $O_2$  tiende a difundirse desde el aire en la sangre de estos capilares. Después de que el  $O_2$  entra en la sangre, la mayor parte se difunde en los glóbulos rojos de la sangre, donde se une a la hemoglobina. Un grupo hemo que contiene hierro se asocia con cada una de las cuatro subunidades de globina de la hemoglobina (figura 35.15). Cuando el  $O_2$  está unido a uno o más de los grupos hemo de la hemoglobina, nos referimos a la molécula como **oxihemoglobina**.

El hemo sólo se une al oxígeno débilmente. Libera oxígeno en lugares donde la presión parcial del  $O_2$  es menor que en los alvéolos. Esto ocurre en los tejidos metabólicamente activos, como se muestra



**Figura 35.15** Hemoglobina, la proteína transportadora de oxígeno de los glóbulos rojos. Se compone de cuatro cadenas de globina, cada una asociada con un grupo hemo que contiene hierro (mostrado en rojo).

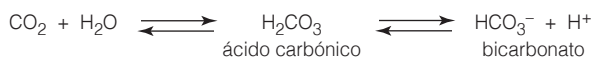
en la comparación en los cuadros codificados en color *rosa* de la figura 35.16. Los tejidos metabólicamente activos también tienen otras características que promueven la liberación de oxígeno del grupo hemo: alta temperatura, pH bajo y alta presión parcial de  $CO_2$ .

### Transporte del dióxido de carbono

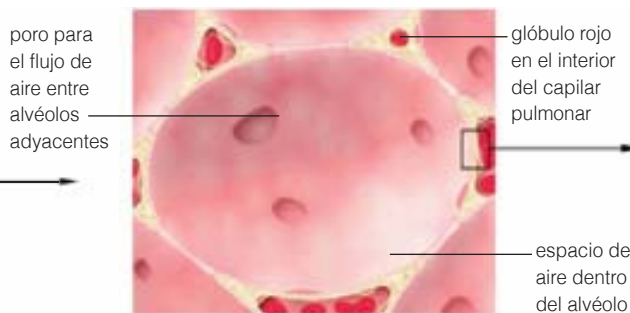
El dióxido de carbono se difunde en los capilares sanguíneos de cualquier tejido con una presión parcial de  $CO_2$  superior a la de la sangre. Este es el caso de los tejidos metabólicamente activos, como se observa en los cuadros de color *azul* en la figura 35.16.

El dióxido de carbono es transportado hacia los pulmones en tres formas. Cerca de 10 por ciento permanece disuelto en el plasma. Otro 30 por ciento se une reversiblemente con la hemoglobina y forma carboxihemoglobina ( $HbCO_2$ ). Sin embargo, la mayor parte del  $CO_2$  que se difunde en el plasma, cerca del 60 por ciento, se transporta en forma de bicarbonato ( $HCO_3^-$ ).

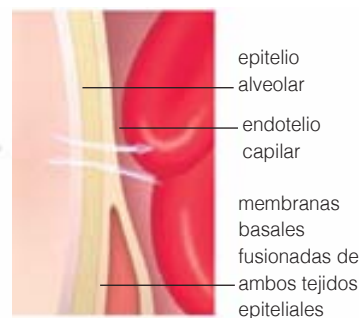
¿Cómo se forma el bicarbonato? El dióxido de carbono se combina con el agua, formando ácido carbónico ( $H_2CO_3$ ). El ácido carbónico se divide posteriormente en bicarbonato y  $H^+$ :



**A** Vista superficial de los capilares pulmonares asociados con los alvéolos



**B** Vista transversal de uno de los alvéolos y los capilares pulmonares adyacentes



**C** Tres componentes de la membrana respiratoria

**Figura 35.14** Un acercamiento visual a la membrana de las vías respiratorias en los pulmones humanos.

La **anhidrasa carbónica**, una enzima dentro de los glóbulos rojos de la sangre, acelera esta reacción. El  $\text{HCO}_3^-$  tiende a difundirse fuera de los glóbulos rojos de la sangre en el plasma. La mayor parte del  $\text{H}^+$  se une a la hemoglobina. Las reacciones inversas se producen en los alvéolos, donde la presión parcial del  $\text{CO}_2$  es menor que en los capilares pulmonares. Se forman agua y  $\text{CO}_2$  en el interior de los alvéolos y abandonan el cuerpo en las exhalaciones.

### Monóxido de carbono: una amenaza

El monóxido de carbono (CO) es un gas incoloro e inodoro que está presente en el humo de los cigarrillos y en la combustión de los combustibles fósiles. El monóxido de carbono es peligroso porque la hemoglobina tiene una mayor afinidad por el CO que por el  $\text{O}_2$ . Cuando el CO se acumula en el aire, llena y bloquea los sitios de unión del  $\text{O}_2$  en la hemoglobina, impidiendo el transporte del  $\text{O}_2$  y causando intoxicación por monóxido de carbono. A medida que los tejidos se ven privados de oxígeno, se presentan náuseas, dolor de cabeza, confusión, mareos y debilidad. En Estados Unidos, el envenenamiento accidental por CO ocasiona la muerte de casi 500 personas cada año. Para minimizar el riesgo, asegúrate de que los aparatos que queman combustible se encuentren bien ventilados hacia el exterior, e instala un detector de monóxido de carbono.

### Efectos de la altitud

La presión atmosférica disminuye con la altitud. A unos 5500 metros, aproximadamente a 18 000 pies, la presión del aire es la mitad que la que se presenta al nivel del mar. El oxígeno todavía compone el mismo porcentaje de la presión total (21 por ciento), por lo que tiene casi la mitad del oxígeno del que existe a nivel del mar. La mayoría de la gente vive en altitudes más bajas, donde hay suficiente cantidad de oxígeno. Cuando de repente ascienden a grandes alturas, sus células reciben menos oxígeno de lo normal y se presenta el mal de altura. Sus síntomas incluyen dificultad para respirar, dolor de cabeza y náuseas.

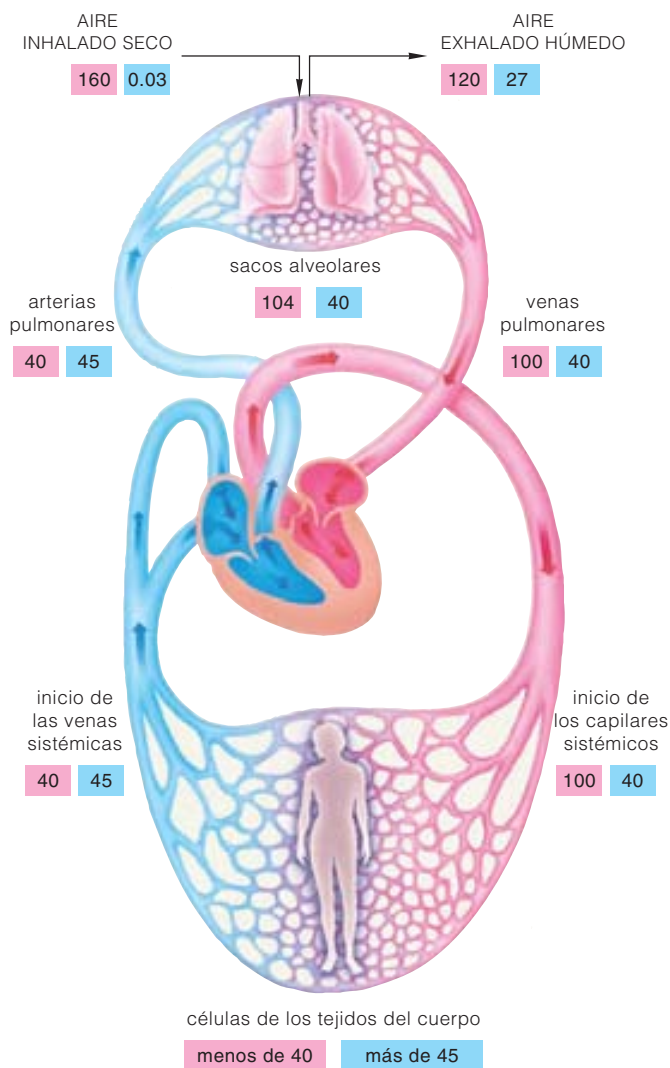
Una persona sana que no está acostumbrada a vivir a una altitud elevada puede llegar a ajustarse fisiológicamente con el tiempo a un ambiente de este tipo. A través de la aclimatación, el cuerpo realiza ajustes a largo plazo en el gasto cardíaco, así como en el ritmo y la magnitud de la respiración. Además, el riñón segrega más eritropoyetina, una hormona que estimula la formación de los glóbulos rojos. Un mayor número de glóbulos rojos en la sangre mejoran la capacidad de transporte de oxígeno de la sangre. Sin embargo, un incremento inducido por la altura en el conteo de glóbulos rojos puede someter al corazón a una mayor tensión. Tener más células sanguíneas provoca que la sangre se haga más espesa, por lo que el corazón tiene que trabajar más duro.

**anhidrasa carbónica** Enzima en los glóbulos rojos que acelera la descomposición del ácido carbónico en bicarbonato y  $\text{H}^+$ .

**membrana respiratoria** Membrana que se compone del epitelio alveolar, el endotelio capilar y sus membranas basales fusionadas; sitio de intercambio de gases en los pulmones.

**oxihemoglobina** Hemoglobina con oxígeno unido a ella.

**presión parcial** Presión ejercida por un gas en una mezcla de gases.



**Figura 35.16 Animada** Presiones parciales (en mm Hg) para el oxígeno (cajas de color rosa) y dióxido de carbono (cajas azules) en la atmósfera, la sangre y los tejidos.

» **Adivina:** ¿Dónde se encuentra el mayor decaimiento en la presión parcial de  $\text{O}_2$ ?

Respuesta: Entre el inicio de los capilares sistémicos y las venas sistémicas

### Para repasar en casa ¿Cómo entran los gases a la sangre y cómo se transportan?

- » El oxígeno entra en la sangre por difusión a través de la membrana respiratoria y en los capilares pulmonares. Se une a la hemoglobina en los glóbulos rojos y es transportado hacia los tejidos, donde una baja presión parcial de oxígeno y otros factores favorecen su liberación.
- » El dióxido de carbono se difunde en los capilares de los tejidos activos. La mayor parte se combina con agua para formar ácido carbónico, que se descompone en bicarbonato y  $\text{H}^+$ . El bicarbonato se disuelve en el plasma. En los alvéolos se forman el dióxido de carbono y el agua, y son exhalados.



- › La respiración interrumpida, los organismos infecciosos y la inflamación crónica pueden afectar la función respiratoria.
- ◀ Vínculos a Resistencia a los antibióticos 17.5, Neurotransmisores 29.6, Inflamación 34.4

**Interrupción de la respiración** Un tumor o un daño al bulbo raquídeo del tallo cerebral puede afectar los controles de las vías respiratorias y causar apnea. En este trastorno, la respiración se detiene y reinicia repetidamente de forma espontánea, sobre todo durante el sueño. A menudo, la apnea del sueño se produce cuando la lengua, las amígdalas o los tejidos blandos obstruyen las vías aéreas superiores. Cada noche la respiración puede detenerse varias veces por unos segundos, causando fatiga durante el día. El riesgo de sufrir ataques cardíacos y accidentes cerebrovasculares aumenta con la apnea del sueño, porque cuando se deja de respirar, se eleva la presión sanguínea. La apnea obstructiva se puede reducir mediante cambios en la posición para dormir o con el uso de una máscara que suministra aire a presión. Los casos graves requieren la extirpación quirúrgica del tejido que bloquea las vías respiratorias.

El síndrome de muerte súbita infantil (SMSI) se produce cuando un bebé no despierta de un episodio de apnea. Un defecto en el bulbo raquídeo está asociado con el SMSI. Las autopsias revelan que los bebés que han muerto de SMSI tienden a tener menos receptores para el neurotransmisor serotonina que los bebés que han muerto por otras causas. Tener menor cantidad de estos receptores puede afectar la respuesta de la médula al estrés respiratorio, potencialmente mortal. También hay factores de riesgo ambientales. El tabaquismo materno durante el embarazo incrementa el riesgo, y los bebés que duermen sobre su espalda corren menos riesgo que los que duermen boca abajo.

**Tuberculosis y neumonía** En todo el mundo, aproximadamente una de cada tres personas está infectada por una bacteria que puede causar la tuberculosis (*Mycobacterium tuberculosis*). La mayoría de los infectados son portadores que no presentan síntomas, pero cerca de 10 por ciento desarrollan “tuberculosis activa”. Estas personas expulsan mucosidad con sangre, padecen dolor en el pecho y tienen dificultades para respirar. Si no recibe tratamiento, un caso activo de tuberculosis puede ser mortal. Los antibióticos pueden curar la mayoría de las infecciones, pero deben tomarse con diligencia por lo menos durante seis meses. Además, existe un aumento en la frecuencia del número de cepas resistentes a los múltiples fármacos para la *M. tuberculosis*.

La neumonía es un término general para la inflamación de los pulmones causada por una infección. Las bacterias, los virus y los hongos pueden infectar los pulmones y causar neumonía. Los síntomas típicos incluyen tos, dolor en el pecho, dificultad para respirar y fiebre. Una radiografía revelará los tejidos infectados llenos de líquido y glóbulos blancos en lugar de aire (figura 35.17). El tratamiento y el resultado dependerán del tipo de patógeno.

**Bronquitis, asma y enfisema** Tus bronquios están revestidos por un epitelio ciliado, que produce el moco que ayuda a



**Figura 35.17** Rayos x que muestran una neumonía. Los pulmones se llenan de líquido y glóbulos blancos. Compara los rayos x de unos pulmones limpios y saludables en la figura 35.10.

protegerte de las infecciones respiratorias. Una inflamación de este epitelio se llama bronquitis. Las células inflamadas del epitelio segregan más mucosidad, lo que desencadena el reflejo de la tos. Las bacterias pueden colonizar el moco, lo que lleva a más inflamación, más moco y más tos. La bronquitis se presenta a menudo después de una infección del tracto respiratorio superior. La inhalación de irritantes en repetidas ocasiones, así como el humo del cigarrillo, pueden causar bronquitis crónica.

En el asma, un alérgeno o los irritantes inhalados provocan la inflamación y la constricción de las vías respiratorias, condiciones que dificultan la respiración. Se hereda una tendencia a tener asma, pero evitar los irritantes potenciales, como el humo del cigarrillo y los contaminantes del aire, puede reducir la frecuencia de los ataques de asma. Un ataque agudo de asma se trata con medicamentos inhalados que provocan la dilatación del músculo liso alrededor de las vías respiratorias.

En el enfisema, las enzimas bacterianas destructoras de tejidos digieren la pared delgada y elástica de los alvéolos. A medida que estas paredes desaparecen, disminuye el área de la superficie respiratoria. Con el tiempo, los pulmones se distienden y se hacen inelásticos, dejando a la persona con una constante falta de aliento. Algunas personas heredan una predisposición genética al enfisema. Carecen de un gen funcional para una enzima que inhibe los ataques de bacterias en los alvéolos. Sin embargo, el consumo de tabaco es, por mucho, el principal factor de riesgo para el enfisema.

### Para repasar en casa ¿Qué causa los problemas comunes de las vías respiratorias?

- › La apnea, o interrupción de la respiración, se debe a la obstrucción de las vías respiratorias por los tejidos o por un marcapasos respiratorio defectuoso.
- › La tuberculosis es una enfermedad bacteriana generalizada que puede ser fatal, aunque la mayoría de personas no tienen síntomas. La neumonía puede ser causada por diferentes agentes patógenos.
- › En el asma y la bronquitis, las vías respiratorias se inflaman y se contraen. En el enfisema, los sacos alveolares se distienden y se hacen inelásticos.

## Y el humo asciende (una vez más)

A nivel mundial, el tabaquismo mata a 4 millones de personas cada año. El número podría elevarse a 10 millones para el año 2030, con casi 70 por ciento de las muertes presentándose en los países en desarrollo. En Estados Unidos, los costos médicos directos del tratamiento de trastornos inducidos por el humo del cigarrillo consumirán \$22 mil millones al año en gastos económicos. G. H. Brundtland, doctor en medicina y exdirector de la Organización Mundial de la Salud, señala que el tabaco es el único producto de consumo legal que mata a la mitad de sus consumidores habituales. Si eres un fumador, es posible que quieras reflexionar sobre la información proporcionada en la **figura 35.18**. Considera también que los no fumadores mueren de cáncer y enfermedades provocadas por la inhalación del humo de segunda mano (como “fumadores pasivos”). Los niños que respiran el humo del cigarrillo en el hogar tienen un mayor riesgo de enfermedades como el asma, la bronquitis y las infecciones del oído.

Fumar marihuana (*Cannabis*) también plantea algunos riesgos respiratorios. La marihuana contiene un menor número de partículas tóxicas, o “alquitrán”, que el tabaco, pero la marihuana se fuma sin filtro. Además, la gente que fuma marihuana tiende a inhalar más profundamente que los fumadores de tabaco para mantener el humo caliente en sus pulmones durante más tiempo y fumar sus cigarrillos hasta las colillas, donde se acumula el alquitrán. Como resultado, a largo plazo los fumadores de marihuana tienen mayor riesgo de padecer problemas respiratorios y tienden a mostrar el daño pulmonar antes que los fumadores de cigarrillos. Algunos estudios epidemiológicos recientes han encontrado un mayor riesgo de cáncer de pulmón en los fumadores habituales de marihuana.



pulmones de un no fumador



pulmones de un fumador

**¿Cómo votarías?** ¿Debería Estados Unidos alentar los esfuerzos para reducir el consumo de tabaco en todo el mundo, incluso si eso significa menos ganancias para las empresas tabacaleras de Estados Unidos? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](http://CengageNow.com) y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

### Consecuencias del hábito de fumar

**Reducción de la expectativa de vida** Los no fumadores viven aproximadamente 8.3 años más que las personas que fuman 2 paquetes de cigarrillos al día a partir de los 25 años de edad.

**Bronquitis crónica, enfisema** Los fumadores tienen de 4 a 25 veces mayor riesgo de morir a causa de estas enfermedades a diferencia de aquellos que no fuman.

**Cáncer de pulmón** El hábito de fumar es la causa principal.

**Cáncer de boca** Existe un riesgo de 3 a 10 veces mayor entre los fumadores.

**Cáncer de laringe** Se padece de 2.9 a 17.7 veces con mayor frecuencia entre los fumadores.

**Cáncer de esófago** Se tiene un riesgo de 2 a 9 veces mayor de morir a consecuencia de este trastorno.

**Cáncer de páncreas** Existe un riesgo de 7 a 10 veces mayor para las personas que fuman.

**Cáncer de vejiga** Se tiene un riesgo de 7 a 10 veces mayor para los fumadores.

**Enfermedad cardiovascular** El hábito de fumar es un factor importante que contribuye a padecer ataques cardíacos, derrames cerebrales y aterosclerosis.

**Impacto sobre la descendencia** Las mujeres que fuman durante el embarazo tienen mayor probabilidad de parir bebés nacidos muertos y el peso de los que nacen vivos es inferior al promedio (lo que hace a los bebés más vulnerables a las enfermedades y a la muerte).

**Debilidad del sistema inmunológico** Se presentan más respuestas alérgicas y destrucción de glóbulos blancos (macrófagos) en el tracto respiratorio.

**Reparación ósea disminuida** Los huesos fracturados o cortados quirúrgicamente pueden tardar 30 por ciento más tiempo en sanar para las personas que fuman, probablemente debido a que el hábito de fumar agota las reservas de la vitamina C y reduce la cantidad de oxígeno que se suministra a los tejidos. La disminución de la vitamina C y la reducción en el suministro de oxígeno interfieren con la formación de fibras de colágeno en el hueso (y en muchos otros tejidos).

### Beneficios de erradicar el hábito de fumar

Reducción acumulativa de los riesgos; después de 10 a 15 años sin fumar, la expectativa de vida de los exfumadores se aproxima a la correspondiente de los no fumadores.

Más oportunidad de mejorar la función pulmonar y de disminuir la velocidad del deterioro.

Después de 10 a 15 años, el riesgo se aproxima al correspondiente de los no fumadores.

Después de 10 a 15 años, el riesgo se reduce al correspondiente de los no fumadores.

Después de 10 años, el riesgo se reduce al equivalente de los no fumadores.

El riesgo es proporcional a la cantidad fumada; al dejar de fumar se reduciría.

El riesgo es proporcional a la cantidad fumada; al dejar de fumar se reduciría.

El riesgo disminuye de manera gradual a lo largo de 7 años hasta igualar el correspondiente a los no fumadores.

El riesgo de ataques cardíacos disminuye rápidamente, se reduce de manera más gradual para los derrames cerebrales y se estabiliza para la aterosclerosis.

Cuando se deja de fumar antes del cuarto mes de embarazo, se elimina el riesgo de que un bebé nazca muerto y de que tenga menor peso al nacer vivo.

Se puede prevenir evitando el hábito de fumar.

Se puede prevenir evitando el hábito de fumar.

**Figura 35.18** Riesgos principales para los fumadores y los beneficios por dejar de fumar. Las fotos muestran el tejido pulmonar normal, así como los pulmones de un fumador que tenía enfisema.

## Resumen



**Sección 35.1** El hábito de fumar daña las células que protegen las vías respiratorias contra los agentes patógenos. También aumenta el riesgo de enfermedades del corazón, el cáncer de pulmón y el cáncer de mama. La inhalación del humo de segunda mano tiene efectos adversos para los llamados “fumadores pasivos”.

**Sección 35.2** La respiración aerobia utiliza  $O_2$  y produce  $CO_2$  como un producto. La **respiración** es un proceso fisiológico por el cual entra  $O_2$  en el ambiente interno y sale el  $CO_2$ . Ambos gases se difunden a través de una **superficie respiratoria**. Las **proteínas respiratorias** facilitan el intercambio de gases al mantener elevados los gradientes de concentración entre la sangre y las células.



**Sección 35.3** Los pequeños invertebrados que viven en los hábitats acuáticos o húmedos intercambian los gases principalmente a través de la superficie del cuerpo. Muchos invertebrados acuáticos tienen **branquias** con la sangre corriendo a través de ellas.

Un **sistema traqueal** suministra aire a las células profundas dentro del cuerpo de los insectos.



**Sección 35.4** El agua y la sangre fluyen en direcciones opuestas en las branquias de los peces, lo que permite un **intercambio a contracorriente** de los gases. La mayoría de los vertebrados terrestres tienen un par de **pulmones**, aunque los anfibios también

intercambian los gases a través de la piel. Las ranas inhalan el aire por la boca y, a continuación, lo impulsan hacia sus pulmones. Otros tetrápodos introducen el aire en sus pulmones. El intercambio de gases en los mamíferos se produce en pequeños sacos llamados **alvéolos**. Las aves tienen un sistema más eficiente: el intercambio de gases se produce a medida que el aire fluye a través de pequeños tubos en sus pulmones.



**Sección 35.5** En los seres humanos, el aire fluye a través de las dos fosas nasales y la boca hacia la **faringe**, la **laringe** y la **tráquea**. La laringe contiene las cuerdas vocales, cuyos movimientos alteran el tamaño de la abertura (la **glotis**) entre ellas.

Cuando realizas la deglución, se desplaza la posición de la **epiglotis** a la entrada de la laringe, lo que mantiene a los alimentos fuera de la tráquea. La tráquea se ramifica en dos **bronquios** que entran en los pulmones. Estas dos vías respiratorias y los **bronquiolos** finamente ramificados forman el árbol bronquial. Al final de las ramificaciones más delicadas de este árbol se encuentran los alvéolos de paredes delgadas. El **diafragma** en la base de la cavidad torácica y los músculos entre las costillas están involucrados en la respiración.



**Sección 35.6** Un **ciclo respiratorio** se compone de una inhalación y una exhalación. La inhalación es activa. A medida que las contracciones musculares expanden la cavidad torácica, la presión en los pulmones disminuye por debajo de la presión

atmosférica y el aire fluye hacia los pulmones. Estos eventos se invierten durante la exhalación, que normalmente es pasiva. La mayor parte del aire que puede entrar y salir en un ciclo es la **capacidad vital**. Las células del tallo cerebral ajustan la velocidad y la magnitud de la respiración. La **maniobra de Heimlich** aumenta la presión en los pulmones para desplazar un objeto que se encuentre bloqueando la tráquea.



**Secciones 35.7, 35.8** En los pulmones humanos, la pared alveolar, la pared de un capilar pulmonar y sus membranas basales fusionadas forman una delgada **membrana respiratoria** entre el aire dentro de un alvéolo y el ambiente interno. El  $O_2$  se difunde siguiendo su gradiente de **presión parcial** a través de la membrana respiratoria en el plasma de la sangre y finalmente en los glóbulos rojos de la sangre.

Cuando la presión parcial del  $O_2$  es alta, la hemoglobina en los glóbulos rojos se une al  $O_2$  y se forma **oxihemoglobina**. Los grupos hemo liberan  $O_2$  donde su presión parcial es baja.

El  $CO_2$  sigue su gradiente de presión parcial y se difunde desde las células hacia el fluido intersticial, y hacia la sangre. La mayoría del  $CO_2$  reacciona con agua en los glóbulos rojos de la sangre, formando bicarbonato. La enzima **anhidrasa carbónica** acelera esta reacción. La reacción se invierte en los pulmones. Allí, el  $CO_2$  se difunde fuera de la sangre hacia el aire en el interior de los alvéolos. Se expulsa, junto con vapor de agua, en las exhalaciones.

El envenenamiento por monóxido de carbono se produce cuando este gas se une a la hemoglobina e impide el transporte de oxígeno.

La cantidad de oxígeno en el aire disminuye con la altitud. Las personas que viven a una altitud baja pueden aclimatarse a una mayor altitud a través de patrones de respiración alterados, la producción incrementada de glóbulos rojos, y otros cambios.

Los trastornos respiratorios incluyen la apnea y el síndrome de muerte infantil súbita (SMIS). La tuberculosis, la neumonía, la bronquitis y el enfisema son enfermedades respiratorias. El hábito de fumar empeora o causa muchos problemas respiratorios.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Las proteínas respiratorias como la hemoglobina \_\_\_\_\_.
  - contienen iones metálicos
  - se presentan solamente en los vertebrados
  - incrementan la eficiencia del transporte de oxígeno
  - a y c
- En \_\_\_\_\_ el intercambio de gases se presenta en la superficie del cuerpo y el gas solamente se distribuyen mediante la difusión.
  - las lombrices de tierra
  - los gusanos planos
  - las ranas
  - los insectos
- El flujo a contracorriente del agua y la sangre incrementa la eficiencia del intercambio de gases en \_\_\_\_\_.
  - los peces
  - los anfibios
  - las aves
  - todas las anteriores
- En los pulmones de los seres humanos, el intercambio de gases se presenta en \_\_\_\_\_.
  - los dos bronquios
  - los sacos pleurales
  - los sacos alveolares
  - b y c
- Cuando respiras silenciosamente, la inhalación es \_\_\_\_\_ mientras que la exhalación es \_\_\_\_\_.
  - pasiva; pasiva
  - activa; activa
  - pasiva; activa
  - activa; pasiva
- Durante la inhalación \_\_\_\_\_.
  - la cavidad torácica se expande
  - el diafragma se relaja
  - la presión atmosférica disminuye



## Actividades de análisis de datos

**Riesgos del radón** El radón es un gas incoloro e inodoro emitido por muchas rocas y suelos. Está formado por la desintegración o decaimiento radiactivo del uranio y es radiactivo. Existe algo de radón en el aire en casi todas partes, pero la inhalación de una gran cantidad del mismo suele aumentar el riesgo de padecer cáncer de pulmón. El radón también parece aumentar el riesgo de cáncer en mayor medida en las personas fumadoras que en las no fumadoras. La **figura 35.19** es una estimación de cuánto radón en los hogares puede afectar el riesgo de mortalidad por cáncer de pulmón. Ten en cuenta que estos datos muestran sólo el riesgo de muerte por los tipos de cáncer inducidos por el radón. Los fumadores también corren el riesgo de padecer cáncer de pulmón causado sólo por el consumo de tabaco.

1. Si 1000 fumadores fueron expuestos a un nivel de radón de 1.3 pCi/L durante toda la vida (el nivel promedio de radón en los interiores), ¿cuántos morirían de un cáncer de pulmón inducido por el radón?
2. ¿Qué tan alto tendría que ser el nivel de radón para provocar aproximadamente el mismo número de casos de cáncer entre 1000 personas que no tuvieran el hábito de fumar?
3. El riesgo de morir en un accidente automovilístico es de aproximadamente 7 por cada 1000. ¿Un fumador en el hogar con un nivel promedio de radón

Nivel de radón (pCi/L)	Riesgo de muerte por cáncer a consecuencia de la exposición al radón durante toda la vida	
	No fumadores	Fumadores
20	36 de cada 1000	260 de cada 1000
10	18 de cada 1000	150 de cada 1000
8	15 de cada 1000	120 de cada 1000
4	7 de cada 1000	62 de cada 1000
2	4 de cada 1000	32 de cada 1000
1.3	2 de cada 1000	20 de cada 1000
0.4	>1 de cada 1000	6 de cada 1000

**Figura 35.19** Riesgo estimado de muerte por cáncer de pulmón a consecuencia de la exposición de por vida al radón. Los niveles de radón se miden en picocurios por litro (pCi/L). La Organización de Protección Ambiental (EPA, por sus siglas en inglés) considera que un nivel de radón por encima de 4 pCi/L es poco seguro. Para obtener información acerca de las pruebas de detección de radón y qué hacer si el nivel de radón es alto, visita el sitio de información acerca del radón de la EPA en [www.epa.gov/radon](http://www.epa.gov/radon).

(1.3 pCi/L) tiene más probabilidades de morir a causa de un accidente automovilístico o por un cáncer inducido por el radón?

7. ¿Qué tipo de metal se asocia con la hemoglobina?
8. \_\_\_\_\_ se une a la hemoglobina con más fuerza que el oxígeno.
  - a. El dióxido de carbono
  - b. El monóxido de carbono
  - c. La oxihemoglobina
  - d. La anhidrasa carbónica
9. La anhidrasa carbónica en los glóbulos rojos cataliza la formación de bicarbonato a partir del agua y de \_\_\_\_\_.
  - a. oxígeno
  - b. hemoglobina
  - c. oxihemoglobina
  - d. dióxido de carbono
10. La hormona eritropoyetina provoca \_\_\_\_\_.
  - a. incremento en el ritmo cardíaco
  - b. respiración más profunda
  - c. formación de glóbulos rojos
  - d. todas las anteriores
11. Los \_\_\_\_\_ en las arterias detectan los cambios en la acidez de la sangre.
  - a. mecanorreceptores
  - b. neurotransmisores
  - c. fotorreceptores
  - d. quimiorreceptores
12. ¿Verdadero o falso? Los pulmones del ser humano conservan algo de aire incluso después de una exhalación forzada.
13. El diafragma es un músculo \_\_\_\_\_.
  - a. liso
  - b. esquelético
  - c. cardíaco
14. ¿Qué tipo de organismo causa la tuberculosis?
15. Relaciona correctamente ambas columnas.

___ tráquea	a. músculo de la respiración
___ faringe	b. hendidura o separación entre las cuerdas vocales
___ alvéolo	c. entre los bronquios y los alvéolos
___ hemoglobina	d. tubo de cartílagos en la garganta
___ bronquio	e. proteína respiratoria
___ bronquiolo	f. sitio de intercambio de gases
___ glotis	g. vía respiratoria que conduce al pulmón
___ diafragma	h. garganta

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en CENGAGENOW\*.

## Pensamiento crítico

1. La enzima anhidrasa carbónica de los glóbulos rojos contiene el metal conocido como zinc. Los seres humanos obtienen el zinc de su dieta especialmente a partir de la carne roja y algunos mariscos y alimentos marinos. Una deficiencia de zinc no reduce el número de glóbulos rojos de la sangre, pero altera la función respiratoria al reducir la expulsión del dióxido de carbono. Explica por qué una deficiencia de zinc tiene este efecto.
2. Observa otra vez la **figura 35.16**. El contenido de oxígeno y dióxido de carbono de la sangre en las venas pulmonares es el mismo que al principio en los capilares sistémicos. También observa que las venas sistémicas y las arterias pulmonares tienen presiones parciales idénticas. Explica la razón de estas similitudes.
3. La respiración suministra a las células el oxígeno que necesitan para la respiración aerobia. Explica el papel del oxígeno en esta ruta de liberación de la energía metabólica. ¿Dónde se utiliza y cuál es su función?
4. Un feto en desarrollo recibe oxígeno de la sangre de su madre. Los capilares fetales corren a través de fuentes de sangre materna en un órgano llamado placenta. A medida que la sangre del feto corre a través de los capilares, intercambia sustancias con la sangre materna alrededor del capilar. La hemoglobina producida por un feto es diferente a la que fabricará después del nacimiento. La hemoglobina fetal se une con el oxígeno con más fuerza en los niveles bajos de oxígeno que la hemoglobina normal. ¿De qué manera beneficiaría al feto la mayor afinidad de la hemoglobina fetal por el oxígeno?

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

► Sistema respiratorio de los peces; Cómo respira una rana; Sistema respiratorio de las aves; Sistema respiratorio humano; Ciclo respiratorio; Maniobra de Heimlich; Presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo amplía la discusión de los sistemas digestivos de los capítulos 23 y 24. Vas a considerar los aspectos dietéticos de los compuestos orgánicos (secciones 3.3-3.5) y el uso y almacenamiento de glucosa (7.7). Vas a aprovechar tu conocimiento acerca de la difusión, los mecanismos de transporte y la ósmosis (5.6-5.8). Vas a revisar el pH y los cofactores (2.6, 5.4). Aquí también es relevante tu conocimiento sobre el epitelio (28.3) y el tejido adiposo (28.4).



### Sistemas digestivos de los animales

Algunos sistemas digestivos de los animales son similares a un saco, pero la mayoría son un tubo con dos orificios. La estructura del sistema digestivo de un animal a menudo revela adaptaciones que le permiten comer una dieta específica. Por ejemplo, los antílopes tienen adaptaciones que les permiten comer hierba.



### Sistema digestivo humano

En los humanos, la comida llevada a la boca se desintegra mecánicamente por medio de los dientes. La saliva comienza el proceso de digestión química. El estómago almacena y digiere el alimento. La digestión se completa y la absorción comienza en el intestino delgado. El intestino grueso concentra los desechos.

# 36 Digestión y nutrición humanas

## 36.1 Batalla contra la obesidad

La comida abastece tu cuerpo con materias primas y combustible. Cuando el alimento que comes contiene más energía de la que necesitas, almacenas el exceso como depósito de energía en los componentes orgánicos. La grasa, en el tejido adiposo, es el almacén más grande de energía en el cuerpo.

La habilidad de almacenar energía como grasa fue selectivamente ventajosa durante la mayor parte de la historia de nuestra especie. Almacenar la grasa cuando la comida es abundante aumenta la probabilidad de sobrevivir cuando el alimento escasea. Sin embargo, la mayoría de las personas en Estados Unidos tiene comida más que suficiente todo el tiempo. Como resultado, cerca de dos tercios de los adultos tienen sobrepeso o son obesos. El exceso de peso es un tema de interés porque, en comparación con personas con un peso saludable, la gente obesa tiene un riesgo mayor de padecer diabetes tipo 2, enfermedades cardiovasculares, algunos tipos de cáncer y otros trastornos.

¿Por qué algunas personas se mantienen delgadas sin ningún esfuerzo aparente, mientras que otras siguen de forma constante una dieta, pero continúan con sobrepeso? La genética, ciertamente, juega un papel. En términos de clase de peso (delgado, promedio, sobrepeso u obeso), la gente criada por padres adoptivos se parece más a sus padres biológicos que a aquéllos.

Los genetistas también han identificado genes que afectan el peso. El gen *ob*, el primero en ser descubierto, codifica la leptina: una hormona creada por células adiposas. La leptina actúa en el cerebro y modera el apetito. Los ratones que no tienen un gen *ob* funcional comen de más y se vuelven gordos (figura 36.1). De manera similar, las personas que no pueden producir leptina son gravemente obesas. Cuando a los ratones o humanos que presentan deficiencia de leptina se les inyecta ésta, comen menos y adelgazan.

La deficiencia de leptina humana es extremadamente inusual, pero las variaciones en otro gen relacionado con la obesidad, el *fto*, son comunes. Cerca de 16 por ciento de las personas con ancestros europeos son homocigóticas para un alelo *fto* que los predispone a la obesidad. Comparados con personas con dos alelos de bajo riesgo, aquellos homocigóticos para el alelo de alto riesgo son dos veces más propensos a sufrir obesidad. La función de la proteína codificada por el gen *fto* es desconocida. Sin embargo, sí



**Figura 36.1** Causas de obesidad. Arriba, dos ratones normales (izquierda) y un ratón con un gen *ob* mutante (derecha). Las diferencias genéticas que afectan el consumo de la comida ayudan a explicar por qué algunos individuos son más propensos a convertirse en obesos.

Página anterior, los tamaños de las porciones de la comida rápida han aumentado de manera drástica desde 1980, así como el número de este tipo de comidas consumidas por semana.

sabemos que el gen se expresa en forma contundente en el cerebro y afecta el consumo de comida. Las personas con el alelo de alto riesgo tienden a ingerir más comida antes de sentirse satisfechos.

La genética puede explicar por qué una persona tiene más probabilidad que otra de padecer de sobrepeso, pero no puede explicar la tendencia nacional hacia el aumento de peso. Desde 1980, la proporción de adultos obesos en Estados Unidos se ha duplicado, y la proporción de niños obesos se ha triplicado. El aumento de la dependencia de la comida rápida contribuye con esta tendencia. Los tamaños de las porciones de comida rápida tienden a estar muy por arriba de aquellas recomendadas para una dieta sana, y se han elevado consistentemente en los últimos 20 años.

La discusión sobre la ingesta de comida nos conduce al mundo de la nutrición. La palabra abarca todos los procesos por los cuales el animal ingiere y digiere el alimento, luego absorbe los nutrientes liberados como fuente de energía y bloques para formar células. Cuando todo funciona bien, se conjuntan todas las necesidades de nutrientes del cuerpo, y el peso se mantiene en un nivel saludable.



### Una mirada cercana a los órganos digestivos

El estómago es un saco expandible que secreta fluidos de ácidos gástricos. El intestino delgado tiene

un interior con muchos pliegues y un área superficial enorme. Recibe enzimas desde el páncreas y la bilis de la vesícula biliar. La bilis se produce en el hígado.



### Nutrición humana

Los nutrientes absorbidos desde los intestinos son materia prima para la síntesis de los carbohidratos complejos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Una dieta saludable proporciona los nutrientes, vitaminas y minerales necesarios para mantener en funcionamiento el metabolismo. La dieta saludable es baja en sal, azúcares simples y grasas saturadas.



### Mantener un peso corporal sano

Mantener el peso corporal requiere balancear las calorías que se toman con las que se queman durante el metabolismo y mediante la actividad física. El peso muy por arriba o por debajo de lo normal aumenta el riesgo de problemas de salud.



## 36.2 Sistemas digestivos de los animales

- Los animales son heterótrofos que por lo común digieren la comida dentro de su cuerpo, pero fuera de sus células.
- Vínculos a Planos del cuerpo animal 23.2, Forma del pico y selección natural 17.6

El sistema digestivo de un animal es una cavidad del cuerpo o un tubo que descompone mecánica y químicamente la comida en pequeñas partículas, luego en moléculas lo suficientemente pequeñas para que se absorban en el ambiente interno. El sistema digestivo también arroja residuos que no son absorbidos. Al interactuar con otros sistemas orgánicos, contribuye a la homeostasis del cuerpo como un todo.

### Sistemas completo e incompleto

Recuerda la sección 23.2, donde se menciona que algunos invertebrados tienen un **sistema digestivo incompleto**. El alimento entra y los desperdicios salen de su intestino en forma de saco a través de un solo orificio en la superficie del cuerpo. La cavidad ramificada del intestino en forma de saco de los platelmintos se abre en la punta de una faringe, un tubo muscular (figura 36.2A). La comida que entra en el saco se digiere, sus nutrientes se absorben y después los desechos se expulsan. Este tráfico de dos vías no permite la especialización regional.

La mayoría de los invertebrados y todos los vertebrados tienen un **sistema digestivo completo**: un intestino tubular con dos orificios. La comida entra por un extremo y los desechos salen por el otro, las regiones especializadas a lo largo del tubo procesan el alimento, absorben los nutrientes y concentran los desechos.

Una rana tiene un sistema digestivo completo (figura 36.2B). La parte tubular incluye boca, faringe, esófago, estómago, intestino delgado e intestino grueso. Los desechos digestivos salen a través de una cloaca (como lo hacen los desechos urinarios y los gametos). El hígado, la vesícula biliar y el páncreas ayudan a la digestión al secretar sustancias dentro del intestino delgado.

A pesar de la complejidad, un sistema digestivo completo lleva a cabo cinco tareas totales:

- Procesamiento y movilidad mecánicos.** Movimientos que disuelven, mezclan e impulsan direccionalmente la materia alimenticia.
- Secreción.** Liberación de sustancias, en especial enzimas digestivas, en el lumen (el espacio dentro del tubo).
- Digestión.** Desintegración de la comida en partículas, luego en moléculas nutrientes lo suficientemente pequeñas para ser absorbidas.
- Absorción.** Captación de nutrientes digeridos y de agua a través de la pared del intestino, hacia el fluido extracelular.
- Eliminación.** Expulsión de residuos sólidos no digeridos o no absorbidos.

### Adaptaciones estructurales relacionadas con la dieta

Las características de los sistemas digestivos de un animal están definidas por la selección natural y adaptan al animal a una dieta particular.

**Picos y mordidas** Las aves no tienen dientes; sus quijadas están cubiertas con una capa de la proteína queratina para formar el pico. El tamaño y la forma del pico de un ave determinan qué clase de comida puede manejar. La sección 17.6 discutió el efecto del tamaño del pico del pinzón africano. Como otro ejemplo, la paloma mostrada en la figura 36.2C tiene un pico relativamente pequeño que utiliza para recoger semillas del suelo.

Los mamíferos tienen diferentes tipos de dientes, dependiendo de su dieta. Los carnívoros tienden a tener caninos grandes y afilados para matar a su presa, mientras que los herbívoros no tienen dientes caninos y tienen incisivos prominentes. La forma individual de los dientes también refleja la dieta. Ambos, los humanos y los antílopes, tienen molares que utilizan para triturar la comida, pero el tamaño relativo de la corona molar difiere de forma significativa

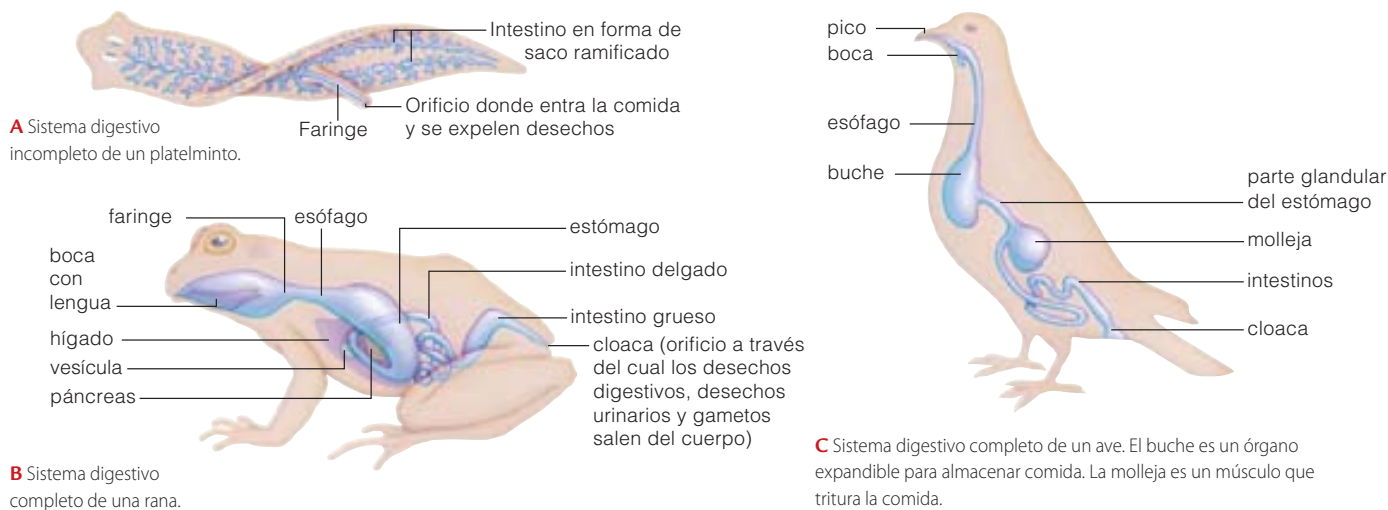


Figura 36.2 Animada Ejemplos de los sistemas digestivos de los animales.



**Figura 36.3 Animada** Adaptaciones en la dieta de un antílope. **A** Molares inferiores del humano y del antílope. **B** Las múltiples cámaras del estómago de un antílope. En las primeras dos, la comida se mezcla con un fluido y está expuesta a simbiontes microbianos que participan en la fermentación. Algunos de estos microbios degradan la celulosa; otros sintetizan compuestos orgánicos, ácidos grasos y vitaminas. La comida digerida parcialmente se regurgita dentro de la boca, se mastica y luego se traga. Entra en la tercera cámara y es digerida otra vez antes de entrar a la última cámara del estómago.

(figura 36.3A). La corona molar larga del antílope es una adaptación a la dieta de plantas que a menudo están mezcladas con partículas abrasivas de tierra. Una corona alargada evita que la tierra desgaste los molares del antílope hasta hacerlos pedazos.

**Adaptación de las vísceras** Como otros comedores de semillas, una paloma tiene un buche grande, un saco arriba del estómago donde se almacena la comida. El ave llena muy rápido su buche con semillas, y las digiere después, en lugares seguros. Las aves trituran la comida dentro de la molleja: una cámara del estómago recubierta con partículas de proteína dura. Comparadas con los halcones y otras aves carnívoras, las comedoras de semillas tienen mollejas más grandes en relación con el tamaño de su cuerpo.

Las vacas, cabras, borregos y antílopes son **rumiantes**, herbívoros con pezuñas que tienen un estómago con múltiples cámaras (figura 36.3B). Este sistema le permite a los rumiantes maximizar los nutrientes que extraen de las plantas ricas en celulosa. Microbios en las dos primeras cámaras del estómago llevan a cabo reacciones de fermentación que deshacen la celulosa que está en las paredes de las células de la planta. Los sólidos se acumulan en la segunda cámara formando “un bolo alimenticio” que es regurgitado —que regresa a la boca para una segunda masticación—. El fluido rico en nutrientes se mueve de la segunda cámara hacia la tercera y la cuarta, y por último hacia el intestino.

Toma menos tiempo digerir la carne que las plantas, por lo que los carnívoros tienen un intestino más corto que los herbívoros. Su estómago puede estirarse enormemente. Un estómago con gran

capacidad de expansión les permite introducir en forma rápida la comida dentro de su cuerpo, con lo cual los competidores no pueden tener acceso a ésta (figura 36.4).



**Figura 36.4** Una pitón engullendo su presa. Los pitones pueden comer sólo una o dos veces al año, y algunas especies pueden tragar su presa animal de más del doble de su peso.

### Para repasar en casa ¿Qué es un sistema digestivo y cómo su estructura refleja su función?

- Los sistemas digestivos degradan mecánicamente y químicamente la comida en pequeñas moléculas que pueden ser absorbidas, junto con agua, dentro del ambiente interno. Estos sistemas también expelen los residuos no digeridos del cuerpo.
- Los sistemas digestivos incompletos son una cavidad en forma de saco con un orificio. Los sistemas digestivos completos comprenden un tubo con dos orificios y adaptaciones regionales en medio de éstos.
- Variaciones estructurales en picos, dientes y regiones de las vísceras son adaptaciones que permiten a un animal sacar provecho de un tipo o tipos particulares de comida.

**rumiante** Mamífero con pezuñas y un estómago con múltiples cámaras que se adapta a una dieta rica en celulosa.

**sistema digestivo completo** Sistema digestivo de tubo; la comida entra a través de un orificio y los desechos salen a través de otro.

**sistema digestivo incompleto** Sistema digestivo de saco; la comida entra y sale a través del mismo orificio.

## 36.3 Sistema digestivo humano

- Los humanos tienen un sistema digestivo completo con regiones especializadas distribuidas a todo lo largo. Las glándulas y los órganos secretores secretan enzimas y otras sustancias dentro de la porción tubular de este sistema.
- Vínculos a Epitelio 28.3, Gusto 30.7, Tráquea 35.5

Al igual que otros vertebrados, los humanos tienen un sistema digestivo completo: un conducto tubular con dos orificios (figura 36.5A).

Si éste se estirara en línea recta, el conducto se extendería de 6.5 a 9 metros. Diferentes regiones se especializan en digerir la comida, absorber nutrientes y en concentrar y almacenar desperdicios no absorbidos. Las glándulas salivales, el páncreas y el hígado son órganos accesorios que secretan sustancias dentro del tubo (figura 36.5 B).

La comida entra al cuerpo a través de la boca, o cavidad oral. La lengua, un órgano que consiste en una membrana que cubre músculos esqueléticos, está unida a la base de la boca. La lengua

### A Órganos principales

#### Boca

Cavidad oral. Los dientes trituran en trozos pequeños la comida. La lengua mezcla la comida con saliva.

#### Faringe (garganta)

Entrada hacia el conducto digestivo y el sistema respiratorio. La acción de la epiglotis evita que la comida entre a la tráquea.

#### Esófago

Tubo muscular a través del cual la comida se mueve hacia el estómago.

#### Estómago

Saco muscular en forma de "J" que recibe la comida y la mezcla con fluidos gástricos secretados por células en su revestimiento interior.

#### Intestino delgado

Es el tubo más largo del conducto. Su primera parte recibe secreciones desde el hígado, la vesícula y el páncreas. Estas secreciones ayudan a concretar el proceso de digestión. La mayor parte del agua y productos de digestión son absorbidos a lo largo de la pared con muchos pliegues de este órgano.

#### Intestino grueso (colon)

Más ancho que el intestino delgado, pero más corto. Absorbe la mayor parte del agua restante. De esta manera concentra cualquier desperdicio no digerido, formando las heces.

#### Recto

Saco expandible que almacena las heces.

#### Ano

Orificio a través del cual las heces son expulsadas del cuerpo.

### B Órganos accesorios

#### Glándulas salivales

Producen y secretan saliva, la cual humedece la comida y comienza el proceso de digestión de los carbohidratos.

#### Hígado

Produce la bilis, que ayuda a la digestión y absorción de las grasas.

#### Vesícula biliar

Almacena y concentra la bilis; luego la secreta al intestino delgado.

#### Páncreas

Secreta enzimas y bicarbonato (amortiguador) hacia el intestino delgado.

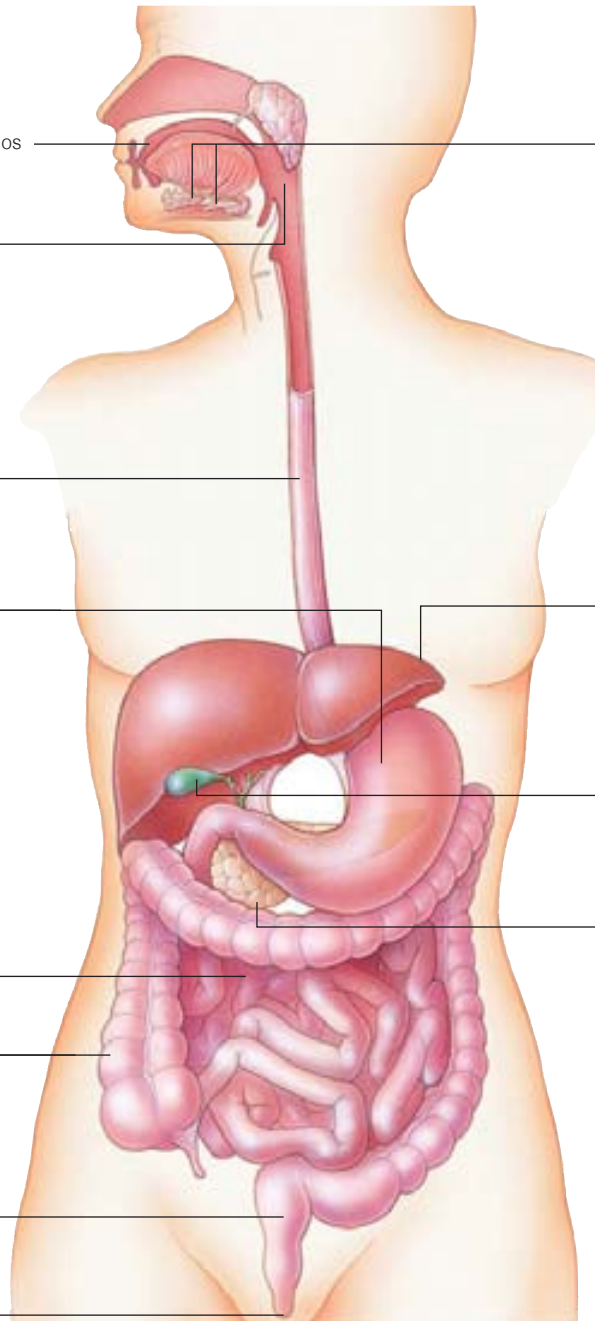


Figura 36.5 Animada Órganos principales y órganos accesorios del sistema digestivo humano.



pone en posición la comida para que pueda tragarse. Además, nos ayuda a hablar, y los múltiples quimiorreceptores en su superficie contribuyen con nuestro sentido del gusto (sección 30.7).

El tragar obliga a la comida a bajar hacia la faringe o garganta. La presencia de comida en la parte trasera de la garganta dispara el reflejo de tragar. Cuando tragas, la epiglotis se cierra y las cuerdas vocales se constriñen, por lo que la ruta entre la faringe y la laringe se bloquea. El reflejo aleja la comida para que no se atore en las vías respiratorias, sofocándote.

La comida tragada entra al **esófago**, el tubo muscular entre la faringe y el estómago. Las contracciones del músculo liso, como olas, llamadas **peristalsis**, desplazan la comida a través del esófago hacia el estómago y a través del resto del tracto digestivo. El **estómago** es un saco expandible que almacena comida, secreta ácido y enzimas digestivas, y los mezcla todos.

El estómago se vacía dentro del **intestino delgado**, la parte del conducto donde la mayoría de los carbohidratos, lípidos y proteínas se digiere, así como donde se absorbe la mayoría de los nutrientes liberados y el agua. Las secreciones del hígado y el páncreas ayudan al intestino delgado en estas tareas.

El **colon (intestino grueso)** absorbe agua e iones, para así compactar los desechos. Los desechos son almacenados por un corto tiempo en un tubo expandible, el **recto**, antes de ser expulsados por el orificio terminal del conducto, o **ano**.

**ano** Orificio a través del cual los desechos digestivos son expulsados del sistema digestivo completo.

**colon o intestino grueso** Órgano que recibe los desechos digestivos del intestino delgado y los concentra como heces.

**esófago** Tubo muscular entre la garganta y el estómago.

**estómago** Órgano muscular que mezcla la comida con el fluido gástrico que secreta.

**intestino delgado** Porción más larga del tracto digestivo y el lugar de la mayor parte de la digestión y la absorción.

**peristalsis** Contracciones de músculo liso en forma de ola que impulsan la comida a través del tracto digestivo.

**recto** Región donde las heces están almacenadas antes de su expulsión.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los componentes del sistema digestivo humano?

- Los humanos tienen un sistema digestivo completo. El tragar obliga a la comida y al agua a bajar desde la boca hacia la faringe. La comida continúa el recorrido a través del esófago hasta el estómago.
- El procesamiento de la comida empieza en la boca. La mayor parte de la digestión y la absorción ocurre en el intestino delgado. El colon absorbe los remanentes del agua y los iones, lo que hace que los desechos se compacten. El recto almacena por corto tiempo los desechos antes de ser expulsados a través del ano.
- El hígado y el páncreas tienen un papel accesorio en la digestión; producen sustancias que son secretadas dentro del intestino delgado.

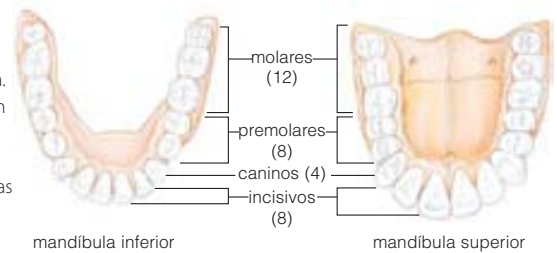
- La digestión mecánica, deshacer la comida en pedazos pequeños, comienza en la boca, así también la digestión química, la descomposición enzimática de la comida en subunidades moleculares.

◀ Vínculos a Amortiguadores 2.6, Glándulas exocrinas 28.3

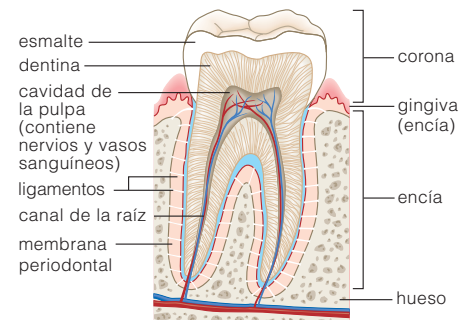
La digestión mecánica empieza cuando los dientes despedazan y trituran la comida. Los humanos adultos tienen 32 dientes de cuatro tipos (figura 36.6A). Cada diente está formado por dentina (figura 36.6B). Las células secretoras de dentina en una cavidad central de la pulpa son atendidas por nervios y vasos sanguíneos que se extienden a través de la raíz del diente. El esmalte, el material más duro en el cuerpo, cubre la corona expuesta de éste.

La digestión química comienza cuando la comida se mezcla con la saliva secretada por las **glándulas salivales**, glándulas exocrinas que se abren dentro de la boca. La saliva contiene enzimas, bicarbonato y mucinas. Una enzima (amilasa salival) comienza la descomposición del almidón. Otra (lipasa salival) inicia la digestión química de las grasas. El bicarbonato, un amortiguador, mantiene el pH en la boca y evita que haya mucha acidez. Las mucinas son proteínas que se combinan con agua y forman un mucus, el cual hace que los pedazos de comida masticados se mantengan unidos en una masa fácil de tragar.

**A** Dientes adultos. Incisivos que parten en pedazos la comida. Los caninos desgarran la carne. Los premolares y los molares tienen coronas amplias con irregularidades que son plataformas para triturar y comprimir la comida.



**B** Sección transversal de un diente humano. La corona es la porción extendida por encima de la encía; la raíz está fijada en la mandíbula.



**Figura 36.6** Estructura y función de los dientes de humanos.

**glándula salival** Glándula exocrina que segrega saliva dentro de la boca.

### Para repasar en casa ¿Qué le pasa a la comida en la boca?

- Los dientes trituran de manera mecánica la comida en pequeñas partículas. Las enzimas de la saliva comienzan la digestión química de los carbohidratos y las grasas.

- El estómago almacena comida y continúa el proceso de digestión que empezó en la boca.
- ❖ Vínculos a pH 2.6, Enlace peptídico 3.5, Enzimas 5.4, Músculo liso 28.5, Sistema nervioso autónomo 29.8

### Estructura y función del estómago

El estómago es un saco muscular extensible con un esfínter en ambos extremos (figura 36.7). Un **esfínter** es un anillo muscular que controla el pasaje de material a través de un órgano tubular o un orificio del cuerpo.

El estómago tiene tres funciones. Primero, almacena comida y controla la cantidad de alimento que pasa al intestino delgado. Segundo, tritura en forma mecánica la comida. Tercero, secreta sustancias que ayudan a la digestión química.

Cuando el estómago está vacío, su superficie interior tiene muchos pliegues. Al llenarse de comida, éstos se alisan, aumentando la capacidad del estómago. En un adulto promedio, el estómago puede expandirse lo suficiente como para dar cabida a un litro de fluido.

Un epitelio glandular, o mucosa, recubre la pared interna del estómago. Las células de este revestimiento secretan cerca de dos litros de **fluido gástrico** al día. El fluido gástrico incluye moco, ácido clorhídrico y pepsinógeno, una forma inactiva de la enzima pepsina, que es una proteína digestiva.

Como el corazón, el estómago tiene un marcapaso interno. Potenciales de acción generados de manera espontánea en la porción superior del estómago hacen que el músculo liso de la pared de éste se contraiga de manera rítmica cerca de tres veces por minuto. Las contracciones mezclan el fluido gástrico con la comida para formar una masa semilíquida llamada **quimo**. También

**esfínter** Anillo muscular que controla el paso a través de un órgano tubular u orificio del cuerpo.

**fluido gástrico** Fluido secretado por el recubrimiento del estómago; contiene enzimas digestivas, ácido y moco.

**quimo** Mezcla de comida y fluido gástrico.



**Figura 36.7** Localización y estructura del estómago. Los pliegues mostrados en la superficie interna se alisan cuando el estómago se llena con comida.

impulsan un poco de quimo hacia fuera, a través del esfínter pilórico y dentro del primer segmento del intestino delgado.

La digestión química de las proteínas empieza en el estómago. La acidez del quimo desnaturaliza las proteínas (las desdobra) y expone sus enlaces peptídicos. La alta acidez también convierte el pepsinógeno en pepsina. La pepsina rompe los enlaces peptídicos, recortando las proteínas en pequeños polipéptidos.

El estómago acelera o ralentiza su secreción de ácido dependiendo de cuándo y qué comes. La llegada de alimento al estómago, en especial de proteínas, dispara las células endocrinas en el revestimiento de este órgano, secretando la hormona gastrina en la sangre. La gastrina actúa sobre las células secretoras de ácido del revestimiento del estómago, causando que aumente su potencia. Cuando el estómago está vacío, la secreción de gastrina y de ácido disminuye. Esto previene que el exceso de acidez dañe la pared del estómago.

### Trastornos del estómago

**Reflujo gastroesofágico** En algunas personas, el esfínter gastroesofágico en la entrada del estómago no se cierra de manera correcta o se abre cuando no debiera. El resultado es el reflujo gastroesofágico. El quimo acidógeno se esparce dentro del esófago, causando un dolor quemante llamado, de forma habitual, agruras o indigestión ácida. El reflujo ácido ocasional puede ser tratado con pastillas antiácidas, pero si es un problema crónico, debería consultarse con un médico. La exposición repetida al ácido puede dañar el tejido del esófago y aumentar el riesgo de cáncer esofágico.

**Úlceras estomacales** Cuando algo desgarrar la capa de moco protectora del estómago, el fluido y las enzimas pueden desgastar el tejido estomacal, causando una úlcera. La mayoría de éstas ocurre después de que una especie de bacteria (*Helicobacter pylori*) sigue su camino a través del moco gástrico e infecta las células del revestimiento del estómago. *H. pylori* libera sustancias que aumentan la secreción de gastrina, lo cual hace al estómago más ácido. La acidez adicional estresa las células del recubrimiento del estómago, por lo que la infección se expande con más facilidad. Los antibióticos detienen la infección y permiten la curación.

El continuo uso de fármacos antiinflamatorios no esteroideos, como el ibuprofeno o la aspirina, puede también causar úlcera gástrica. Estas medicinas interfieren con las señales químicas que mantienen saludable el recubrimiento del estómago.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones del estómago?

- El estómago recibe comida desde el esófago y se estira para almacenarla.
- Las contracciones del estómago deshacen la comida y la mezclan con el fluido gástrico. También remueven la mezcla resultante (el quimo) hacia dentro del intestino delgado.
- La digestión química de las proteínas comienza en el estómago.

## 36.6 Estructura del intestino delgado

► El intestino delgado tiene un recubrimiento con muchos pliegues y muchas proyecciones que hace que su área superficial sea enorme.

◀ Vínculo a Sistema linfático 33.11

El quimo, al ser forzado a salir del estómago a través del esfínter pilórico, entra al duodeno, la porción inicial del intestino delgado. Éste solo es “pequeño” en términos de su diámetro (cerca de 2.5 cm). Es el segmento más largo del conducto. Desenrollado, el intestino delgado podría extenderse cerca de 5 a 7 metros. Por añadidura, éste tiene un área superficial inmensa. La mayor parte de la digestión y de la absorción se lleva a cabo en la superficie del intestino delgado.

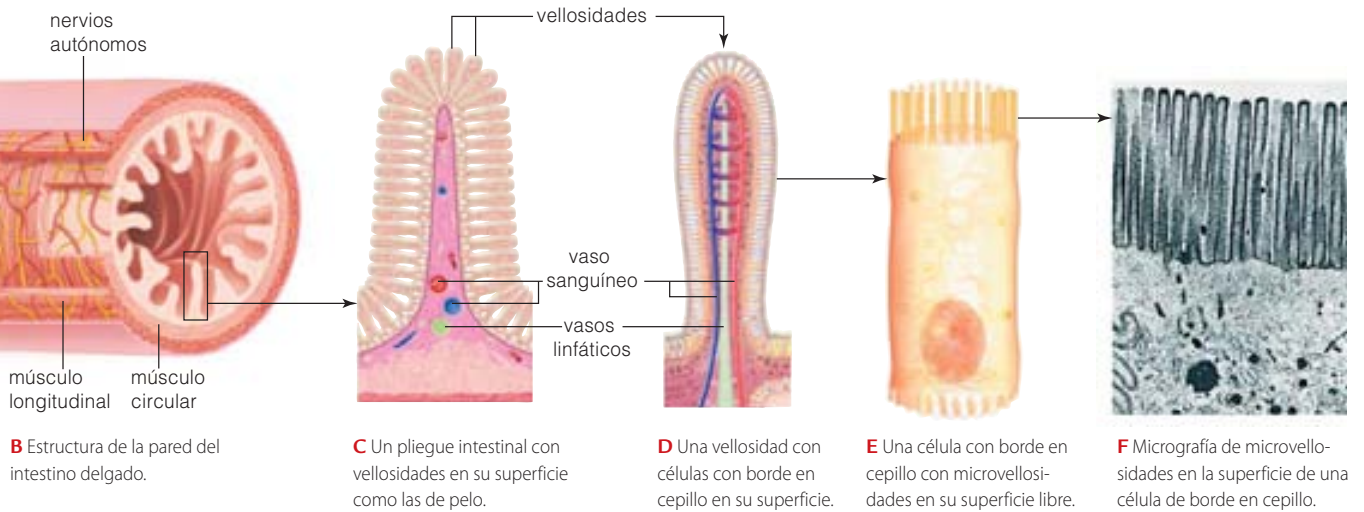
**Figura 36.8** Estructura y función del intestino delgado.

►► **Adivina:** ¿Las microvellosidades son pluricelulares o son más pequeñas que una célula?

Respuesta: Las microvellosidades son más pequeñas que una célula. Las vellosidades son pluricelulares.



**A** Sección cortada longitudinalmente del intestino delgado, mostrando su recubrimiento con pliegues.



**B** Estructura de la pared del intestino delgado.

**C** Un pliegue intestinal con vellosidades en su superficie como las de pelo.

**D** Una vellosidad con células con borde en cepillo en su superficie.

**E** Una célula con borde en cepillo con microvellosidades en su superficie libre.

**F** Micrografía de microvellosidades en la superficie de una célula de borde en cepillo.

El intestino delgado tiene un recubrimiento con muchos pliegues (figura 36.8A,B). A diferencia de los pliegues en un estómago vacío, los del intestino son permanentes.

La superficie de cada pliegue tiene muchas **vellosidades**. Una vellosidad es una proyección pluricelular parecida a un vello de cerca de un milímetro de largo (figura 36.8C,D). Las millones de vellosidades que se proyectan desde el revestimiento intestinal le dan a éste una apariencia vellosa o de terciopelo. Los vasos sanguíneos y linfáticos van en el interior de cada vellosidad.

Las células epiteliales en la superficie de una vellosidad tienen proyecciones aún más delgadas, llamadas **microvellosidades**.

**célula de borde en cepillo** En el recubrimiento del intestino delgado, una célula epitelial con microvellosidades en su superficie.

**microvellosidades** Proyecciones delgadas que aumentan el área superficial de algunas células epiteliales.

**vellosidades** Proyecciones pluricelulares en cada pliegue del intestino delgado.

Las 1700 o más microvellosidades en la superficie de una célula hacen ver el borde exterior como un cepillo. Por lo tanto, estas células son a veces llamadas **células de borde en cepillo** (figura 36.8E,F).

En conjunto, los muchos pliegues y las proyecciones del recubrimiento del intestino delgado aumentan el área cientos de veces. Como resultado, la superficie del intestino delgado es comparable con la de una cancha de tenis.

**Para repasar en casa** ¿Cómo afecta su función la estructura del intestino delgado?

- La superficie del intestino delgado tiene muchos pliegues y cada uno tiene muchas proyecciones (vellosidades). Las células con borde en cepillo de la superficie de una vellosidad tienen pequeñas proyecciones (microvellosidades) en su superficie.
- Los múltiples pliegues y proyecciones aumentan mucho la superficie para ambas funciones del intestino delgado: la digestión y la absorción.



## 36.7 Digestión y absorción en el intestino delgado

- › La digestión química y mecánica son completadas en el intestino delgado, y la mayoría de los nutrientes son absorbidos aquí.
- ◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3, Lípidos 3.4, Proteínas 3.5, Enzimas 5.4, Ósmosis 5.6, Transporte de proteínas 5.7

El proceso de la digestión química que principia en la boca y continúa en el estómago se completa en el intestino delgado (figura 36.9). El intestino delgado recibe el quimo desde el estómago, las enzimas y el bicarbonato desde el páncreas, y la bilis desde la vesícula biliar. Las enzimas pancreáticas trabajan en conjunto con las enzimas en la superficie de las células de borde en cepillo, para completar la descomposición de grandes compuestos orgánicos en subunidades absorbibles. El bicarbonato proporcionado por el páncreas amortigua el quimo, elevando el pH lo suficiente para que funcionen las enzimas digestivas.

### Digestión y absorción de carbohidratos

En el intestino delgado, los carbohidratos se descomponen en monosacáridos o azúcares simples (1). Este proceso comenzó en la boca, donde la amilasa de la saliva dividió los polisacáridos en disacáridos (azúcares de dos unidades). La amilasa pancreática efectúa la misma reacción en el intestino delgado. Los disacáridos son sustratos para las enzimas incrustadas en la membrana

plasmática de las células de borde en cepillo. Las enzimas dividen los disacáridos en monosacáridos. Por ejemplo, la sacarasa descompone la sacarosa en subunidades de glucosa y fructosa. La lactasa separa la lactosa en glucosa y galactosa. Los monosacáridos son transportados activamente dentro de la célula de borde en cepillo, y hacia afuera en el fluido intersticial dentro de una vellosidad (2). Desde aquí entran en la sangre.

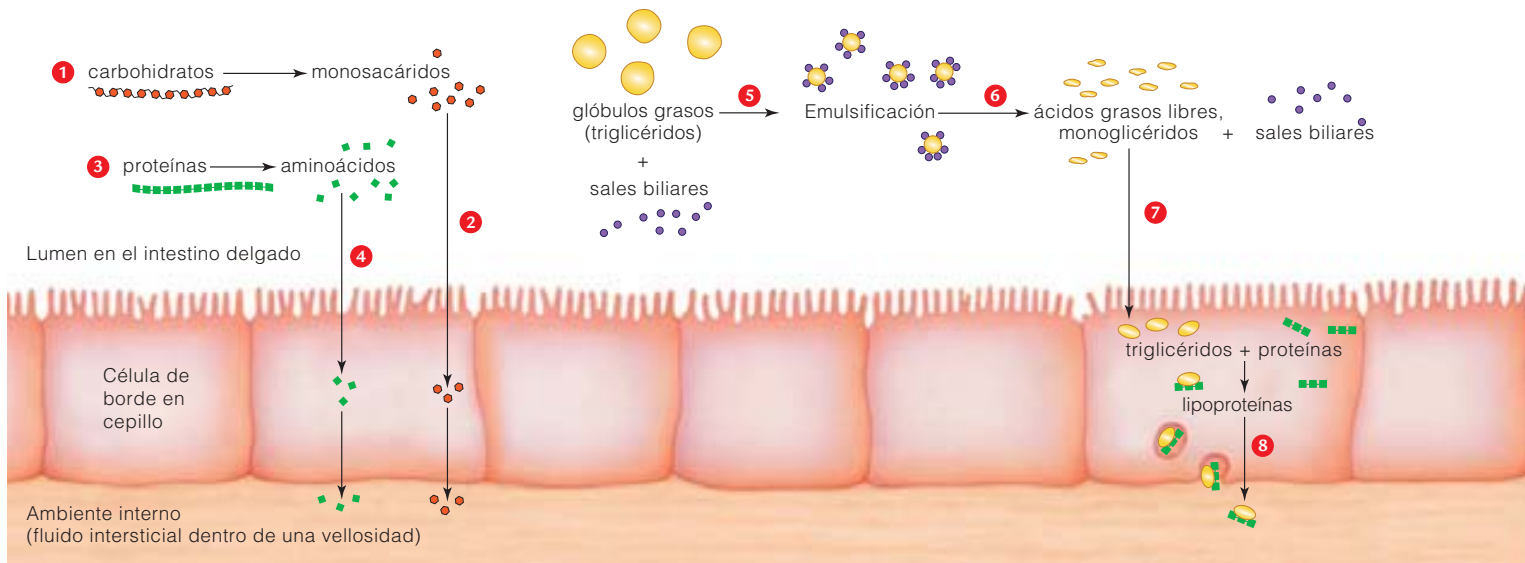
### Digestión y absorción de las proteínas

La digestión de las proteínas empezó en el estómago, donde la pepsina descompuso las proteínas en polipéptidos. Se completa en el intestino delgado (3). El páncreas secreta proteasas, como la tripsina y la quimotripsina, que descomponen los polipéptidos en fragmentos péptidos. Las enzimas en la superficie de las células de borde en cepillo descomponen éstos en aminoácidos.

Como los monosacáridos, los aminoácidos son transportados activamente a las células de borde en cepillo y luego hacia el fluido intersticial. De ahí entran en la sangre (4).

### Digestión y absorción de grasas

La digestión química de las grasas comienza con la acción de la lipasa salival, pero la mayor parte de la digestión de las grasas ocurre en el intestino delgado. Aquí la bilis incrementa la eficacia de las lipasas secretadas por el páncreas en el intestino delgado. La bilis contiene



1 Enzimas que descomponen los polisacáridos en azúcares simples o monosacáridos.  
2 Los monosacáridos son transportados activamente dentro de las células de borde en cepillo, después son expulsados hacia el fluido intersticial.

3 Las proteínas se rompen y se convierten en polipéptidos y después en aminoácidos.  
4 Los aminoácidos son transportados activamente dentro de las células de borde en cepillo, y de ahí hacia el fluido intersticial.

5 Los movimientos de la pared intestinal rompen los glóbulos de grasa en pequeñas gotas. Las sales de la bilis las cubren para que los glóbulos no se vuelvan a formar.

6 Las enzimas pancreáticas digieren las gotas en ácidos grasos y monoglicéridos.  
7 Los monoglicéridos y los ácidos grasos se difunden a través de la bicapa lipídica de la membrana plasmática, hacia las células de borde en cepillo.

8 En una célula de borde en cepillo, los productos de la digestión de la grasa forman triglicéridos que se asocian con las proteínas. Las lipoproteínas resultantes son expulsadas por exocitosis hacia el fluido intersticial dentro de la vellosidad.

Figura 36.9 Animada Resumen de la digestión y la absorción en el intestino delgado.

sales, pigmentos, colesterol y lípidos. Se produce en el hígado, después se almacena y se concentra en la **vesícula biliar**. Una comida grasosa causa que la vesícula se contraiga, forzando la bilis a salir por un pequeño ducto hacia el intestino delgado.

La bilis aumenta la digestión de las grasas al ayudar a la **emulsificación**, la dispersión de gotas de grasa en un fluido. Los triglicéridos de la comida, los cuales son insolubles al agua, tienden a amontonarse como glóbulos de grasa. Los movimientos oscilantes del intestino delgado rompen los grandes globos de grasa en pequeñas gotas, luego las sales de la bilis las recubren para que se mantengan separadas **5**. En comparación con los glóbulos grandes, las múltiples gotas pequeñas presentan un área mucho más vasta para las lipasas que descomponen los triglicéridos en ácidos grasos y monoglicéridos **6**.

Al ser solubles en lípidos, los ácidos grasos y los monoglicéridos producidos por la digestión de grasas pueden penetrar la vellosidad al difundirse a través de la doble capa lipídica de las células de borde en cepillo **7**. Dentro de estas células, los triglicéridos se forman y se cubren con las proteínas. Las lipoproteínas resultantes se desplazan mediante exocitosis hacia el fluido intersticial dentro de la vellosidad **8**. Del fluido intersticial, los triglicéridos entran a los vasos linfáticos que con el tiempo se vierten en la circulación general.

## Absorción del fluido

Cada día, comer y beber introducen dos litros de fluido dentro del lumen de tu intestino delgado. Las secreciones de tu estómago, las glándulas accesorias y el revestimiento intestinal agregan otros 6 o 7 litros. Cerca de 80 por ciento del agua que entra al intestino se desplaza por ósmosis a través del revestimiento intestinal y hacia dentro del ambiente interno. El transporte de sales, azúcares y aminoácidos a través de las células de borde en cepillo crean un gradiente osmótico. El agua sigue el gradiente desde el quimo hacia el fluido intersticial.

## Trastornos que afectan la digestión en el intestino delgado

**Intolerancia a la lactosa** Para poder digerir la lactosa, una persona debe tener lactasa funcional en la superficie de sus células de borde en cepillo. En mucha gente, incluyendo a los asiáticos y afroamericanos, la manifestación del gen para la lactasa declina en la edad adulta. Como resultado, la lactosa no se descompone en el intestino delgado. Cuando la lactosa entra al intestino grueso, la bacteria residente la descompone en reacciones que producen gas hidrógeno como un residuo. El resultado es flatulencia, una sensación de inflamación y retortijones.

**bilis** Mezcla de sales, pigmentos y colesterol producidos en el hígado, luego almacenados y concentrados en la vesícula biliar; emulsiona las grasas cuando son secretadas dentro del intestino delgado.

**emulsificación** Suspensión de las gotas de grasa en un fluido.

**vesícula biliar** Órgano que almacena y concentra la bilis.



**Figura 36.10** Corte transversal de un cálculo biliar. Su color claro indica que está compuesto principalmente de colesterol.

**Cálculos biliares** Los principales componentes de la bilis son el colesterol y la bilirrubina. La bilirrubina es un pigmento amarillo-anaranjado que se forma cuando el hígado descompone la hemoglobina. Algunas veces, el colesterol o la bilirrubina se acumulan como guijarros duros llamados cálculos biliares (**figura 36.10**).

Muchos cálculos no causan síntomas, pero de alguna forma causan dolor después de una comida, especialmente si ésta es alta en grasa. Los cálculos pueden ser peligrosos cuando bloquean o se alojan en un ducto. En este caso, la vesícula biliar o los cálculos biliares tienen que extirparse quirúrgicamente. Después de haber eliminado la vesícula, toda la bilis del hígado se drena de manera directa en el intestino delgado.

**Pancreatitis** Los cálculos biliares pueden irritar el páncreas causando una inflamación llamada pancreatitis. El uso de algunos medicamentos o el abuso del alcohol puede también causar la pancreatitis. Como resultado de la inflamación, las enzimas pancreáticas comienzan a digerir el mismo páncreas, causando una inflamación y estrechez del conducto que va al intestino delgado. Una persona afectada, a menudo tiene dolor abdominal superior. Es común la pérdida de peso, porque una falta de enzimas pancreáticas en el intestino delgado impide la digestión normal. Las personas que sufren pancreatitis crónica pueden necesitar pastillas que les proporcionen las enzimas que reemplacen a las que normalmente son provistas por un páncreas saludable.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los roles del intestino delgado?

- ▶ La digestión química se completa en el intestino delgado. Las enzimas del páncreas y las enzimas incrustadas en la membrana de las células en borde de cepillo descomponen las moléculas grandes en subunidades absorbibles más pequeñas.
- ▶ Las subunidades pequeñas (monosacáridos, aminoácidos, ácidos grasos y monoglicéridos) entran al ambiente interno cuando son absorbidas en el fluido intersticial en una vellosidad. La mayor parte del fluido que entra al conducto también se absorbe a través de la pared del intestino delgado.

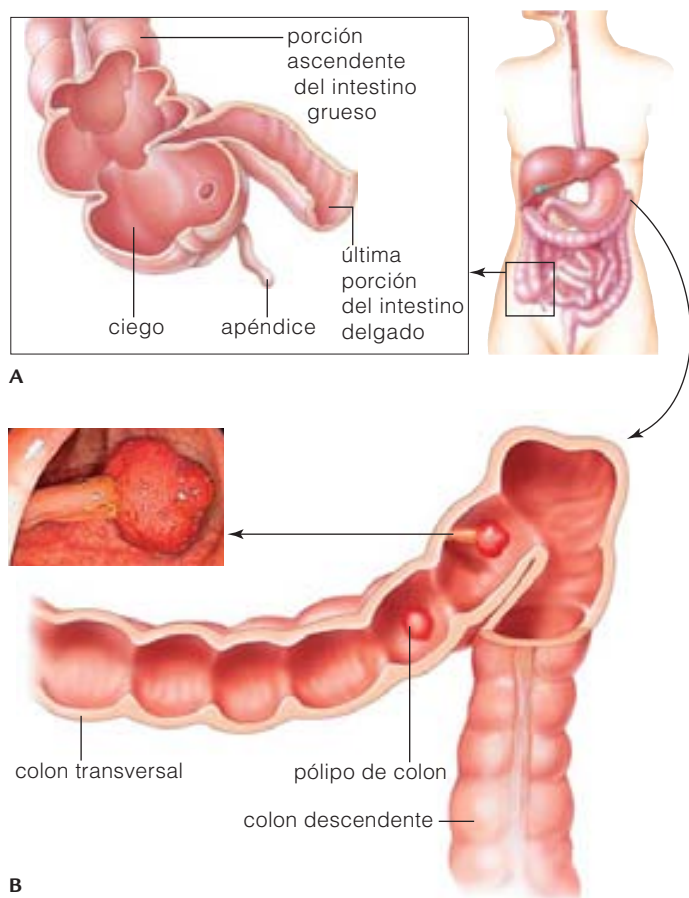
- › El intestino grueso completa el proceso de absorción; luego concentra, almacena y elimina los desechos.
- ◀ Vínculos a Ósmosis 5.6, Cáncer 11.6, Flora normal 19.7, Nervios autónomos 29.8, Trastornos autoinmunes 34.12

## Estructura y función

No todo lo que entra en el intestino delgado puede o debería ser absorbido. Las contracciones impulsan materia indigerible (bacterias muertas y células de las mucosas, sustancias inorgánicas y algo de agua) desde el intestino delgado hacia el colon o intestino grueso. El intestino grueso es más ancho que el delgado, pero mucho más corto (sólo tiene 1.5 metros de largo).

A medida que los desperdicios viajan a través del colon, se van compactando como **heces**. El colon concentra los desperdicios al bombear activamente iones de sodio a través de su pared, dentro del ambiente interno. El agua lo sigue por ósmosis.

La primera parte del colon es una bolsa en forma de copa, llamada ciego. El **apéndice**, que es tubular y corto, se proyecta desde el ciego. Más allá del ciego, el colon asciende a la pared de la cavidad abdominal, se extiende a través de la cavidad, desciende y se conecta con el recto (figura 36.11).



**Figura 36.11** A El ciego y el apéndice del intestino grueso (colon).  
B Dibujo y foto de pólipos en el colon transversal.

La contracción del músculo liso en la pared del colon mezcla los contenidos de éste y propulsa esa materia. Comparado con otras regiones del conducto, los desechos se mueven más lentamente a través del colon, el cual también tiene un pH moderado. Estas condiciones favorecen el crecimiento de bacterias, como la *Escherichia coli*. Esta especie es parte de nuestra flora intestinal normal. Ella produce la vitamina B<sub>12</sub> que absorbemos a través del revestimiento del colon.

Después de una comida, las señales desde los nervios autónomos causan que el colon se contraiga con fuerza y expulse las heces al recto. El recto se estira, lo cual activa el reflejo de defecación para expulsar las heces. El sistema nervioso puede anular el reflejo haciendo que se contraiga el esfínter del ano.

## La salud y el colon

Los adultos sanos por lo general defecan una vez al día, en promedio. El estrés emocional, la dieta baja en fibra, el ejercicio mínimo, la deshidratación y algunos medicamentos pueden llevar al estreñimiento. Esto significa que la defecación ocurre menos de tres veces a la semana, es difícil y produce pequeñas heces endurecidas y secas. El estreñimiento ocasional casi siempre desaparece por sí mismo. Un problema crónico tiene que ser revisado por un médico. Una infección por un patógeno viral, bacterial o un patógeno protozario puede causar un episodio de diarrea: el paso frecuente de heces acuosas. Los trastornos autoinmunes que afectan el intestino, como la enfermedad de Crohn, pueden causar diarrea crónica.

La apendicitis —inflamación del apéndice— requiere un tratamiento rápido. A menudo ocurre después de que un pedazo de hez se aloja en el apéndice y comienza una infección. Quitar un apéndice inflamado lo previene de explotar y liberar bacterias en la cavidad abdominal. Tal ruptura podría causar una infección que podría poner en riesgo la vida de la persona.

Algunas personas están predispuestas por genética a desarrollar pólipos del colon, pequeños crecimientos en la pared del colon (figura 36.11B). La mayoría de los pólipos son benignos, pero algunos pueden convertirse en cancerosos. Si es detectado a tiempo, el cáncer de colon es altamente curable. La sangre en las heces y los cambios drásticos en los hábitos del intestino pueden ser síntomas de cáncer de colon y deberían reportarse a un doctor. También, cualquier persona de más de 50 años debería hacerse una colonoscopia, un procedimiento en el cual los clínicos usan una cámara para examinar el colon, en busca de pólipos o cáncer.

**apéndice** Proyección en forma de gusano de la primera parte del intestino grueso.

**heces** Material de comida no absorbida y desechos celulares que es expulsado del tracto digestivo.

## Para repasar en casa ¿Cuáles son las funciones del intestino grueso?

- › Al absorber agua e iones minerales, el colon compacta residuos no digeridos y otros desechos como heces, las cuales están almacenadas por corto tiempo en el recto antes de su expulsión.



## 36.9 Destino de los compuestos absorbidos

- ▶ Pequeños compuestos orgánicos (azúcares, aminoácidos y triglicéridos) se distribuyen hacia las células y se queman como combustible, se almacenan o son usados en síntesis de compuestos orgánicos más grandes.
- ◀ Vínculos a Alcohol y el hígado 5.1, Fuentes de energía 7.7, Circulación humana 33.3

La sección 7.7 reseñó algunos mecanismos de control sobre el metabolismo orgánico, la disposición de glucosa y otros compuestos orgánicos en el cuerpo como un todo. Introdujo los principales caminos por los cuales los carbohidratos, las grasas y las proteínas se rompen en formas usadas como intermediarias en la respiración aerobia. La figura 36.12A completa este cuadro ilustrando las rutas mayores por medio de las cuales los compuestos orgánicos obtenidos de la comida son conducidos y vueltos a conducir en el cuerpo.

Las células vivas reciclan de manera constante, al separarlos, algunos carbohidratos, lípidos y proteínas. Usan estos productos descompuestos como fuentes de energía y materia prima para formar otros compuestos. Los sistemas nervioso y endocrino regulan este cambio molecular enorme.

Cuando comes, tu cuerpo añade nutrientes a su almacén de materia prima. El exceso de carbohidratos y otros compuestos orgánicos absorbidos desde el intestino se transforma en su mayoría en grasas, las cuales se almacenan como tejido adiposo. Un poco de glucosa se convierte en glucógeno almacenado en el hígado y los músculos. Mientras haya suficiente glucosa en la sangre, las células la utilizan como su mayor fuente de energía: toman el glucógeno o grasas sólo cuando la cantidad de glucosa que circula en la sangre es insuficiente para satisfacer sus necesidades.

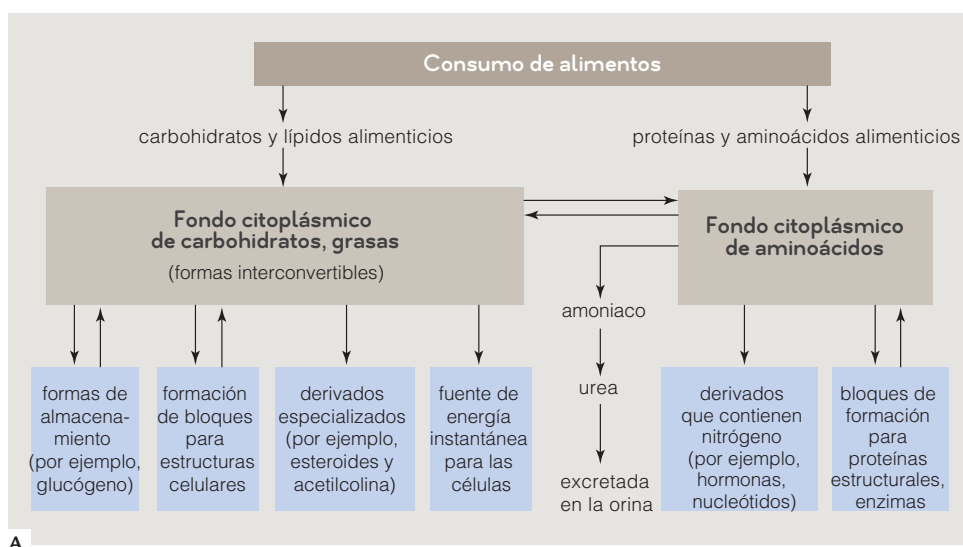
Entre comidas, el cerebro toma dos tercios de la glucosa disponible en la sangre, por lo que otras células del cuerpo apro-

vechan la grasa y el glucógeno como energía. Las células adiposas degradan las grasas en glicerol y en ácidos grasos, los cuales entran en el torrente sanguíneo. Las células del hígado descomponen el glucógeno y liberan glucosa, la cual también entra en la sangre. Las células del cuerpo retoman los ácidos grasos, al igual que la glucosa, y la usan para la producción de ATP.

La figura 36.12B resalta el papel central del hígado en el metabolismo y la homeostasis. Toda la sangre que pasa a través de los capilares intestinales entra a los lechos capilares en el hígado antes de regresar al corazón (sección 33.3). El hígado toma y almacena los nutrientes esenciales y almacena la glucosa en forma de glucógeno; el hígado es el mayor depósito de vitaminas A y B<sub>12</sub> del cuerpo. El hígado también desintoxica muchas sustancias potencialmente peligrosas. Como ejemplo, el amoníaco (NH<sub>3</sub>) es un producto potencialmente tóxico proveniente de la descomposición de los aminoácidos. El hígado remueve gran cantidad del amoníaco de la sangre y lo convierte en urea, un compuesto menos tóxico que más tarde es excretado en la orina. El hígado también desintoxica del alcohol y de otras drogas ingeridas.

### Para repasar en casa ¿Qué sucede con los compuestos absorbidos?

- ▶ Los azúcares absorbidos son la fuente de energía más accesible del cuerpo humano. Entre comidas, el cerebro aprovecha la glucosa de la sangre; otras células recurren a la grasa y los depósitos de glucógeno. Las células adiposas convierten y almacenan el exceso de carbohidratos como grasas.
- ▶ La sangre y otras sustancias absorbidas desde el intestino fluyen hacia el hígado antes de regresar al corazón. El hígado almacena glucógeno y desintoxica de sustancias dañinas.



**A** Figura 36.12 A Resumen de las principales vías del metabolismo orgánico. Las células sin interrupción sintetizan y deshacen los carbohidratos, las grasas y las proteínas. La mayor parte de la urea se forma en el hígado, órgano que está en la encrucijada del metabolismo orgánico. **B** Funciones del hígado.

### Funciones del hígado

Forma la bilis (interviene en la digestión de grasas), elimina el exceso de colesterol en el cuerpo y de los pigmentos respiratorios en la sangre

Controla los niveles de aminoácidos en la sangre; convierte el amoníaco, que es potencialmente tóxico, en urea

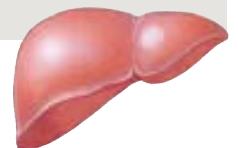
Controla el nivel de glucosa en la sangre; es el mayor depósito de glucógeno

Elimina las hormonas que tuvieron sus funciones de la sangre

Remueve toxinas ingeridas de la sangre, como el alcohol

Desintegra los glóbulos rojos de la sangre, agotados o muertos, y almacena hierro

Almacena algunas vitaminas



- › Tú eres lo que comes (la dieta afecta profundamente la estructura y función de tu cuerpo). ¿Qué es lo que deberías comer?
- ◀ Vínculos a Carbohidratos 3.3; Lípidos 3.1, 3.4; Proteínas, 3.5

### Recomendaciones de dieta del USDA

El Departamento de Agricultura y otras dependencias gubernamentales de Estados Unidos investigan dietas que puedan ayudar a prevenir la diabetes, el cáncer y otros problemas de salud. Ellos actualizan de manera periódica sus guías nutricionales. En el 2005, reemplazaron su pirámide alimenticia tradicional de una talla y ajustable a todos por un nuevo programa basado en Internet que genera recomendaciones específicas para la edad, el sexo, la altura, el peso y el nivel de actividad de una persona (figura 36.13). Puedes generar tu propio plan alimenticio saludable visitando la página web: [www.mypyramid.gov](http://www.mypyramid.gov).

Las nuevas guías recomiendan disminuir el consumo de granos refinados, grasas saturadas, ácidos grasos *trans*, azúcar adicionada o edulcorantes calóricos y sal. También recomiendan



Guía nutricional del USDA

Grupo de alimentos	Cantidad recomendada
<b>Vegetales</b>	2.5 tazas/día
Vegetales verde oscuro	3 tazas/semana
Vegetales naranja	2 tazas/semana
Legumbres	3 tazas/semana
Vegetales con almidón	3 tazas/semana
Otros vegetales	6.5 tazas/semana
<b>Frutas</b>	2 tazas/día
<b>Productos lácteos</b>	3 tazas/día
<b>Granos</b>	6 onzas/día
Granos enteros	3 onzas/día
Otros granos	3 onzas/día
<b>Pescado, aves, carne magra</b>	5.5 onzas/día
<b>Aceites</b>	24 gramos/día

**Figura 36.13** Ejemplos de guías nutricionales del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA, por sus siglas en inglés). Estas recomendaciones son para mujeres entre 10 y 30 años que hacen menos de 30 minutos de ejercicio vigoroso diario. Las porciones ascienden hasta un consumo de 2000 kilocalorías diarias.

**Tabla 36.1** Principales tipos de lípidos dietéticos

<b>Ácidos grasos poliinsaturados:</b> líquidos a temperatura ambiente; esenciales para la salud.
<b>Ácidos grasos omega 3</b>
Ácido alfa-linolénico y sus derivados
Fuentes: aceite de nueces, aceites vegetales, aceites de pescado
<b>Ácidos grasos omega 6</b>
Ácido linoleico y sus derivados
Fuentes: aceites de nueces, aceites vegetales, carne
<b>Ácidos grasos monoinsaturados:</b> líquidos a temperatura ambiente. La principal fuente es el aceite de oliva. Benéfico con moderación.
<b>Ácidos grasos saturados:</b> sólidos a temperatura ambiente. Las principales fuentes son: carne y productos lácteos; aceites de palma y de coco. El consumo excesivo puede aumentar el riesgo de enfermedades cardíacas.
<b>Ácidos grasos <i>trans</i> (grasas hidrogenadas):</b> sólidas a temperatura ambiente. Elaborados de aceites vegetales y usados en muchos alimentos procesados. El consumo excesivo aumenta el riesgo de enfermedades cardíacas.

comer más vegetales y frutas con alto contenido de potasio y fibra, productos de leche libres de grasa o bajos en grasa y granos enteros. Cerca de 55 por ciento del consumo calórico diario debe proceder de los carbohidratos.

### Carbohidratos ricos en energía

Las frutas frescas, los granos enteros y los vegetales —en especial las legumbres, como los chícharos o guisantes y los frijoles— proporcionan abundantes carbohidratos complejos (sección 3.3). El cuerpo descompone el almidón en estos alimentos y lo convierte en glucosa, tu fuente primaria de energía. Estos alimentos también proporcionan vitaminas esenciales y fibra. Comer alimentos altos en fibra soluble ayuda a disminuir el nivel de colesterol y puede reducir el riesgo de enfermedades cardíacas. Una dieta alta en fibra insoluble ayuda a prevenir el estreñimiento.

Alimentos ricos en carbohidratos procesados, como harina blanca, azúcar refinada y jarabe de maíz, están llenos de “calorías vacías”. Ésta es una manera de decir que estos alimentos proporcionan pocas vitaminas o fibra.

Puedes haber notado que panes y otros alimentos elaborados a base de granos están etiquetados como “libres de gluten”. El gluten es una proteína que se encuentra en el trigo y en muchos otros granos. Un estimado de 1 por ciento de la población tiene un trastorno genético llamado enfermedad celiaca, una reacción autoinmune provocada por el gluten que daña las vellosidades del intestino delgado. La enfermedad celiaca se trata eliminando el gluten de la dieta.

### Grasa buena y grasa mala

Tu cuerpo utiliza lípidos para formar membranas celulares, como almacenes de energía y como depósito de vitaminas solubles en grasa.

El ácido linoleico y el ácido alfa-linolénico son **ácidos grasos esenciales**; significa que el cuerpo humano los necesita, pero no los produce, y son requeridos en la dieta. Ambos son grasas

poliinsaturadas; sus largas colas de carbón incluyen dos o más dobles enlaces (tabla 36.1). Las grasas insaturadas son líquidas a temperatura ambiente (sección 3.4).

Dividimos los ácidos grasos poliinsaturados en dos categorías: ácidos grasos omega 3 y ácidos grasos omega 6. Los primeros son la grasa principal en peces grasos, como las sardinas, y parecen tener beneficios especiales para la salud. Algunos estudios sugieren que una dieta alta en ácidos grasos omega 3 puede reducir el riesgo de enfermedades cardiovasculares, aminoran la inflamación asociada con la artritis reumatoide y ayudan en la diabetes a controlar la glucosa en sangre.

El ácido oleico, la grasa principal del aceite de oliva, puede tener también beneficios para la salud. Es monoinsaturado, lo cual significa que sus colas de carbón tienen sólo un enlace doble. Una dieta en la cual el aceite de oliva sustituye las grasas saturadas ayuda a prevenir enfermedades cardíacas.

Los productos lácteos y las carnes son ricos en grasas saturadas y colesterol. El abuso en la ingestión de estos alimentos puede aumentar el riesgo de un ataque cardíaco, derrame cerebral y algunos tipos de cáncer.

Los ácidos grasos *trans*, o grasas *trans*, son elaborados de aceites vegetales. Sin embargo, tienen una estructura molecular que los hace peores para el corazón que las grasas saturadas (sección 3.1). Todas las etiquetas de los alimentos tienen ahora que mostrar la cantidad de grasas *trans*, grasas saturadas y colesterol por ración (figura 36.14).

## Proteínas formadoras del cuerpo

Los aminoácidos son bloques de formación de proteínas (sección 3.5). Tus células pueden producir aminoácidos, pero debes obtener ocho **aminoácidos esenciales** de la comida. Esos aminoácidos son: metionina (o cisteína, su equivalente metabólico), isoleucina, leucina, lisina, fenilalanina, treonina, triptófano y valina.

La mayoría de las proteínas en la carne son “completas”, lo que significa que sus raciones de aminoácidos igualan las necesidades nutricionales humanas. En contraste, la mayoría de las proteínas de las plantas son “incompletas”, lo que significa la falta de uno o más aminoácidos esenciales para la dieta humana. La Asociación Dietética Americana manifiesta que, con un plan cuidadoso, una dieta vegetariana puede proporcionar todos los nutrientes esenciales para las personas en cualquier etapa de vida. Para obtener todos los aminoácidos requeridos sólo de las fuentes vegetales, deben combinarse alimentos para que los aminoácidos faltantes de un componente estén presentes en algunos otros. Como ejemplo, el arroz y los frijoles juntos proporcionan todos los aminoácidos necesarios, pero el arroz o los frijoles solos, no. Tú no tienes que comer los dos alimentos complementarios en la misma comida, pero ambos deben de ser consumidos dentro de un periodo de 24 horas.

**ácido graso esencial** Ácido graso que el cuerpo no puede producir y debe obtener de la dieta.

**aminoácido esencial** Aminoácido que el cuerpo no puede producir y debe obtener de la comida.

## Datos nutricionales

Tamaño de la porción 1 taza (228 g)  
Raciones por empaque 2

Cantidad por ración	
Calorías 250	Calorías de grasas 110
% valor diario*	
Grasa total 12 g	18%
Grasa saturada 3 g	15%
Grasa <i>trans</i> 1.5 g	
Colesterol 30 mg	10%
Sodio 470 mg	20%
Carbohidratos totales 31 g	10%
Fibra dietética 0 g	0%
Azúcares 5 g	
Proteína 5 g	
Vitamina A	4%
Vitamina C	2%
Calcio	20%
Hierro	4%

\*Porcentaje de valores diarios está basado en una dieta de 2000 calorías. Tus valores diarios pueden ser más altos o más bajos, dependiendo de tus necesidades calóricas.

Calorías:		2000	2500
Grasa total	menos de	65 g	80 g
Grasa sat	menos de	20 g	25 g
Colesterol	menos de	300 mg	300 mg
Sodio	menos de	2400 mg	2400 mg
Carbohidratos totales		300 g	375 g
Fibra dietética		25 g	30 g

Corroborar el tamaño de la porción. Un paquete a menudo contiene más de una ración, pero la información nutricional se da por ración.

Evita alimentos en los cuales una gran proporción de calorías viene de la grasa.

Selecciona alimentos que proporcionan un porcentaje más bajo de lo máximo recomendado de grasa saturada, grasa *trans*, colesterol y sodio. Veinte por ciento o más es alto.

Escoge alimentos altos en fibra dietética y bajos en azúcar.

Si comes carne, tal vez vas a obtener más que suficiente proteína.

Escoge alimentos que proporcionen un alto porcentaje de los requerimientos diarios de vitaminas y minerales.

Esta parte de la etiqueta muestra el consumo recomendado de nutrientes para dos niveles de consumo de calorías. Manteniendo el consumo de grasa y sal por debajo de los niveles recomendados y la fibra dietética por encima de esos niveles, se disminuye el riesgo de algunos problemas crónicos de salud.

**Figura 36.14** Cómo leer una etiqueta de alimento. Esta información puede usarse para asegurarte que obtienes los nutrientes que necesitas sin exceder los límites recomendados en sustancias menos sanas, como la sal y las grasas *trans*.

» **Adivina:** Esta etiqueta hipotética se refiere al producto macarrones y queso listo para comer. ¿Qué proporción de grasa en una ración de este producto viene de la forma de grasa menos saludable (grasa saturada o grasa *trans*)?

Respuesta: Del total del contenido de grasa por ración (12 g), 3 g son grasa saturada y 3 g son grasa *trans*. Por lo tanto 6 g o la mitad de las grasas, vienen de fuentes no saludables.

## Para repasar en casa ¿Cuáles son los principales tipos de nutrientes que los humanos requieren y cuál es la forma más saludable de obtenerlos?

- » Una dieta saludable proporciona energía y todos los bloques de formación necesarios para ensamblar los componentes esenciales del cuerpo.
- » Las guías nutricionales son revisadas de manera periódica en vista de nuevas investigaciones. Las guías actuales buscan que la mayoría de las calorías venga de carbohidratos complejos, más que de azúcares simples. También favorecen las fuentes de grasa y proteína que sean bajas en grasas saturadas y *trans*.
- » Una persona puede obtener todos los nutrientes requeridos a través de una dieta vegetariana, pero hacer esto requiere que se combinen alimentos vegetales para que los aminoácidos que faltan en uno estén presentes en el otro.



- › Para que funcione de forma adecuada, el cuerpo requiere pequeñas cantidades de vitaminas y minerales, además de los nutrientes principales.
- ◀ Vínculos a Coenzimas 5.4, Función tiroidea 31.6

Las **vitaminas** son sustancias orgánicas necesarias en muy pequeñas cantidades; no hay otra sustancia que pueda cumplir con sus funciones metabólicas. Como mínimo, las células humanas requieren las 13 vitaminas enlistadas en la **tabla 36.2**. Cada una tiene funciones específicas. Por ejemplo, la vitamina B niacina es modificada para hacer la coenzima NAD (sección 5.4).

**Tabla 36.2** Principales vitaminas: fuentes, funciones y efectos de las deficiencias o excesos\*

Vitamina	Fuentes comunes	Funciones principales	Efectos de deficiencia crónica	Efectos de exceso extremo
<b>Vitaminas solubles en grasa</b>				
A	Su precursor viene del beta-caroteno en frutas amarillas, vegetales de hojas verdes o amarillas; también en leche fortificada, yema de huevo, pescado, hígado	Usada en síntesis de pigmentos visuales, huesos, dientes; mantiene el epitelio	Piel seca y escamosa; baja resistencia a infecciones; ceguera nocturna; ceguera permanente	Fetos mal formados; pérdida de cabello; cambios en la piel; daño en hígado y huesos; dolor de huesos
D	Forma inactiva producida en la piel, activada en el hígado, riñones; en peces grasos, yema de huevo, productos de leche fortificada	Promueve el crecimiento y la mineralización de los huesos, aumenta la absorción de calcio	Deformidades de los huesos en niños (raquitismo); reblandecimiento de huesos en adultos	Crecimiento retardado; daño en riñones; depósito de calcio en los tejidos blandos
E	Granos enteros, vegetales verde oscuro, aceites vegetales	Efectos opuestos de los radicales libres; ayuda a mantener las membranas celulares; bloquea la desintegración de las vitaminas A y C en el intestino	Lisis de glóbulos rojos; daños en nervios	Debilidad muscular, fatiga, dolores de cabeza, náusea
K	La mayor parte está formada por la enterobacteria; también en vegetales de hojas verdes, col	Coagulación en sangre; formación de ATP vía transporte de electrones	Coagulación anormal de la sangre; sangrado grave (hemorragia)	Anemia; daño del hígado e ictericia
<b>Vitaminas solubles en agua</b>				
B <sub>1</sub> (tiamina)	Granos enteros, vegetales de hojas verdes, leguminosas, carnes magras, huevos	Formación de tejido conectivo; utilización de folato; acción de coenzimas	Retención de agua en tejidos; sensación de hormigueo; cambios en el corazón; coordinación deficiente	No reportados de la comida; posible reacción de choque por inyecciones repetidas
B <sub>2</sub> (riboflavina)	Granos enteros, aves, pescado, clara de huevo, leche	Acción de coenzimas	Lesiones en la piel	No hay reporte
B <sub>3</sub> (niacina)	Vegetales de hojas verdes, papas, cacahuates, aves, pescado, puerco, res	Acción de coenzimas	Contribuye a la pelagra (daño en la piel, intestino, sistema nervioso, etc.)	Enrojecimiento de la piel; posible daño en el hígado
B <sub>6</sub>	Espinaca, jitomates, papas, carnes	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos	Piel, músculo, daño en nervio; anemia	Coordinación deteriorada, entumecimiento de los pies
Ácido pantoténico	En muchos alimentos (en especial carnes, levadura, yema de huevo)	Coenzima en el metabolismo de la glucosa, ácido graso y síntesis de esteroides	Fatiga, hormigueo de las manos, dolores de cabeza, náusea	Ninguno reportado; ocasionalmente puede causar diarrea
Folato (ácido fólico)	Vegetales verde oscuro, granos enteros, levadura, carnes magras; enterobacteria que produce algo de folato	Coenzima en ácido nucleico y metabolismo del aminoácido	Un tipo de anemia; lengua inflamada; diarrea; crecimiento deteriorado, trastornos mentales	Enmascara la deficiencia de vitamina B <sub>12</sub>
B <sub>12</sub>	Aves, pescado, carne roja, productos lácteos (no mantequilla)	Coenzima en el metabolismo del ácido nucleico	Un tipo de anemia; función nerviosa dañada	Ninguno reportado
Biotina	Legumbres, yema de huevo; las bacterias del colon producen alguna	Coenzima en formación de grasa y de glucógeno y en metabolismo de aminoácido	Piel escamosa (dermatitis); lengua sensitiva o inflamada; depresión; anemia	No hay reporte
C (ácido ascórbico)	Frutas y vegetales, especialmente los cítricos, bayas, melón, col, brócoli, pimienta verde	Síntesis del colágeno; tal vez inhibe los efectos de los radicales libres; rol estructural en huesos, cartílagos y dientes; usado en el metabolismo de carbohidratos	Escorbuto; cicatrización deficiente; inmunidad deteriorada	Diarrea, otros malestares digestivos; puede alterar los resultados de algunas pruebas de diagnóstico

\*Guías para un consumo diario adecuado están siendo realizadas por la Administración de Alimentos y Fármacos (*Food and Drug Administration, FDA*).

Los **minerales** son sustancias inorgánicas esenciales para el crecimiento y supervivencia porque no hay ninguna otra sustancia que pueda suplir sus funciones metabólicas (tabla 36.3). Como ejemplo, todas tus células utilizan hierro como un componente de cadenas de transporte de electrones. Los glóbulos rojos necesitan hierro para hacer la hemoglobina transportadora de oxígeno. El yodo es esencial para el desarrollo de un sistema nervioso saludable y para producir la hormona tiroidea (sección 31.6). La mayoría de las personas puede obtener todas las vitaminas y minerales que necesita a través de una dieta bien balanceada. Algunos estudios han encontrado, sin embargo, una tasa mayor de mortalidad entre personas que toman antioxidantes como suplementos (beta-caroteno, vitamina A y vitamina E). Si tomas un multivitamínico que no requiere receta, asegúrate de que las cantidades que proveen no sean excesivas.

**mineral** Sustancia inorgánica que se necesita en pequeñas cantidades para un metabolismo normal.

**vitamina** Sustancia orgánica que se necesita en pequeñas cantidades para un metabolismo normal.

Además de las vitaminas y los minerales, una dieta saludable debe incluir una variedad de fitoquímicos, también conocidos como fitonutrientes. Estas moléculas orgánicas se encuentran en vegetales y, mientras no sean esenciales, pueden reducir el riesgo de ciertos trastornos. Por ejemplo, comer vegetales de hojas verdes asegura un consumo adecuado de pigmentos vegetales, como la luteína y la zeaxantina. Una dieta baja en estos fitoquímicos eleva el riesgo de ceguera relacionada con degeneración macular.

### Para repasar en casa ¿Qué papeles juegan las vitaminas, los minerales y los fitonutrientes?

- El metabolismo normal requiere sustancias orgánicas llamadas vitaminas y de sustancias inorgánicas llamadas minerales. Además, algunas moléculas elaboradas por plantas no son esenciales, pero pueden reducir el riesgo de ciertos trastornos.
- Una dieta balanceada proporciona las cantidades requeridas de vitaminas y minerales para la mayoría de las personas. La deficiencia o el exceso de cualquiera de ellos puede causar problemas a la salud.

**Tabla 36.3** Principales minerales: fuentes, funciones y efectos de las deficiencias o excesos\*

Mineral	Fuentes comunes	Funciones principales	Efectos de deficiencia crónica	Efectos de exceso extremo
Calcio	Productos lácteos, vegetales verde oscuro, legumbres deshidratadas	Formación de huesos y dientes; coagulación de la sangre; acción neural y muscular	Impide el crecimiento; posible disminución de la masa ósea (osteoporosis)	Absorción deteriorada de otros minerales; cálculos en los riñones en personas susceptibles
Cloro	Sal de mesa (usualmente demasiada en la dieta)	Formación de HCl en el estómago; contribuye al balance ácido-base del cuerpo; acción neural	Calambres musculares; crecimiento deficiente; poco apetito	En algunas personas, contribuye con el aumento de la presión sanguínea
Cobre	Nueces, legumbres, mariscos, agua simple	Usado en la síntesis de la melanina, la hemoglobina y algunos componentes de la cadena de transporte	Anemia, cambios en los huesos y vasos sanguíneos	Náusea, daño en el hígado
Flúor	Agua fluorada, té, mariscos	Mantenimiento de huesos y dientes	Caries dentales	Malestar estomacal, dientes manchados; deformación del esqueleto en casos crónicos
Yodo	Peces marinos, mariscos, sal iodizada y productos lácteos	Formación de la hormona tiroidea	Tiroides engrandecida (bocio), con trastornos metabólicos	Bocio tóxico
Hierro	Granos enteros, vegetales de hojas verdes, legumbres, nueces, huevos, carne magra, melaza, frutas secas, mariscos	Formación de hemoglobina y citocromo (componentes de la cadena de transporte)	Anemia por deficiencia de hierro; función inmune deteriorada	Daño del hígado, choque, falla cardíaca
Magnesio	Granos enteros, legumbres, nueces, productos lácteos	El papel de la coenzima en el ciclo ATP-ADP; funciones en los músculos, función nerviosa	Músculos débiles y sensibles; función neural deficiente	Función neural deficiente
Fósforo	Granos enteros, aves, carnes rojas	Componente de los huesos, dientes, ácidos nucleicos, ATP, fosfolípidos	Debilidad muscular; pérdida de minerales en los huesos	Absorción deficiente de los minerales en los huesos
Potasio	La dieta por sí misma proporciona grandes cantidades	Función muscular y neural; función en la síntesis de la proteína y balance ácido-base del cuerpo	Debilidad muscular	Debilidad muscular, parálisis, falla cardíaca
Sodio	Sal de mesa; la dieta proporciona de cantidades amplias a excesivas	Función clave en el balance de sal-agua en el cuerpo; interviene en la función neural y la de los músculos	Calambres musculares	Alta presión sanguínea en las personas susceptibles
Azufre	Proteínas en la dieta	Componente de las proteínas del cuerpo	Ninguno reportado	Ninguno probable
Zinc	Granos enteros, legumbres, nueces, carne, mariscos	Componente de las enzimas digestivas; funciones en el crecimiento normal, cicatrización, formación de esperma y gusto y olfato	Crecimiento deficiente, piel escamosa, función inmune deficiente	Náusea, vómito, diarrea; función inmune deficiente, anemia

\*Guías para un consumo diario adecuado están siendo realizadas por la Administración de Alimentos y Fármacos (*Food and Drug Administration, FDA*).

- › Mantener un peso saludable requiere balancear la energía absorbida con el gasto de esa energía.
- ◀ Vínculos a Tejido adiposo 28.4, Diabetes 31.9

## ¿Qué es un peso saludable?

La **figura 36.15** muestra una de las guías de peso en general aceptada para mujeres y hombres. El índice de la masa corporal (IMC) es otra guía. Es una medición diseñada para ayudar a valorar el aumento del riesgo en la salud asociado con el aumento de peso. Tú puedes calcular tu índice de masa corporal con esta fórmula:

$$\text{IMC} = \frac{\text{peso (libras)} \times 703}{\text{altura (pulgadas)} \times \text{altura (pulgadas)}}$$

Por lo común, de las personas con un IMC de 25 a 29.9 se dice que tienen sobrepeso. Un resultado de 30 o más indica obesidad: una sobreabundancia de grasa en el tejido adiposo que puede llevar a graves problemas de salud. La manera en que se distribuye la grasa del cuerpo también ayuda a predecir los riesgos. Los depósitos de grasa justo arriba del cinturón, como los de “barriga cervicera”, están asociados con un aumento en la probabilidad de problemas cardíacos.

Es difícil perder peso sólo mediante una dieta. Cuando comes menos, tu cuerpo hace más lento el metabolismo para conservar la energía. ¿Así que, a largo plazo, cómo funcionan normalmente mientras mantienes un peso aceptable? Debes balancear tu consumo calórico y tu gasto de energía. Para la mayoría de las personas, esto significa comer sólo las porciones recomendadas de alimentos nutritivos, de bajas calorías y hacer ejercicio con regularidad.

La energía almacenada en la comida se expresa como kilocalorías, o Calorías (con C mayúscula). Una kilocaloría es igual a 1000 calorías, las cuales son unidades de energía calorífica.

Aquí hay una forma para calcular cuántas kilocalorías debes consumir diario para mantener un peso adecuado. Primero, si no eres activo físicamente, multiplica tu peso (en libras) por 10; por 15 si eres moderadamente activo, y por 20 si eres altamente activo. Segundo, resta una de las siguientes cantidades del resultado de la multiplicación:

<i>Edad:</i> 25–34	<i>Resta:</i> 0
35–44	100
45–54	200
55–64	300
Más de 65	400

Por ejemplo, si tienes 25 años, eres altamente activo y pesas 120 libras, vas a necesitar  $120 \times 20 = 2400$  kilocalorías diarias para mantener tu peso. Si quieres aumentar de peso, vas a necesitar más; para perder peso, vas a necesitar menos. La cantidad es sólo una estimación aproximada. Otros factores, como la altura, deben considerarse. Una persona de 5 pies 2 pulgadas de alto y activa, no necesita tanta energía como una persona activa de 6 pies, cuyo cuerpo pesa lo mismo.

## ¿Por qué la obesidad no es saludable?

Ser obeso tiene un efecto negativo en la salud. Entre otras cosas, aumenta el riesgo de diabetes tipo 2, presión alta, enfermedad cardíaca, cáncer de pecho y colon, artritis, cálculos en la vesícula.

¿Por qué el exceso de peso tiene efectos nocivos? Como se explicó en la sección 7.7, los triglicéridos en las células grasas son la forma principal de almacenaje de energía. Las células grasas en personas que tienen un peso saludable mantienen una cantidad moderada de triglicéridos y funcionan normalmente. En personas obesas, un exceso en estas moléculas distiende las células grasas

**Figura 36.15** Cómo estimar el peso “ideal” para adultos. Los valores mostrados son consistentes con un estudio de Harvard de larga duración, entre el peso y el riesgo de trastornos cardiovasculares. El “ideal” varía. Depende de factores específicos, como tener un esqueleto pequeño, mediano o grande: los huesos son pesados.

Guía de peso para mujeres			Guía de peso para hombres	
Empezando con un peso ideal de 100 libras para una mujer que tiene 5 pies de alto, agrega cinco libras adicionales por cada pulgada adicional de altura. Ejemplos:			Empezando con un peso ideal de 106 libras para un hombre que tiene 5 pies de altura, agrega seis libras adicionales por cada pulgada adicional de altura. Ejemplos:	
Altura (pies)	Peso (libras)	Altura (pies)	Peso (libras)	
5' 2"	110	5' 2"	118	
5' 3"	115	5' 3"	124	
5' 4"	120	5' 4"	130	
5' 5"	125	5' 5"	136	
5' 6"	130	5' 6"	142	
5' 7"	135	5' 7"	148	
5' 8"	140	5' 8"	154	
5' 9"	145	5' 9"	160	
5' 10"	150	5' 10"	166	
5' 11"	155	5' 11"	172	
6'	160	6'	178	



y deteriora su función. Al igual que las células dañadas de otras formas, las células grasas sobrecargadas responden enviando señales que piden una respuesta inflamatoria (sección 34.4). La inflamación crónica resultante daña órganos en todo el cuerpo y aumenta el riesgo de cáncer.

Las células grasas sobrecargadas también aumentan la secreción de señales que interfieren con la acción de la insulina. Recuerda que esta hormona alienta las células a tomar azúcar de la sangre (sección 31.8). Cuando la insulina se vuelve ineficaz, el resultado es la diabetes tipo 2 (sección 31.9).

Sabedores de cómo el exceso de peso perjudica la salud, investigadores esperan disminuir o contrarrestar las señales dañinas secretadas por las células grasas. Un día será posible impedir que las células grasas causen inflamación o interfieran con la función de la insulina. Por ahora, la única forma de prevenir estos efectos es bajando de peso.

### Trastornos alimenticios

Comer muy poco puede ser tan peligroso como comer demasiado, o incluso más. Con la anorexia nerviosa, una persona que tiene acceso a la comida de forma rutinaria come muy poco para mantener un peso dentro de un rango de 15 por ciento de lo normal. Aunque el nombre significa “pérdida nerviosa del apetito”, la mayoría de las personas afectadas está obsesionada con la comida y a cada rato tiene hambre. Ellas se ven a sí mismas como gordas, aun cuando estén peligrosamente delgadas. Las mujeres jóvenes están afectadas de manera desproporcionada, y las presiones sociales de estar delgada juegan de hecho un papel. Sin embargo, cómo una persona responde a estas presiones está determinado en parte por la genética. La anorexia tiende a venir de familia, y los científicos han identificado algunos genes que aumentan el riesgo de este trastorno.

La anorexia daña los sistemas orgánicos a lo largo del cuerpo. El sistema reproductivo se detiene; las mujeres afectadas dejan de menstruar. El cuerpo deshace los huesos ante la falta total de calcio. El consumo inadecuado de hierro causa anemia. El músculo del corazón se debilita y el ritmo cardíaco puede interrumpirse. Las muertes por anorexia ocurren la mayoría de las veces como resultado de un paro cardíaco repentino.

La bulimia nerviosa es otro trastorno alimenticio. Al igual que la anorexia nerviosa, es más común entre mujeres jóvenes. Los bulímicos tienden a estar cerca de su peso normal, pero se perciben a sí mismos como gruesos. “En el pecado está la penitencia” al comer demasiado, para después deshacerse de lo comido provocándose el vómito.

Provocar el vómito tiene una variedad de efectos nocivos. Bañan el esófago y los dientes en fluido de ácido gástrico. El ácido daña el esmalte de los dientes, causando que se piquen y se debiliten. La exposición constante al ácido aumenta el riesgo de cáncer en el esófago. El vómito frecuente también puede causar cambios en el balance iónico del cuerpo, lo que amenaza la vida. La pérdida de fluido gástrico agota los iones de hidrógeno del cuerpo, haciendo los fluidos corporales más básicos de lo normal. El cambio en el pH

## Batalla contra la obesidad (una vez más)

La leptina disminuye el apetito. Otra hormona, llamada ghrelina, lo aumenta. La ghrelina es secretada por células en el recubrimiento del estómago, al igual que las células en el cerebro. La secreción de la ghrelina aumenta cuando el estómago está vacío y disminuye después de una comida grande.

En un estudio acerca de los efectos de la ghrelina, un grupo de voluntarios obesos se mantuvo en una dieta baja en grasas y baja en calorías por seis meses. Ellos perdieron peso, pero la concentración de la ghrelina en su flujo sanguíneo aumentó de forma significativa: ¡estaban más hambrientos que nunca!

La cirugía de baipás gástrico puede ser más eficaz que los métodos normales de pérdida de peso, en parte porque, a diferencia de hacer dieta, disminuye los niveles de ghrelina. La cirugía está diseñada para personas extremadamente obesas y reduce en forma eficaz el tamaño del estómago y del intestino delgado. Después de la cirugía, el tamaño reducido del estómago y la secreción de la ghrelina hacen que las personas se sientan satisfechas más rápido y menos hambrientas entre comidas. Además, acortar el intestino delgado disminuye la absorción, por lo que se absorben menos calorías de la comida que se ha ingerido. Los resultados pueden ser espectaculares. Las fotografías de la parte de arriba muestran a un hombre antes y después del baipás gástrico.

La cirugía del baipás gástrico tiene algunos inconvenientes. Están los riesgos de la anestesia y la posibilidad de complicaciones. También, después de la cirugía la persona está en un riesgo mayor por deficiencias de vitaminas y minerales.



**¿Cómo votarías?** La obesidad puede reemplazar muy pronto a fumar como la causa número uno de muertes previsibles en Estados Unidos. Algunos estados de la Unión Americana obligan a las cadenas de restaurantes a incluir la cuenta de calorías en su menú. ¿Crees que esta política va a animar una elección más sana? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

puede causar apnea (un paro en la respiración), interrumpe el ritmo cardíaco normal y causa convulsiones.

Tanto la anorexia como la bulimia son tratadas con una combinación de terapia y atención médica al daño causado por el trastorno. Muchos pacientes responden de forma favorable al tratamiento y pueden mantener un peso normal.

### Para repasar en casa ¿Cómo afecta el peso la salud?

- ▶ Una persona que balancea el consumo calórico con el gasto de energía va a mantener el peso actual.
- ▶ La obesidad incrementa el riesgo de enfermedad cardíaca, diabetes tipo 2, algunos tipos de cáncer y otros trastornos. Estos problemas pueden surgir porque las células adiposas sobrelLENADAS evocan respuestas inflamatorias en los órganos a lo largo del cuerpo.
- ▶ La anorexia es un trastorno alimenticio que resulta en una baja de peso menor a lo normal. Daña los órganos a lo largo del cuerpo, especialmente los huesos y el corazón. Los cambios inducidos por la anorexia en el ritmo del corazón pueden ser fatales.

## Resumen



**Sección 36.1** Los humanos almacenan el exceso de energía de la comida sobre todo en los depósitos de grasa en las células adiposas. Una habilidad para almacenar la grasa es adaptativa cuando la comida escasea, pero puede convertirse en una inadaptabilidad cuando siempre hay comida suficiente. La obesidad es causada por una combinación de factores genéticos y ambientales.



**Sección 36.2** El sistema digestivo descompone la comida en moléculas que son lo suficientemente pequeñas para ser absorbidas en el ambiente interno. También almacena y elimina materiales no absor-

bibles, y estimula la homeostasis a través de sus interacciones con otros sistemas orgánicos. Algunos invertebrados tienen un **sistema digestivo incompleto**: un conducto en forma de saco con un solo orificio. La mayoría de los animales y todos los vertebrados tienen un **sistema digestivo completo**: un tubo con dos orificios y zonas especializadas entre ellas. Variaciones en la estructura de los sistemas digestivos de los vertebrados son adaptaciones a dietas particulares. Por ejemplo, los múltiples estómagos de los **rumiantes** les permiten digerir hierbas.



**Sección 36.3** La comida llevada a la boca humana es tragada y se mueve hacia la faringe, que se abre sobre el **esófago**. La **peristalsis** del esófago conduce la comida hacia el **estómago**. Un **esfínter** en la unión entre los dos

órganos regula el flujo entre ellos. Desde el estómago, la comida entra al **intestino delgado** y luego va hacia el **intestino grueso**. Los desechos son almacenados en el **recto** hasta que son eliminados a través del **ano**.



**Secciones 36.4, 36.5** La digestión comienza en la boca, donde la comida se rompe en pequeños trozos y se mezcla con saliva de las **glándulas salivales**. La digestión de las proteínas comienza en el estómago,

un saco muscular con un recubrimiento glandular que secreta **fluido gástrico**. Este fluido contiene ácido, enzimas y moco, se mezcla con la comida y forma el **quimo**.



**Secciones 36.6, 36.7** El intestino delgado es la porción más larga del conducto y tiene el área superficial más grande. Su revestimiento con gran cantidad de pliegues tiene muchas **vellosidades** en su superficie.

Cada vellosidad pluricelular tiene una cubierta de **células en borde de cepillo**. Estas células tienen **microvellosidades**, que aumentan su superficie para la digestión y la absorción.

La digestión química se completa en el intestino delgado por medio de la acción de las enzimas del páncreas, la bilis de la vesícula biliar y las enzimas incrustadas en la membrana plasmática de las células en borde de cepillo.

Los carbohidratos se descomponen en monosacáridos, se transportan activamente a través de las células en borde de cepillo y entran a la sangre. En forma similar, las proteínas se descomponen en aminoácidos que son transportados activamente y entran en la sangre.

La **bilis** producida en el hígado y almacenada y concentrada en la **vesícula biliar** ayuda a la **emulsificación** de las grasas. Los monoglicéridos y los ácidos grasos se difunden dentro de las células en borde de cepillo. Aquí se vuelven a combinar como triglicéridos, toman una capa de proteína y son movidos por exocitosis hacia el fluido intersticial; son los vasos linfáticos los que los envían a la sangre.

El intestino delgado es también el sitio de mayor absorción de agua. El agua sale del intestino por ósmosis.



**Sección 36.8** Más agua e iones son absorbidos en el intestino grueso, o colon, el cual compacta los desechos sólidos no digeridos como **heces**. Éstas se almacenan en el recto, una región expandible, justo antes del ano. El **apéndice** es una extensión pequeña de la primera parte del intestino grueso.



**Sección 36.9** Los compuestos orgánicos pequeños absorbidos desde el intestino son almacenados, usados en la biosíntesis o como fuentes de energía, o excretados por otros sistemas orgánicos. La sangre que corre a través del intestino delgado viaja junto al hígado, que elimina las toxinas ingeridas y almacena el exceso de glucosa como glucógeno.



**Secciones 36.10, 36.11** Comer una dieta sana puede reducir el riesgo de enfermedades crónicas. Las guías actuales enfatizan en minimizar el consumo de carbohidratos refinados y grasa saturada. La comida debe proporcionar energía y materia prima, incluyendo **aminoácidos esenciales** y **ácidos grasos esenciales**. Debe también incluir dos tipos de compuestos adicionales necesarios para el metabolismo: las **vitaminas**, las cuales son orgánicas, y los **minerales**, que son inorgánicos. Las dietas vegetarianas pueden satisfacer todas estas necesidades sólo si los alimentos están cuidadosamente combinados.



**Sección 36.12** Para mantener el peso corporal, la entrada de energía debe estar balanceada con la energía saliente. La obesidad eleva el riesgo de problemas de salud, porque las células adiposas tensionadas causan inflamación. La anorexia y la bulimia son trastornos alimenticios que también amenazan la salud.

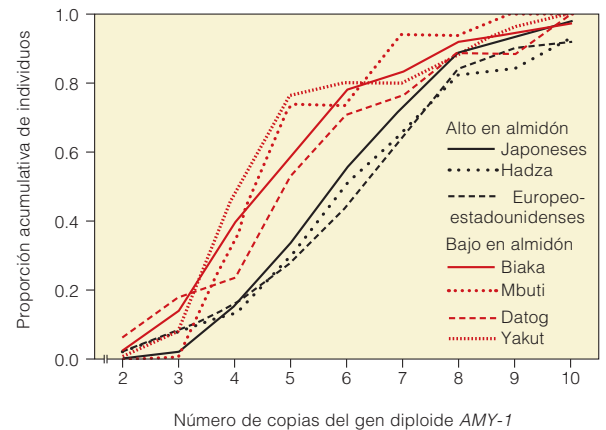
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un sistema digestivo funciona en \_\_\_\_\_.
  - la secreción de enzimas
  - la absorción de componentes
  - la eliminación de desechos
  - todos los anteriores
- La digestión de las proteínas comienza en el (la) \_\_\_\_\_.
  - boca
  - estómago
  - intestino delgado
  - intestino grueso
- La mayoría de los nutrientes se absorben en el (la) \_\_\_\_\_.
  - boca
  - estómago
  - intestino delgado
  - intestino grueso
- La bilis juega un papel en la digestión y absorción de \_\_\_\_\_.
  - carbohidratos
  - grasa
  - proteína
  - aminoácidos
- Los monosacáridos y los aminoácidos absorbidos desde el intestino entran a \_\_\_\_\_.
  - los vasos sanguíneos
  - los vasos linfáticos
  - las gotitas de grasa
  - ambos, b y c
- Bacterias en el \_\_\_\_\_ producen vitaminas esenciales.
  - estómago
  - intestino delgado
  - intestino grueso
  - esófago

## Adaptación de la dieta humana

El gen *AMY-1* humano codifica la amilasa salival, una enzima que descompone el almidón. El número de copias de este gen varía y las personas que tienen más copias en general producen más de esta enzima; además, el promedio de las copias de *AMY-1* difiere entre grupos culturales.

George Perry y sus colegas formularon una hipótesis acerca de que el gen *AMY-1* pudiera conferir una ventaja selectiva en culturas en las que el almidón es una parte importante de la dieta. Para probar esta hipótesis, los científicos compararon el número de copias del gen *AMY-1* entre miembros de siete grupos culturales que diferirían en sus dietas tradicionales. La **figura 36.16** muestra sus resultados.



**Figura 36.16** Número de copias del gen *AMY-1* entre miembros de culturas con dietas tradicionales altas o bajas en almidón. Los hadza, biaka, mbuti y datog son tribus en África. Los yakut viven en Siberia.

- Los tubérculos que contienen almidón son el pilar de los cazadores-recolectores hadza, en África, mientras que la pesca sostiene a los yakut, de Siberia. Cerca de 60 por ciento de los yakut tenía menos de 5 copias del gen *AMY-1*. ¿Qué porcentaje de los hadza tuvo menos de 5 copias?
- Ninguno de los mbuti (cazadores-recolectores de los bosques tropicales) tuvo más de 10 copias de *AMY-1*. ¿Lo tuvieron los europeo-estadounidenses?
- ¿Estos datos apoyan la hipótesis de que una dieta de almidón favorece la duplicación del gen *AMY-1*?

- El pH es más bajo en el \_\_\_\_\_.
  - estómago
  - intestino delgado
  - intestino grueso
  - esófago
- La mayor parte del agua que penetra en el conducto es absorbida a través del recubrimiento del \_\_\_\_\_.
  - estómago
  - intestino delgado
  - intestino grueso
  - esófago
- \_\_\_\_\_ son sustancias inorgánicas con funciones metabólicas que ninguna otra puede cumplir.
  - Las grasas
  - Los minerales
  - Las vitaminas
  - Los azúcares simples
- La sangre que viaja a través de los capilares en el intestino delgado viaja después a través de vasos en el \_\_\_\_\_.
  - estómago
  - corazón
  - páncreas
  - hígado
- Pequeños filamentos llamados \_\_\_\_\_ aumentan el área superficial de una célula en borde de cepillo.
- \_\_\_\_\_ es (son) una buena fuente de ácidos grasos omega 3 que pueden reducir el riesgo de enfermedades cardíacas.
  - La avena
  - Las legumbres
  - El pescado
  - El jarabe de maíz
- ¿Cuál es la causa más común relacionada con la muerte por anorexia?
  - cáncer
  - paro cardíaco
  - neumonía
  - derrame cerebral
- ¿Cuál de las vitaminas siguientes es soluble en grasa?
  - vitamina A
  - vitamina B<sub>6</sub>
  - vitamina C
  - todas las anteriores

- Una cada órgano con su función digestiva.
 

_____ vesícula biliar	a. produce bilis
_____ colon	b. compacta residuos no digeridos
_____ hígado	c. secreta la mayoría de las enzimas digestivas
_____ intestino delgado	d. absorbe la mayoría de los nutrientes
_____ estómago	e. secreta fluido gástrico
_____ páncreas	f. almacena, secreta bilis

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- Una pitón puede sobrevivir al ingerir una gran comida una o dos veces al año (**figura 36.4**). Cuando come, las microvellosidades en su intestino delgado se alargan cuatro veces y el pH en su estómago cae de 7 a 1. Explica los beneficios de estos cambios.
- El almidón y el azúcar tienen el mismo número de calorías por gramo. Sin embargo, no todos los vegetales son igualmente densos en calorías. Por ejemplo, una ración de camote hervido proporciona cerca de 1.2 calorías por gramo, mientras que una ración de col llega sólo a 0.3 calorías por gramo. ¿Qué es lo que piensas que cuenta en la diferencia de calorías que tu cuerpo obtiene de estos dos alimentos?
- Enlista los alimentos que comiste hoy. ¿Cuál fue el más alto en grasa? ¿En proteínas? ¿En fibras insolubles?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Sistemas digestivos de animales; Sistema digestivo humano; Digestión y absorción; Cálculo del IMC.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





#### ◀ Vínculos a conceptos anteriores

En este capítulo, la exposición de la regulación de fluidos trata de la ósmosis (sección 5.6) y transporte de proteínas (5.7). Reconsideramos el destino de los compuestos absorbidos (36.9) y los resultados de la respiración aerobia (7.2). La exposición de la formación de la orina hace referencia al epitelio (28.3), la presión sanguínea (33.7) y las glándulas suprarrenales (31.7). También volvemos al tema de la regulación de la temperatura (28.9), las características de los amniotas (24.5), las glándulas exocrinas (28.3) y la fiebre (34.4).

#### Conceptos clave



##### Mantener el fluido extracelular

Los animales producen desechos metabólicos y pierden y ganan agua y solutos (sustancias disueltas). La composición y el volumen del fluido extracelular deben mantenerse dentro de un rango tolerable. La mayoría de los animales tienen un sistema de órganos que regula los solutos y elimina los desechos.



##### Sistema urinario humano

El sistema urinario humano está formado por dos riñones, dos uréteres, una vejiga y una uretra. Dentro del riñón, millones de nefronas filtran el agua y los solutos disueltos de la sangre. La mayor parte de este filtrado se regresa a la sangre. El agua y los solutos disueltos que no son devueltos a la sangre se convierten en orina.

# 37 Ambiente interno

## 37.1 La verdad en un tubo de ensayo

¿Oscuro o claro? ¿Ligero o turbio? ¿Poco o mucho? Preguntar por la orina y examinarla es un arte antiguo (figura 37.1). El *Sushruta Samhita*, un texto médico hindú que data de hace más de 2000 años, reporta que algunas personas forman un exceso de orina con sabor dulce que atrae insectos. Su trastorno, ahora llamado diabetes mellitus, significa “expulsión de agua endulzada con miel”. Los doctores aún la diagnostican examinando el nivel de azúcar en la orina, aunque hayan reemplazado la prueba del sabor por análisis químicos.

Hoy en día, los médicos analizan rutinariamente el pH y las concentraciones de solutos en la orina para monitorear la salud de sus pacientes. La orina ácida sugiere problemas metabólicos. La orina alcalina puede indicar una infección. Los riñones dañados van a producir orina alta en proteínas. La abundancia de algunas sales es el resultado de la deshidratación o de problemas con las hormonas que controlan la función renal. Las pruebas especiales de orina detectan químicos producidos por cáncer de riñón, vejiga y glándula prostática.

Las pruebas de orina “hágalo usted mismo” se han vuelto muy populares. Si una mujer tiene la esperanza de embarazarse, puede usar una prueba para mantenerse informada de la cantidad de hormona luteinizante, o HL, en su orina. A mitad de su ciclo menstrual, la HL dispara la ovulación, es decir, la liberación de un óvulo desde un ovario. Otra prueba de orina puede revelar si está embarazada. Incluso hay otras pruebas que permiten a las mujeres mayores detectar bajos niveles de hormonas en la orina, una señal de que están entrando en la menopausia.

Las pruebas de orina también pueden revelar el uso de varios fármacos. A los atletas olímpicos les han sido retiradas sus medallas cuando las pruebas obligatorias de orina revelan el uso de fármacos prohibidos. Los jugadores de béisbol de grandes ligas accedieron a hacerse pruebas de orina después de repetidos alegatos de que algunos jugadores estrella consumieron esteroides prohibidos. Cada año, la National Collegiate Athletic Association (NCAA) prueba muestras de orina de cerca de 3300 atletas estudiantes para detectar el uso de cualquier sustancia que mejore su desempeño o para detectar el consumo de drogas.



**Figura 37.1** Analizando la orina. *Página opuesta*, un doctor del siglo XVII examina una muestra de orina. *Izquierda*, preparando muestras de orina para análisis modernos.

Si tomas una droga, los residuos de ésta terminan en la orina. Por ejemplo, si fumas marihuana, tus riñones filtran un residuo del ingrediente activo (THC) fuera de la sangre y hacia la orina. Puede tomar hasta 10 días para que todas las moléculas de la sustancia descompuesta se metabolicen por completo y sean eliminadas del cuerpo. Mientras tanto, las pruebas de orina pueden detectar la presencia de metabolitos.

La utilidad de la orina como indicador de la salud, del estatus hormonal y del consumo de fármacos se debe a la función de los riñones, que diario filtran más de 40 veces toda la sangre de un cuerpo humano adulto. Cuando todo va bien, los riñones eliminan el exceso de agua, así como las toxinas indeseadas, las hormonas y las drogas.

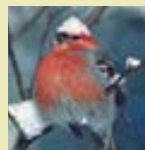
Hasta este momento has considerado varios sistemas de órganos que funcionan para mantener las células abastecidas con oxígeno, nutrientes, agua y otras sustancias. Veremos ahora los mecanismos que mantienen la composición, el volumen y la temperatura del medio interno.



### Lo que hacen los riñones

La orina empieza a formarse cuando el plasma libre de proteínas se filtra a través de las paredes capilares hacia los túbulos del riñón. La

reabsorción regresa la mayor parte del agua, los solutos y los nutrientes hacia la sangre. Las soluciones filtradas y secretadas no absorbidas se convierten en orina. Las hormonas ajustan la concentración de la orina.



### Ajuste de la temperatura central

El calor se pierde y se gana desde el ambiente, el cual determina la temperatura del cuerpo de un animal por

medio de la actividad metabólica. Los ectotermos ajustan su temperatura de manera conductual. Los endotermos pueden ajustar la producción de calor metabólico.



### Regulación de la temperatura en mamíferos

Los mamíferos reaccionan a la sobrecarga de calor moviendo la sangre hacia la

piel e incrementando la evaporación a través del sudor o jadeando. Reaccionan al exceso de frío moviendo la sangre hacia su centro, cubriéndose de piel o vello, e incrementando la producción de calor metabólico.



## 37.2 Mantenimiento del volumen y la composición de los fluidos corporales

- Todos los animales adquieren y pierden constantemente agua y solutos, pero deben mantener estables el volumen y la composición de su medio interno (el fluido extracelular).
- ◀ Vínculos a Ósmosis 5.6, Respiración aerobia 7.2, Celoma 23.2, Destino de los compuestos absorbidos 36.9

### Pérdida y ganancia de agua y solutos

El peso de un animal consta principalmente de agua con sales y otros solutos. El fluido fuera de las células (fluido extracelular, FEC) sirve como el medio interno del cuerpo. En los vertebrados, el fluido intersticial y el plasma conforman la mayor parte del fluido extracelular. El fluido intersticial llena los espacios entre las células, y el plasma es la porción de fluido de la sangre (figura 37.2).

Mantener la composición de los solutos y el volumen del fluido extracelular dentro del rango que las células puedan tolerar es la función más importante de la homeostasis. La ganancia de agua y solutos necesitan estar balanceadas por pérdida de agua y solutos. Un animal pierde agua y solutos en las heces y la orina, en las exhalaciones y las secreciones. Se obtiene agua al comer y beber. En los animales acuáticos el agua se mueve hacia dentro o hacia fuera del cuerpo por ósmosis a través de la superficie corporal (sección 5.6).

Las reacciones metabólicas también incorporan agua y solutos dentro del FEC. Los desechos metabólicos más abundantes son el dióxido de carbono y el amoníaco. La respiración aerobia produce dióxido de carbono y agua (sección 7.2). La descomposición de los aminoácidos y los ácidos nucleicos producen **amoníaco** (sección 36.9). El dióxido de carbono se difunde a través de la superficie corporal o se desecha con la ayuda de los órganos respiratorios. En la mayoría de los animales, los órganos excretores eliminan del cuerpo el amoníaco y otros solutos disueltos indeseables, al igual que el exceso de agua.

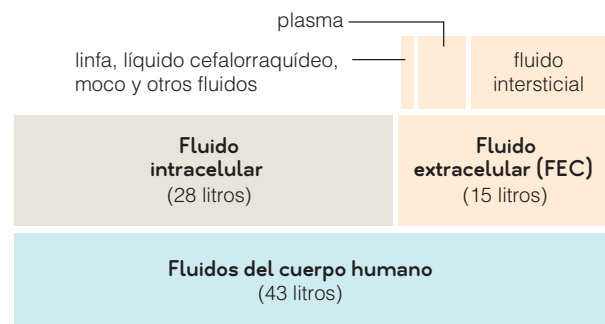


Figura 37.2 Distribución del fluido en el cuerpo humano.

### Balance de agua y solutos en los invertebrados

La mayoría de invertebrados marinos tienen fluidos corporales con la misma concentración de solutos, como el agua de mar. Como resultado, la ósmosis no produce un movimiento esencial de agua hacia dentro o fuera del cuerpo.

Las planarias enfrentan un problema común a todos los animales de agua dulce. Sus fluidos corporales tienen una concentración más alta de solutos que el agua que los rodea. Como resultado, el agua entra al cuerpo por ósmosis. El exceso de agua y los desechos metabólicos son eliminados a través de un par de branquias, órganos excretores tubulares que se encuentran a lo largo del cuerpo.

En los animales con un sistema circulatorio este sistema interactúa con órganos que excretan solutos indeseables. Por ejemplo, una lombriz de tierra es un anélido segmentado con una cavidad (celoma) corporal llena de fluido y un sistema circulatorio cerrado. La mayoría de los segmentos del cuerpo tienen un par de órganos excretores tubulares llamados nefridios que colectan el fluido celómico

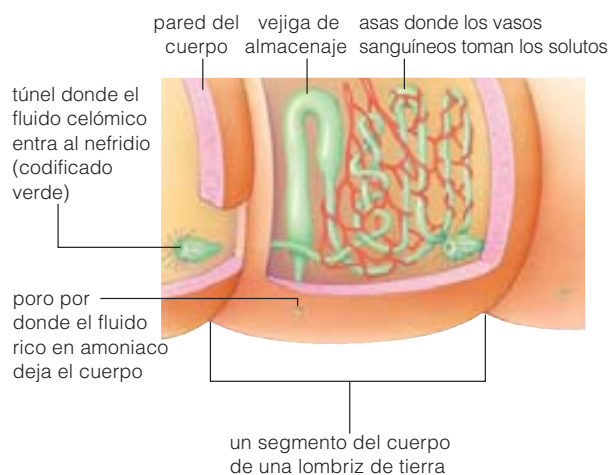


Figura 37.3 Sistema excretor de la lombriz de tierra. El fluido celómico entra en un nefridio (verde). A medida que el fluido viaja a través del nefridio, los solutos esenciales abandonan este tubo y entran a los vasos sanguíneos adyacentes (rojo). Los desechos ricos en amoníaco salen del cuerpo por un poro.

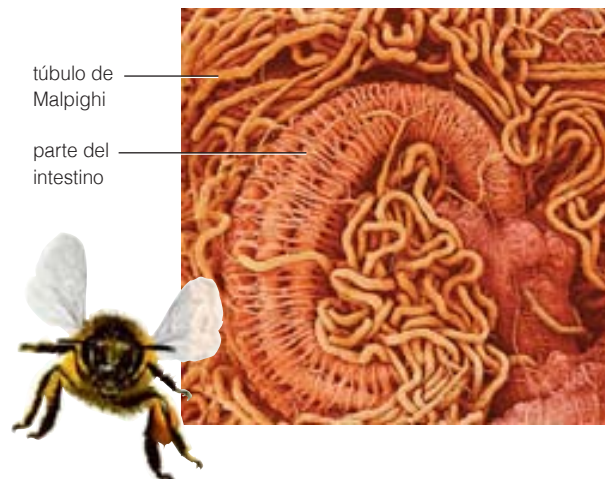
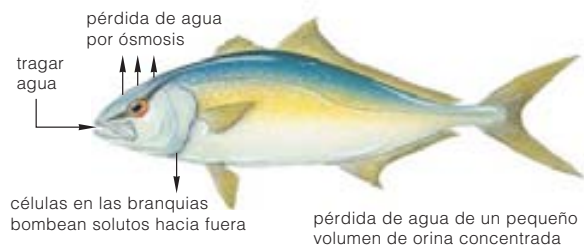
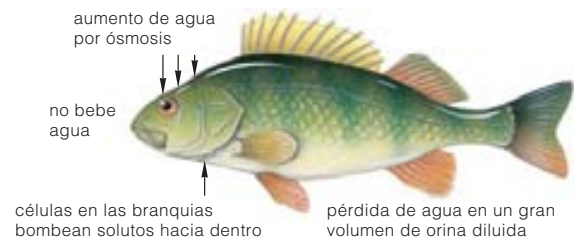


Figura 37.4 Función excretora de los insectos. Los túbulos de Malpighi (dorados) de una abeja son bolsas exteriores del intestino (rosa). Los túbulos se bañan en sangre del sistema circulatorio abierto. El ácido úrico y otros solutos de desecho se mueven de la sangre hacia los túbulos, los cuales envían los desechos hacia el intestino para su eliminación a través del ano.





**A** Pez óseo marino: tiene fluidos corporales menos salados que el agua que lo rodea; el pez es hipotónico en relación con su ambiente.



**B** Pez óseo de agua dulce: tiene fluidos corporales más salados que el agua que lo rodea; el pez es hipertónico en relación con su ambiente.

**Figura 37.5** Balance de fluidos y solutos en los peces óseos.

del segmento adyacente (figura 37.3). Cuando el fluido pasa a través de los nefridios, los solutos esenciales y algo de agua se alejan y entran a los vasos sanguíneos del segmento siguiente. Los desechos se mantienen en el tubo. El fluido rico en amoníaco que se forma a través de este proceso es expulsado del cuerpo por un poro.

Los artrópodos que habitan en el suelo, como los insectos, no excretan amoníaco. En su lugar, las enzimas en su sangre convierten el amoníaco en **ácido úrico**. El ácido úrico y los desechos de los solutos son llevados a los túbulos de Malpighi, órganos excretores que se conectan y se vacían dentro del intestino (figura 37.4). El amoníaco sólo se puede excretar cuando se disuelve en agua, pero el ácido úrico puede ser excretado en forma de cristales mezclados con un poco de agua para producir una pasta espesa.

## Balance de agua y solutos en los vertebrados

Los peces óseos tienen fluidos corporales con menos sal que el agua de mar, pero más salados que el agua dulce. Así, se enfrentan a un reto osmótico en ambos ambientes.

Un pez marino con espinas pierde agua por ósmosis a través de la superficie de su cuerpo. Para reemplazar esta agua perdida, el pez traga agua de mar, luego bombea la sal hacia fuera a través de sus

**ácido úrico** Principal compuesto nitrogenado presente en la orina de los insectos, además de las aves y otros reptiles.

**amoníaco** Compuesto nitrogenado que es un producto de desecho de la descomposición de aminoácidos y ácidos nucleicos.

**orina** Mezcla de agua y desechos solubles formados y excretados por el sistema urinario de los vertebrados.

**riñón** Órgano del sistema urinario de los vertebrados que filtra la sangre, ajusta su composición y forma la orina.

**urea** Principal compuesto nitrogenado de la orina de los mamíferos.



**Figura 37.6** Dos mamíferos con riñones altamente eficientes. Los delfines nariz de botella (izquierda) y las ratas canguro del desierto (derecha) viven en hábitats muy diferentes, pero se enfrentan a un reto común: la falta de agua dulce. Ambas especies tienen riñones más grandes en proporción al tamaño de su cuerpo y producen orina muy concentrada.

branquias (figura 37.5A). Como otros vertebrados, los peces óseos tienen un par de **riñones**, órganos que filtran la sangre y producen orina. La **orina** está formada por agua y desechos solubles. Los peces marinos con espinas producen una pequeña cantidad de orina. En contraste, un pez con espinas de agua dulce produce un gran volumen de orina diluida porque el agua penetra continuamente en su cuerpo por ósmosis. Los solutos perdidos en la orina son neutralizados por solutos absorbidos desde el intestino y por iones de sodio bombeados a través de las branquias (figura 37.5B).

La piel a prueba de agua y los riñones altamente eficientes adaptan a los amniotas a la vida en la tierra. Las aves y otros reptiles convierten el amoníaco en ácido úrico, mientras que los mamíferos lo convierten en **urea**. Se requiere 20 o 30 veces más agua para excretar 1 gramo de urea que para excretar 1 gramo de ácido úrico. Debido a esto, un mamífero común requiere más agua que un pájaro o reptil de un tamaño similar. Las variaciones en la estructura del riñón adaptan a los mamíferos a los diferentes hábitats. Los mamíferos con acceso limitado o sin acceso al agua dulce tienden a tener riñones más grandes para su tamaño y producen una orina concentrada (figura 37.6).

## Para repasar en casa ¿Cómo mantienen los animales el volumen y la composición de sus fluidos corporales?

- En todos los animales, la ganancia diaria de agua y solutos debe balancear la pérdida. Todos deben deshacerse de los desechos de dióxido de carbono y amoníaco del cuerpo. Muchos animales convierten el amoníaco en urea o ácido úrico antes de excretarlo.
- La mayoría de los animales tienen órganos excretores que interactúan con el sistema circulatorio para remover los desechos de la sangre y excretarlos.
- Los órganos excretores de los invertebrados incluyen el nefridio excretor de amoníaco de la lombriz de tierra y los túbulos de Malpighi excretores de ácido úrico de los insectos.
- Todos los vertebrados tienen dos riñones. El volumen de orina y los desechos excretados que contienen nitrógeno (amoníaco, urea o ácido úrico) varían entre cada grupo.

## 37.3 Estructura del sistema urinario

- Los riñones filtran agua, iones minerales, desechos orgánicos y otras sustancias de la sangre. Ajustan el volumen y la composición de este filtrado, y regresan la mayor parte a la sangre. El fluido no retornado se vuelve orina.
- Vínculos a Epitelio 28.3, Microvellosidades 36.6

### Componentes del sistema

El sistema urinario humano tiene dos riñones, dos uréteres, una vejiga urinaria y una uretra (figura 37.7A). Los riñones filtran la sangre y forman la orina. Los otros órganos colectan y almacenan la orina, y la envían a la superficie del cuerpo.

Los riñones son órganos en forma de frijol, de un tamaño aproximado al del puño de un adulto. Están justo debajo del peritoneo que limita la cavidad abdominal, a la izquierda y a la derecha de la columna vertebral (figura 37.7B). La capa más externa del riñón, la cápsula renal, es de tejido conectivo fibroso (figura 37.7C). *Renal*, en latín, significa “relativo a los riñones”. La masa de tejido dentro de la cápsula renal está dividida en dos zonas: la corteza renal exterior y la médula renal interna. Una arteria renal conduce la sangre de cada riñón y una vena renal se lleva la sangre.

Dentro de cada riñón, la orina se junta en una cavidad central llamada pelvis renal. Un **uréter** tubular envía el fluido de cada riñón a la **vejiga urinaria**, un órgano muscular hueco que almacena la orina. Cuando la vejiga está llena, ocurre un acto reflejo. Los receptores extensores envían una indicación a las neuronas motoras en la médula espinal. Estas neuronas causan la contrac-

ción del músculo suave en la pared de la vejiga. Al mismo tiempo, se relajan los esfínteres que rodean a la **uretra**, el tubo que envía orina a la superficie del cuerpo. Como resultado, la orina fluye hacia fuera del cuerpo. Después de la edad de 2 o 3 años, el cerebro puede controlar el acto reflejo y prevenir que la orina fluya a través de la uretra en momentos inconvenientes.

La uretra masculina se localiza a lo largo del pene y envía la orina y el semen en tiempos diferentes. Un esfínter corta el paso de la orina durante la erección. En las mujeres, la uretra se abre hacia la superficie del cuerpo cerca de la vagina. La uretra femenina es un tubo corto, por lo que los organismos infecciosos pueden alcanzar fácilmente la vejiga urinaria. Ésta es una de las razones de por qué las mujeres tienen infecciones de la vejiga más a menudo que los hombres.

### Introducción a las nefronas

En esta sección estudiaremos los tres procesos que expulsan el exceso de agua y los solutos del cuerpo en forma de orina. Entender estos procesos te será más simple si primero te familiarizas con las estructuras involucradas.

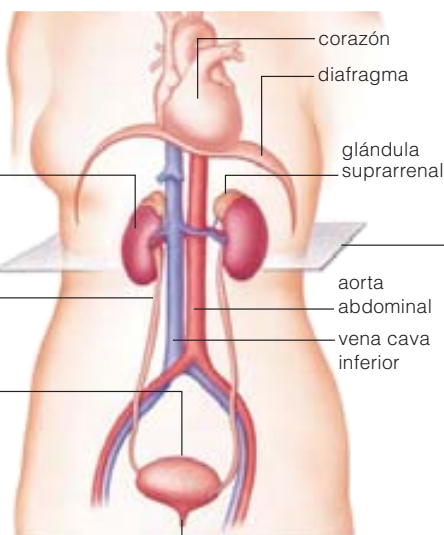
**Visión general de la estructura de la nefrona** Un riñón tiene más de un millón de **nefronas** (tubos microscópicos de epitelio cuboidal asociado con los capilares). Los túbulos del riñón son del grueso de una célula, por lo que las sustancias difunden fácilmente a través de ellos. Cada nefrona comienza en la corteza, donde

**Riñón** (uno del par)  
Órgano filtrante de la sangre; filtra agua y todos los solutos de la sangre, excepto las proteínas; demanda sólo las cantidades que el cuerpo requiere y excreta el resto como orina

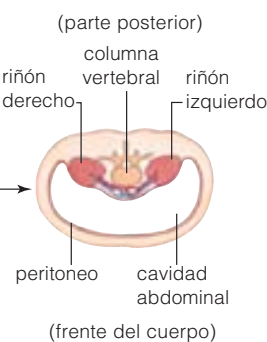
**Uréter** (uno del par)  
Canal para el flujo de orina desde un riñón hasta la vejiga urinaria

**Vejiga urinaria**  
Contenedor expandible de almacenamiento de la orina

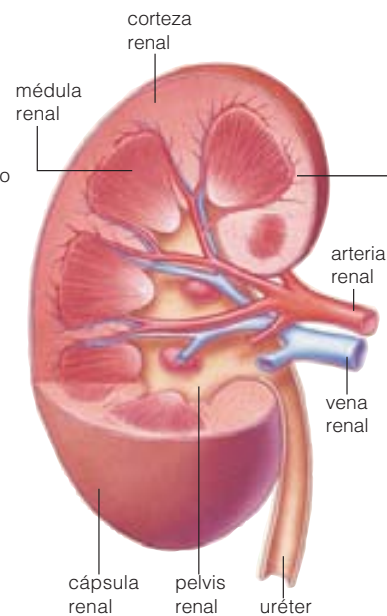
**Uretra**  
Canal de flujo de la orina entre la vejiga urinaria y la superficie del cuerpo



**A** El sistema urinario humano, como el de los otros vertebrados, incluye un par de riñones que filtran la sangre y forman la orina. Otros órganos de este sistema envían la orina a la superficie del cuerpo para su excreción.



**B** Los dos riñones están localizados entre el peritoneo (recubrimiento de la cavidad abdominal) y la pared abdominal.



**C** Estructura del riñón humano.

**Figura 37.7 Animada** Componentes del sistema urinario humano y sus funciones.

su pared se hincha y se retrae para formar una **cápsula de Bowman** en forma de copa (figura 37.8A,B). Más allá de la cápsula, la nefrona se retuerce un poco y se endereza como un **túbulo proximal** (la parte más cerca del inicio de la nefrona). Después de extenderse hacia la médula renal, la nefrona hace una curva en forma de horquilla llamada **asa de Henle**. El túbulo vuelve a entrar a la corteza y hace un giro, como el **túbulo distal** (el punto más lejano desde el comienzo de la nefrona). Los túbulos distales de más de ocho nefronas desaguan en un **túbulo colector**. Muchos túbulos colectores se extienden a través de la médula del riñón y se abren en la pelvis renal.

Como los recubrimientos de las células del intestino delgado, las células de los túbulos renales tienen microvellosidades. Estas pequeñas extensiones aumentan la superficie para la absorción de sustancias.

**asa de Henle** Porción en forma de “U” de un túbulo del riñón que se extiende profundamente dentro de la médula renal.

**capilares peritubulares** Capilares que rodean e intercambian sustancias con un túbulo del riñón.

**cápsula de Bowman** Porción de la nefrona que encierra al glomérulo y recibe filtrado de éste.

**glomérulo** Red de capilares envuelto por la cápsula de Bowman.

**nefronas** Túbulos del riñón y los capilares glomerulares; filtran la sangre y forman la orina.

**túbulo colector** Túbulo del riñón que recibe el filtrado de varias nefronas y lo envía a la pelvis renal.

**túbulo distal** Porción del túbulo del riñón que envía el filtrado a un túbulo colector.

**túbulo proximal** Porción del túbulo del riñón que recibe el filtrado de la cápsula de Bowman.

**uréter** Tubo que lleva la orina del riñón a la vejiga.

**uretra** Tubo a través del cual la orina de la vejiga fluye hacia fuera del cuerpo.

**vejiga urinaria** Órgano muscular hueco que almacena la orina.

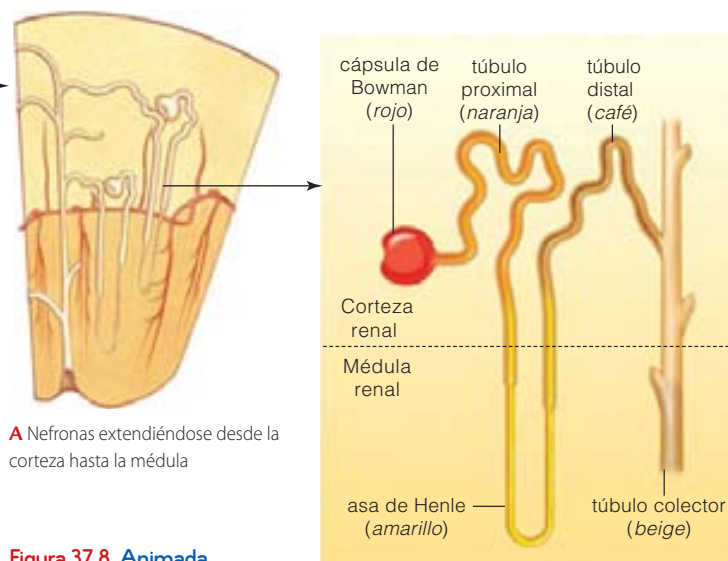
## Vasos sanguíneos relacionados con las nefronas

Dentro de cada riñón una arteria renal se ramifica en arteriolas aferentes. Cada arteriola se ramifica en un **glomérulo**, un racimo de capilares en la cápsula de Bowman (figura 37.8C). Los capilares glomerulares tienen espacios entre las células de sus paredes. Estos espacios hacen a estos capilares cerca de 100 veces más permeables que un capilar normal. Al fluir la sangre a través del glomérulo, la presión sanguínea fuerza algún fluido hacia fuera a través de los espacios en la pared capilar y hacia dentro de la cápsula de Bowman. *Glomérulo* es la palabra griega para filtro.

La porción no filtrada de la sangre fluye hacia fuera del glomérulo y hacia la arteriola eferente. Esta arteriola se ramifica rápidamente dentro de los **capilares peritubulares**, que se entretajan alrededor de la nefrona (*peri-*, alrededor). Estos capilares son el lugar de intercambio entre el fluido que pasa a través de los túbulos renales y la sangre. Desde los capilares peritubulares, la sangre continúa hacia las vénulas que la conducen hasta la vena renal.

## Para repasar en casa ¿Cuáles son los componentes del sistema urinario humano y cómo funcionan?

- El sistema urinario humano tiene dos riñones, dos uréteres, una vejiga urinaria y una uretra. Los riñones filtran la sangre y forman la orina. La orina fluye hacia fuera del riñón a través de los uréteres, y hacia fuera de la vejiga hueca y muscular. Cuando la vejiga se contrae, la orina fluye hacia fuera del cuerpo a través de la uretra.
- La unidad funcional de los riñones es la nefrona, un túbulo microscópico que interactúa con dos sistemas de capilares que filtran la sangre y forman la orina.

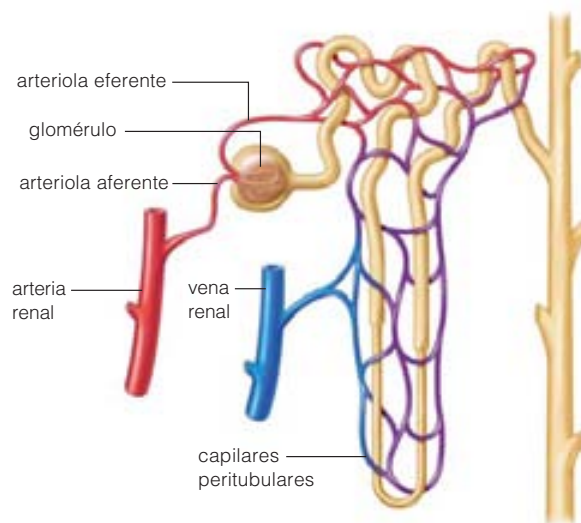


**A** Nefronas extendiéndose desde la corteza hasta la médula

### Figura 37.8 Animada

Orientación y estructura de una nefrona, la unidad funcional del riñón.

**B** Cápsula de Bowman y regiones tubulares de una nefrona, vista recortada.



**C** Vasos capilares relacionados con la nefrona. El glomérulo es una pelota de capilares que tiene paredes permeables inusuales.



- › La orina está formada por agua y solutos que se filtraron de la sangre y no regresaron a ella, junto con los solutos secretados desde la sangre y hacia las regiones tubulares de la nefrona.
- ◀ Vínculos a Presión sanguínea 33.7, ADH 31.4, Aldosterona 31.7

Esta sección describe los tres procesos mediante los cuales los riñones forman la orina. La formación de orina comienza cuando la presión de la sangre lleva agua y pequeños solutos fuera de la sangre y hacia una nefrona. Las variaciones en permeabilidad a lo largo de las partes tubulares de la nefrona determinan si los componentes del filtrado regresan a la sangre o abandonan al cuerpo en la orina.

### Filtración glomerular

La presión sanguínea generada por el latido del corazón lleva a la **filtración glomerular**, el primer paso en la formación de la orina (figura 37.9 y figura 37.10 1). Cerca de 20 por ciento del fluido que va hacia el glomérulo sale a través de los espacios en las paredes capilares dentro de la cápsula de Bowman. En conjunto, las paredes capilares glomerulares y la pared interna de la cápsula de Bowman funcionan como un filtro para la sangre. Las proteínas del plasma, las células sanguíneas y las plaquetas no pueden pasar a través del filtro, sino que permanecen en la sangre y dejan el glomérulo a través de la arteriola eferente. El plasma libre de proteínas que entra a la cápsula de Bowman se convierte en el filtrado que entra al túbulo proximal.

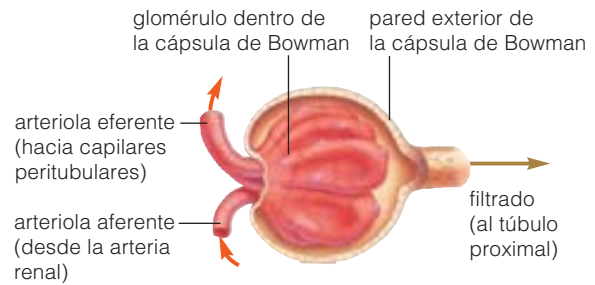
### Reabsorción tubular

De hecho, sólo una pequeña fracción de filtrado termina en la orina. La **reabsorción tubular** regresa a la sangre la mayor parte del agua y solutos. La reabsorción empieza en el túbulo proximal 2, donde el transporte de proteínas mueve los iones de sodio ( $\text{Na}^+$ ), los iones de cloro ( $\text{Cl}^-$ ), los iones de potasio ( $\text{K}^+$ ), la glucosa y otros nutrientes a través de la pared del túbulo y dentro de los capilares peritubulares. El agua sigue por ósmosis estos solutos, por lo que se mueve en la misma dirección.

La mayor parte del agua y los nutrientes se reabsorben desde el túbulo proximal, pero la reabsorción ocurre a lo largo del túbulo renal completo. La reabsorción tubular regresa cerca de 99 por ciento del agua filtrada dentro de la cápsula de Bowman hacia la sangre. Regresa toda la glucosa y los aminoácidos, al igual que la mayoría de los iones de sodio, los iones de cloro y los iones de bicarbonato.

### Secreción tubular

La **secreción tubular** es el movimiento de sustancias desde la sangre en los capilares peritubulares hacia el filtrado 3. Las proteínas de la membrana en las paredes de los capilares peritubulares llevan sustancias al fluido intersticial, y a partir de ahí cruzan el epitelio del túbulo renal y entran al filtrado. Las sustancias secretadas incluyen iones de hidrógeno ( $\text{H}^+$ ), iones de potasio ( $\text{K}^+$ ) y los productos de desecho de las moléculas orgánicas extrañas, como drogas, aditivos de la comida y pesticidas.



**Figura 37.9** Filtración glomerular. La formación de la orina comienza cuando la presión sanguínea fuerza al plasma libre de proteínas fuera de los capilares glomerulares y hacia la cápsula de Bowman.

### Concentración de la orina

Bebe refresco todo el día y tu orina va a estar diluida; duermes ocho horas y va a estar concentrada. Sin embargo, aun la orina más diluida tiene muchos más solutos que el plasma o el típico fluido intersticial.

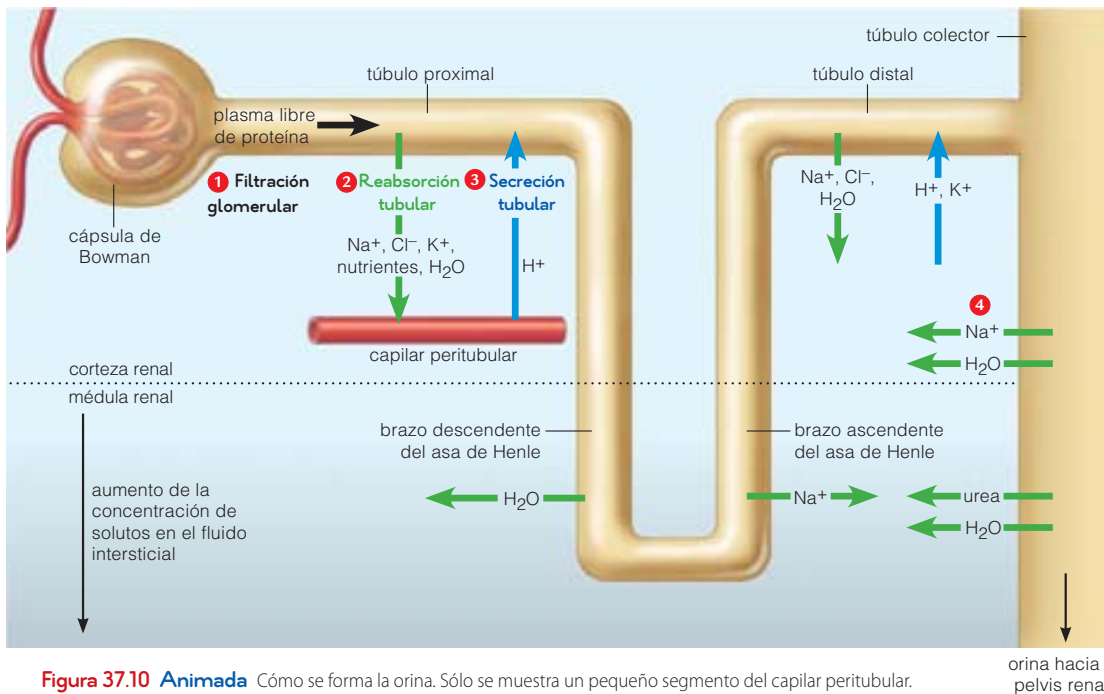
Para que el agua se desplace fuera de la nefrona por ósmosis, el fluido intersticial que rodea a la nefrona debe ser más salado que el filtrado dentro de éste. La concentración de solutos en el fluido intersticial es constante a través de la corteza, pero aumenta con la distancia dentro de la médula.

El asa de Henle lleva filtrado hacia la médula y de regreso a la corteza. Los brazos ascendentes y descendentes del asa difieren en sus permeabilidades de agua y sodio. El brazo descendente del asa es permeable al agua, pero no al sodio. El brazo ascendente del asa es impermeable al agua y bombea sal dentro del fluido intersticial.

Una alta concentración de solutos en el fluido intersticial conduce al agua fuera del filtrado al ir fluyendo a través del asa descendente de Henle. Entonces, los iones son llevados hacia afuera del filtrado al fluir a través del asa ascendente. Estos iones que dejan el asa ascendente contribuyen a la alta concentración de solutos en el fluido intersticial.

El filtrado que entra al túbulo distal está menos concentrado que el fluido corporal normal. El túbulo distal envía este filtrado al túbulo colector. Al igual que el asa de Henle descendente, este túbulo se extiende abajo hacia la médula. En la parte más baja de la médula, la urea es bombeada hacia afuera del túbulo colector, contribuyendo a la alta concentración de solutos del fluido intersticial. Al ir descendiendo la orina a través del túbulo colector, la concentración incrementada de solutos del fluido intersticial alrededor del túbulo expulsa el agua por ósmosis.

El cuerpo puede ajustar cuánta agua es reabsorbida en los túbulos distales y los túbulos colectores. Cuando se necesita conservar agua, los túbulos distales y los túbulos colectores se vuelven más permeables al agua, por lo que sale una menor cantidad en la orina. Cuando el cuerpo necesita deshacerse del exceso de agua, el túbulo distal y los túbulos colectores se vuelven menos permeables al agua y la orina se mantiene diluida.



- 1 Filtración glomerular**  
El plasma libre de proteínas se fuerza hacia fuera de los capilares glomerulares por la presión sanguínea que entra a la cápsula de Bowman.
- 2 Reabsorción tubular**  
Iones esenciales, nutrientes, agua y algo de urea en el filtrado regresan a la sangre. Las flechas verdes indican la reabsorción.
- 3 Secreción tubular**  
Los desechos y el exceso de iones son movidos desde la sangre hacia el filtrado mediante eliminación en la orina. Las flechas azules indican la secreción.
- 4** Las hormonas que alteran la permeabilidad de los túbulos distal y colector ajustan la concentración de orina. La aldosterona aumenta la reabsorción de  $\text{Na}^+$ , y el agua continúa por ósmosis. La hormona antidiurética aumenta directamente la reabsorción de agua.

**Figura 37.10 Animada** Cómo se forma la orina. Sólo se muestra un pequeño segmento del capilar peritubular.

» **Adivina:** ¿Qué proceso mueve el  $\text{H}^+$  de los capilares peritubulares hacia el túbulo distal?

Respuesta: La secreción tubular

## Efectos hormonales en la formación de orina

Cuando el cuerpo tiene muy poca agua, la concentración de  $\text{Na}^+$  en la sangre se eleva y la presión sanguínea disminuye. Estos cambios disparan la secreción de hormonas que concentran la orina.

El aumento en la concentración de  $\text{Na}^+$  causa que el hipotálamo le ordene a la glándula pituitaria que secrete **hormona antidiurética** (ADH, por sus siglas en inglés). La ADH hace a los túbulos distales y a los túbulos colectores más permeables al agua. Como resultado, se reabsorbe más agua y la orina se vuelve más concentrada.

Cuando la presión de la sangre disminuye, las células en las paredes de las arteriolas, que llevan la sangre a las nefronas, liberan la enzima renina. La renina empieza una cadena de reacciones que tarde o temprano producen una secreción de **aldosterona** por las glándulas suprarrenales. Esta hormona hace a los túbulos distales y a los túbulos colectores más permeables al  $\text{Na}^+$  **4**.

**aldosterona** Hormona adrenal que hace a los túbulos del riñón más permeables al sodio; estimula la reabsorción de sodio, que hace que haya más reabsorción de agua y orina más concentrada.

**filtración glomerular** Plasma libre de proteína que es forzado a salir de los capilares glomerulares por la presión de la sangre y entrar a la cápsula de Bowman.

**hormona antidiurética** Hormona pituitaria que estimula la reabsorción de agua y, por lo tanto, regula la concentración de orina.

**reabsorción tubular** Sustancias que se desplazan desde el filtrado adentro del túbulo del riñón hacia los capilares peritubulares.

**secreción tubular** Sustancias que salen de los capilares peritubulares y entran al filtrado en los túbulos del riñón.

Como resultado, más  $\text{Na}^+$  es reabsorbido, más agua continúa por ósmosis y la orina se vuelve más concentrada.

El péptido natriurético atrial (ANP, por sus siglas en inglés) es una hormona que hace a la orina más diluida al inhibir la secreción de aldosterona. Las células musculares en el atrial del corazón liberan ANP cuando un volumen alto de sangre causa que las paredes atriales se estiren.

La hormona paratiroidea (PTH, por sus siglas en inglés) regula el nivel de calcio en la sangre, en parte al ajustar la cantidad de calcio excretado en la orina. Cuando el nivel de calcio disminuye, la PTH actúa en el riñón para aumentar la reabsorción de este ion esencial.

## Para repasar en casa ¿Cómo se forma y se concentra la orina?

- » Durante la filtración glomerular, la presión generada por los latidos del corazón lleva agua y solutos hacia fuera de los capilares glomerulares y hacia adentro de los túbulos del riñón.
- » En la reabsorción tubular, el agua, algunos iones, la glucosa y otros solutos salen del filtrado y regresan a la sangre en los capilares peritubulares.
- » En la secreción tubular, los transportadores llevan urea,  $\text{H}^+$  y  $\text{K}^+$  desde los capilares peritubulares hacia la nefrona para su excreción.
- » El flujo del filtrado a través del asa de Henle establece un gradiente de concentración en el fluido intersticial; este fluido se hace más salado en la parte más profunda de la médula.
- » La concentración final de la orina depende de cuánta agua fluye hacia fuera del túbulo distal y del túbulo colector. Las hormonas afectan la concentración de orina por sus efectos en la permeabilidad de estos túbulos.

- › Un riñón sano es suficiente para filtrar la sangre y regular el contenido de fluidos en el cuerpo. Desafortunadamente, las fallas en ambos riñones son comunes.
- ◀ Vínculo a Destino de los compuestos absorbidos 36.9

### Causas de las fallas del riñón

La gran mayoría de los problemas renales se elevan como complicaciones de la diabetes mellitus o de la presión sanguínea alta. Estos trastornos dañan los vasos sanguíneos pequeños, incluyendo los capilares que interactúan con las nefronas. Algunas personas están genéticamente predispuestas a infecciones o condiciones que dañan los riñones. Los riñones también fallan después de filtrar plomo, arsénico, pesticidas u otras toxinas de la sangre. Las altas dosis repetidas de aspirina y otros fármacos pueden también dañarlos.

Las dietas altas en proteínas fuerzan a los riñones a trabajar tiempo extra para eliminar el exceso de urea. Tales dietas también aumentan el riesgo de cálculos en el riñón. Estos depósitos endurecidos se forman cuando el ácido úrico, el calcio y otros desechos se asientan fuera de la orina y se juntan en la pelvis renal. La mayoría de los cálculos del riñón son arrastradas en la orina, pero algunas veces una se atora en el uréter o en la uretra causando un dolor intenso. Un cálculo que bloquee el paso de la orina eleva el riesgo de infecciones y daño en el riñón.

La función renal se mide en términos de la tasa de filtración a través de los capilares glomerulares. La falla del riñón ocurre

cuando la tasa de filtración desciende a la mitad. La falla en ambos riñones puede ser fatal porque los desechos se forman en la sangre y en el fluido intersticial. El pH se eleva y cambia en las concentraciones de otros iones, más notablemente en  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$ , interfiriendo con el metabolismo.

### Tratamiento de las fallas renales

La diálisis del riñón puede restablecer el balance adecuado de los solutos en una persona con falla renal. La “diálisis” se refiere al intercambio de solutos a través de una membrana semipermeable entre dos soluciones. Con la hemodiálisis, una máquina de diálisis se conecta a los vasos sanguíneos del paciente (figura 37.11A). La máquina bombea la sangre del paciente a través de tubos semipermeables sumergidos en una solución tibia de sales, glucosa y otras sustancias. Cuando la sangre fluye a través de los tubos, los desechos disueltos en la sangre se difunden y las concentraciones de solutos regresan a los niveles normales. La sangre, con sus solutos balanceados ya limpios, regresa al cuerpo del paciente. Una persona suele recibir hemodiálisis tres veces a la semana en un centro de diálisis para pacientes externos. En contraste, la diálisis peritoneal puede hacerse en casa. Cada noche, la solución de diálisis es bombeada hacia adentro en la cavidad abdominal del paciente (figura 37.11B). Los desechos difunden a través del revestimiento peritoneal hacia el fluido, el cual es vaciado a la mañana siguiente. De este modo, este recubrimiento corporal sirve como la membrana de diálisis.

La diálisis del riñón puede mantener con vida a una persona durante un episodio de falla renal temporal. Cuando el daño del riñón es permanente, la diálisis debe continuarse por el resto de la vida de una persona o hasta que un donante de riñón esté disponible para una cirugía de trasplante.

Cada año, en Estados Unidos, cerca de 12 000 personas son receptoras de trasplantes de riñón. Más de 40 000 siguen en una lista de espera porque hay un déficit de riñones donados. La Fundación Nacional de Riñón estima que cada día 17 personas mueren por fallas renales mientras esperan un trasplante. La mayoría de los riñones para trasplante proviene de donantes fallecidos, pero el número de donantes vivos está creciendo. Un riñón es bastante para mantener la buena salud, así que los riesgos para un donante vivo se refieren básicamente a la cirugía, a menos que falle el riñón restante del donador.

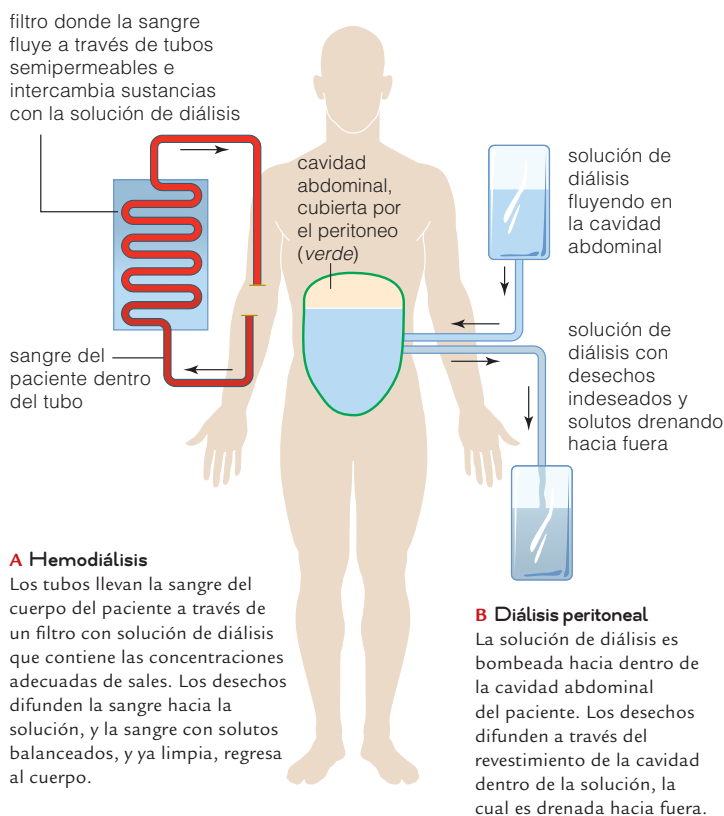


Figura 37.11 Animada Dos tipos de diálisis de riñón.

### Para repasar en casa ¿Qué causa las fallas en el riñón y cómo afecta a la salud?

- › La mayoría de las fallas del riñón ocurren como una complicación de la diabetes o de la presión sanguínea alta. Los cálculos en el riñón, las infecciones y las reacciones a los fármacos son causas menos comunes.
- › Las fallas en el riñón no tratadas son fatales. La diálisis puede mantener viva a una persona con fallas renales, pero ésta debe continuarse hasta que la persona muera o reciba un trasplante de riñón.



## 37.6 Pérdida y ganancia de calor

► Ahora vamos a ver otro aspecto importante de la homeostasis. ¿Cómo mantiene el cuerpo el centro de su medio interno dentro de un rango tolerable de temperatura?

◀ Vínculos a Propiedades del agua 2.5, Características de los amniotas 24.5

### Cambios en la temperatura central

La temperatura central del cuerpo de un animal se eleva cuando aumenta el calor del ambiente o del metabolismo. Un cuerpo tibio va a alejarse del calor yendo hacia ambientes frescos. La temperatura central se estabiliza cuando la tasa de pérdida de calor es igual a la tasa de ganancia y producción de calor. El contenido de calor de cualquier animal complejo depende de un balance entre pérdidas y ganancias:

$$\text{cambio en el calor corporal} = \text{calor producido} + \text{calor ganado} - \text{calor perdido}$$

Se gana o se pierde calor en la superficie del cuerpo mediante los procesos de radiación, conducción, convección y evaporación.

La radiación térmica es una emisión de calor hacia el espacio alrededor de un objeto tibio. La radiación de la energía del sol calienta a los animales. También la actividad metabólica produce calor, el cual irradia del cuerpo. Un humano normal en descanso produce tanto calor como un foco de 100 watts.

En la conducción, el calor se transfiere entre objetos en contacto directo uno con otro. Un animal pierde calor cuando descansa sobre objetos más frescos que él. Si contacta con objetos que están más calientes, el animal ganará calor.

En la convección, el aire o el agua en movimiento transfieren calor. El calor mueve hacia abajo un gradiente térmico entre el cuerpo y el aire o el agua más frescos cerca de él. El aire o el agua calentados se mueven constantemente lejos del cuerpo, por lo que el gradiente térmico se mantiene alto.

En la evaporación, el consumo de energía calorífica convierte una sustancia de líquido en gas. La evaporación de agua de la superficie del cuerpo, lo enfría (sección 2.5). La pérdida de calor evaporado aumenta con el aire seco y la brisa; la alta humedad y el aire quieto bajan la pérdida de calor evaporado.

### ¿Endotermo? ¿Ectotermo? ¿Heterotermo?

Peces, anfibios y reptiles son **ectotermos**, lo que significa “que se calientan desde fuera”. Se ajustan conductualmente para elevar o bajar la temperatura del exterior. La mayoría tienen tasas metabólicas bajas y poco aislamiento térmico. Una serpiente de cascabel (figura 37.12A) es un ejemplo. Cuando a la serpiente le da frío, se asolea. Cuando tiene calor, se mueve hacia la sombra.

**ectotermo** Animal que controla su temperatura interna al alterar su conducta; por ejemplo, un pez o una lagartija.

**endotermo** Animal que controla su temperatura interna al ajustar su metabolismo; por ejemplo, un ave o un mamífero.

**heterotermo** Animal que mantiene su temperatura produciendo calor metabólico algunas veces, o bien permitiendo a su temperatura fluctuar con el ambiente.



A Serpiente de cascabel, un ectotermo.

B Un pájaro piñonero, un endotermo.

Figura 37.12 Dos tipos de termorregulación.

La mayoría de las aves y los mamíferos son **endotermos**, lo que quiere decir “calentados desde adentro”. Cuando la temperatura exterior baja, un endotermo puede aumentar su producción de calor metabólico para mantener estable la temperatura central del cuerpo. La capacidad para regular la producción metabólica de calor les permite a los endotermos mantenerse activos en un rango más amplio de temperaturas externas que las propias. La piel, la grasa o las plumas sirven como aislamiento que minimiza la transferencia de calor (figura 37.12B).

Los ectotermos tienen una ventaja selectiva en climas cálidos, porque no tienen que gastar tanta energía como los endotermos para mantener su temperatura central. Pueden dedicar más energía a la reproducción y otras tareas. En regiones frescas o frías, los endotermos tienen un margen selectivo porque pueden mantenerse activos por más tiempo. El Ártico tiene 130 especies de mamíferos y 280 especies de aves, pero sólo unas cuantas especies de reptiles.

Algunas aves y mamíferos son **heterotermos**. Mantienen una temperatura central constante por algún tiempo, pero permiten que su temperatura cambie en otro momento. Por ejemplo, los colibríes tienen unas tasas metabólicas muy altas cuando se proveen de néctar durante el día. En la noche, la actividad metabólica desciende, por lo que la mayor parte del cuerpo del ave puede enfriarse casi tanto como su ambiente.

### Para repasar en casa ¿Cómo regulan los animales su temperatura corporal central?

- Los animales pueden ganar o perder calor del ambiente. También pueden generar calor por reacciones metabólicas.
- Los peces, los anfibios y la mayoría de los reptiles son ectotermos que ajustan su temperatura corporal mediante una conducta que facilita intercambios de calor con el ambiente.
- Las aves y los mamíferos son endotermos que mantienen su temperatura corporal variando su producción de calor metabólico.

## 37.7 Regulación de la temperatura en mamíferos

- › La mayoría de los mamíferos no pueden tolerar cambios extremos en la temperatura corporal. Varios mecanismos de retroalimentación aseguran que la temperatura central se mantenga dentro de límites seguros.
- ◀ Vínculos a Retroalimentación negativa 28.9, Termorreceptores 30.2

El hipotálamo, en el cerebro, interactúa con los órganos a través de todo el cuerpo para mantener la temperatura corporal central mediante una respuesta de retroalimentación negativa (sección 28.9). El hipotálamo recibe un aporte de los termorreceptores en la piel o adentro del cuerpo. Cuando la temperatura se desvía de un punto de equilibrio, el hipotálamo envía respuestas que regresan la temperatura a ese punto. Cuando la temperatura regresa a ese punto, el hipotálamo percibe el cambio y deja de enviar respuestas.

### Reacciones al estrés por calor

La alta temperatura externa y la producción de calor metabólico por el músculo esquelético pueden elevar la temperatura central. Cuando un mamífero tiene mucho calor, el hipotálamo emite órdenes para la vasodilatación periférica: aumenta el diámetro de los vasos sanguíneos en la piel. Más sangre fluye hacia la piel y libera más calor metabólico que puede consumirse en el ambiente (tabla 37.1).

Otra reacción al estrés por calor es la pérdida de calor por evaporación, que ocurre en las superficies respiratorias húmedas y a través de la piel. De esta manera, los animales que sudan pierden algo de agua. Por ejemplo, los humanos y otros mamíferos tienen glándulas sudoríparas que liberan agua y solutos a través de los poros en la superficie de la piel (figura 37.13). Un ser humano adulto de talla promedio tiene 2.5 millones o más de glándulas sudoríparas. Por cada litro de sudor producido, cerca de 600 kilocalorías de energía de calor salen del cuerpo a través de la pérdida de calor por evaporación.

El goteo de sudor por la piel disipa poco calor. El sudor sólo te refresca si se evapora de tu piel. En días húmedos, la tasa de evaporación disminuye, por lo que el sudor es menos efectivo para enfriar el cuerpo.

No todos los mamíferos sudan. Muchos babean, lamen su piel o jadean para acelerar el enfriamiento. “Jadear” se refiere a la respiración



**Figura 37.13 Animada** Reacción humana al sudor. Todos los primates pueden sudar, pero los humanos tienen un gran número de glándulas sudoríparas.

superficial y rápida. Ésta incrementa la pérdida de agua por evaporación del tracto respiratorio, la cavidad nasal, la boca y la lengua.

Algunas veces el aumento del flujo de la sangre periférica y la pérdida de calor por evaporación no son suficientes para combatir el estrés por calor, y ocurre la hipertermia. La temperatura corporal humana superior a 41.5 °C (105 °F) es peligrosa.

¿Qué hay acerca de la fiebre? Recuerda la sección 34.4, en la que vimos que la fiebre por sí misma no es una enfermedad. Es una de las respuestas a las infecciones. Cuando se activa por una amenaza, los macrófagos liberan moléculas señalizadoras que estimulan parte del cerebro para secretar prostaglandinas. Estas moléculas señalizadoras locales provocan que el hipotálamo le permita a la temperatura central aumentar un poco por arriba de su punto de equilibrio. El aumento hace que el cuerpo sea menos vulnerable a los patógenos y dispara la respuesta inmune. Generalmente, el hipotálamo no permite que la temperatura central se eleve más de 41.5 °C (105 °F). Cuando la fiebre excede ese punto o dura más de unos cuantos días, la condición que la está causando puede ser una amenaza para la vida, por lo que es esencial la intervención médica.

### Reacción al estrés por frío

Distribuir selectivamente el flujo de sangre, esponjar el pelo o la piel y tiritar, ayuda a los mamíferos a reaccionar al frío. Algunos termorreceptores en la piel le indican al hipotálamo cuándo se enfría el ambiente, entonces el hipotálamo contrae el músculo suave en las arteriolas que envían sangre a la piel. Cuando las arteriolas en la piel se constriñen, menos calor metabólico alcanza la superficie corporal. Cuando tus dedos de las manos o de los pies se enfrían, toda la sangre, excepto 1 por ciento que usualmente fluiría a la piel, se desvía a otras regiones del cuerpo. Al mismo tiempo, las contracciones musculares hacen que el pelo o la piel se ericen. Esta reacción crea una capa de aire quieto cerca de la

**Tabla 37.1** Comparativo del estrés por frío y calor

Estímulo	Reacciones principales	Efectos
Estrés por calor	Vasodilatación extendida en la piel; ajustes del comportamiento; en algunas especies, sudoración, jadeo	Disipación del calor del cuerpo
	Disminuye la acción muscular	Disminución de la producción de calor
Estrés por frío	Vasoconstricción extendida en la piel; ajustes del comportamiento (por ejemplo, minimizar la superficie corporal expuesta)	Conservación del calor corporal
	Incrementa la acción muscular; tiritar; producción de calor no tiritante	Aumento de la producción de calor



**Figura 37.14** Muerte por hipotermia. En 1912, el *Titanic* chocó contra un iceberg inmenso en su primer viaje. Le tomó cerca de 2 horas y media para hundirse, los barcos de rescate arribaron antes de que se hundiera por completo. Aun así, murieron 1517 personas. Muchos murieron en los botes o mientras flotaban con los chalecos salvavidas. La hipotermia acabó con sus vidas.

**Tabla 37.2** Impacto del aumento en estrés por frío

Temperatura central	Reacciones fisiológicas
36–34 °C (cerca de 95 °F)	Respuesta de tiritar; respiración más rápida; la vasoconstricción periférica aleja la sangre de la superficie corporal. Mareo y náusea.
33–32 °C (cerca de 91 °F)	Termina reacción de tiritar. El rendimiento del calor metabólico disminuye.
31–30 °C (cerca de 86 °F)	La capacidad para el movimiento voluntario se pierde, se inhiben los reflejos oculares y de tendones. Pérdida de la conciencia. La acción del músculo cardíaco se vuelve irregular.
26–24 °C (cerca de 77 °F)	Se establece la fibrilación ventricular. (sección 33.10). Lo siguiente es la muerte.

piel y ayuda a reducir la pérdida de calor por convección y radiación. Minimizar la superficie expuesta del cuerpo también puede impedir la pérdida de calor, como cuando los oseznos polares se arrian a la madre y se acurrucan.

Con una exposición prolongada al frío, el hipotálamo ordena a los músculos esqueléticos contraerse de 10 a 20 veces por segundo. Aunque esta **reacción de tiritar** aumenta la producción de calor metabólico, tiene un alto costo de energía.

El **tejido adiposo café** ayuda a muchos mamíferos a calentarse en un ambiente frío. Este tejido tiene mitocondrias que liberan energía en forma de calor, en lugar de almacenarlo en ATP. El resultado

**producción de calor para no tiritar** Mecanismo generador de calor del tejido adiposo café; la energía es liberada como calor, en vez de almacenarse como ATP.

**reacción de tiritar** Reacción al frío; las contracciones rítmicas de los músculos generan calor metabólico.

**tejido adiposo café** Tejido adiposo que responde al calor liberando energía como calor, en lugar de utilizarla para generar ATP.

## La verdad en un tubo de ensayo (una vez más)

Los solutos y los nutrientes que el cuerpo necesita son reabsorbidos desde el filtrado en los túbulos renales. Los fármacos solubles al agua y las toxinas no se reabsorben generalmente, por lo que terminan en la orina.

Qué tan rápido van a eliminar los riñones una sustancia de la sangre depende en parte de la eficiencia de los riñones, la cual varía con la edad y la salud. Un fármaco se elimina del cuerpo de una persona saludable de 35 años cerca del doble de rápido que alguien sano de 85 años.



**¿Cómo votarías?** ¿Se debería permitir a los empleadores requerir a los empleados potenciales que pasaran una prueba de orina como condición para obtener un empleo? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

es una **producción de calor para no tiritar**. En los bebés, el tejido adiposo café ocupa 5 por ciento del peso corporal. Cuando una persona envejece, disminuye la cantidad de su tejido adiposo café, pero algo se queda alrededor del cuello y del pecho. La exposición al frío aumenta la secreción de la hormona tiroidea, que se une al tejido adiposo café y estimula la producción de calor para no tiritar. Esta reacción se deteriora en personas con hipotiroidismo, porque al producir poca hormona tiroidea no pueden aumentar su producción de calor para no tiritar. Como resultado, tienden a sentir frío más a menudo que el resto de las personas. También tienden a ser pesados porque la producción de calor para no tiritar no quema muchas calorías.

La hipotermia ocurre cuando los mecanismos normales para mantener la temperatura central fallan y la caída de la temperatura interrumpe la función normal. En los seres humanos, una disminución de la temperatura corporal de 95 °F (35 °C) daña la actividad cerebral. Tambalearse, mascullar y actuar torpemente son síntomas de inicio de hipotermia. La hipotermia grave causa pérdida de la conciencia, interrumpe el ritmo cardíaco y puede ser fatal (**figura 37.14** y **tabla 37.2**).

### Para repasar en casa ¿Cómo regulan los mamíferos su temperatura central?

- › Los cambios de temperatura son detectados por termorreceptores que envían señales a un centro de integración en el hipotálamo.
- › Este centro sirve como termostato del cuerpo y requiere de ajuste para mantener la temperatura central.
- › Los mamíferos combaten el estrés por calor al extender la vasodilatación periférica en la piel y la pérdida de agua por evaporación.
- › Los mamíferos combaten el estrés por frío a través de la vasoconstricción en la piel, ajustes del comportamiento, actividad muscular aumentada, tiritar y la producción de calor para no tiritar.



## Resumen



**Sección 37.1** La composición de la orina ofrece información acerca de la salud. Los fármacos entran en la sangre, se descomponen y son filtrados a través de los riñones. Las sustancias descompuestas terminan en la orina.



**Sección 37.2** El plasma y el fluido intersticial son los principales componentes del fluido extracelular (FEC). Mantener el volumen y la composición del FEC es un aspecto esencial de la homeostasis. Los organismos deben balancear los solutos y la ganancia del fluido con los solutos y la pérdida del fluido. También deben eliminar los desechos metabólicos, como el **amoníaco**, producidos por la descomposición de las proteínas y los ácidos nucleicos.

Los animales enfrentan diferentes retos en diferentes hábitats. Los que viven en el agua ganan o pierden agua por ósmosis. En la tierra, el reto principal es evitar la deshidratación. Insectos y reptiles (incluyendo aves) conservan agua convirtiendo el amoníaco en **ácido úrico**, cristales que pueden ser eliminados con muy poca agua. Los mamíferos excretan **urea** disuelta en mucha agua. Todos los vertebrados tienen un par de **riñones** que filtran la sangre y producen **orina**.



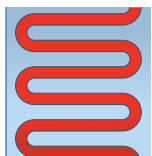
**Sección 37.3** Un par de **uréteres** llevan la orina desde los riñones hasta una **vejiga urinaria** muscular que la almacena hasta que es expulsada a través de la **uretra**. Orinar es un reflejo, pero puede ser anulado por un control voluntario.

Un riñón tiene más de un millón de **nefronas**, pequeños túbulos que interactúan con los capilares para filtrar la sangre y formar la orina. La **cápsula de Bowman**, en la corteza renal, es el inicio del túbulo del riñón. Recibe el fluido filtrado desde los capilares permeables del **glomérulo**. El fluido filtrado continúa a través de un **túbulo proximal**, el **asa de Henle** que recorre la médula renal y un **túbulo distal**, que drena en el **túbulo colector**. Todos los túbulos colectores vierten su contenido dentro de la pelvis renal. Los **capilares peritubulares** se localizan cerca de los túbulos renales e intercambian sustancias con ellos.



**Sección 37.4** La formación de orina comienza cuando la **filtración glomerular** coloca el plasma libre de proteína dentro del túbulo renal. La mayor parte del agua y los solutos se regresan a la sangre por **reabsorción tubular**. Las sustancias que no son reabsorbidas y las sustancias añadidas al filtrado por la **secreción**

**tubular** terminan en la orina. Las hormonas regulan la concentración y la composición de la orina. La **hormona antidiurética** hace a los túbulos más permeables al agua, por lo que ésta es más reabsorbida y la orina está más concentrada. La **aldosterona** aumenta la reabsorción de sodio. El agua sigue al sodio dentro de la sangre, por lo que la aldosterona concentra la orina indirectamente.



**Sección 37.5** Los riñones pueden dañarse por enfermedades crónicas, factores genéticos, infecciones o el uso de fármacos. Cuando los riñones fallan, se requiere de una diálisis frecuente o de un trasplante para seguir con vida.



**Sección 37.6** Todos los animales producen calor metabólico. Para mantener la temperatura central, la ganancia de calor por el metabolismo y la absorción desde el ambiente deben balancear la pérdida de calor hacia el ambiente.

Para los **ectotermos**, como los reptiles, la temperatura central depende más de los intercambios de calor con el ambiente que de cualquier calor metabólico. Estos animales controlan la temperatura central principalmente por modificaciones en el comportamiento.

Para los **endotermos** (la mayoría de aves y mamíferos), una alta tasa metabólica es la fuente primaria de calor. Los endotermos regulan su temperatura central básicamente controlando la producción y la pérdida del calor metabólico.

Los **heterotermos** controlan parte del tiempo su temperatura central, y le permiten fluctuar con la temperatura ambiental en otras ocasiones.



**Sección 37.7** En los mamíferos, el hipotálamo es el principal centro de control para la temperatura corporal. Recibe información de los termorreceptores y requiere respuestas del músculo suave en las arteriolas, las glándulas sudoríparas y otros efectores. La temperatura central se mantiene por respuestas del comportamiento, metabólicas y fisiológicas.

Un aumento en la temperatura corporal de los mamíferos induce a la dilatación de vasos sanguíneos en la piel. Sudar y jadear enfrían el cuerpo al aumentar la pérdida de calor por evaporación.

Una disminución en la temperatura corporal de los mamíferos causa constricción de los vasos sanguíneos de la piel, **tiritar**, la erección del pelo, plumas o piel, y un aumento en la **producción de calor de no tiritar** por parte del **tejido adiposo café**.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un pez de agua dulce obtiene la mayor parte de su agua por \_\_\_\_\_.
  - beber
  - comer alimento
  - ósmosis
  - conducción a través de las branquias
- La descomposición de \_\_\_\_\_ produce amoníaco.
  - carbohidratos
  - ácidos nucleicos
  - proteínas
  - b y c
- Insectos y aves excretan \_\_\_\_\_.
  - amoníaco
  - urea
  - ácido úrico
  - ácido nucleico
- La cápsula de Bowman, la parte inicial tubular de una nefrona, está localizada en \_\_\_\_\_.
  - la corteza renal
  - la médula renal
  - la pelvis renal
  - la arteria renal
- El fluido filtrado en la cápsula de Bowman fluye directamente dentro de \_\_\_\_\_.
  - la arteria renal
  - el túbulo proximal
  - el túbulo distal
  - el asa de Henle
- La presión sanguínea empuja el agua y a los pequeños solutos fuera de la sangre y dentro de las nefronas durante \_\_\_\_\_.
  - la filtración glomerular
  - la reabsorción tubular
  - la secreción tubular
  - a y c

## Actividades de análisis de datos

**Pesticidas y alimentos orgánicos** Un alimento que lleve la etiqueta de “orgánico” por parte del Departamento de Agricultura de Estados Unidos debe producirse sin emplear pesticidas, como malatión y clorpirifos, que los granjeros convencionales utilizan en el cultivo de frutas, vegetales y granos. Chensheng Lu, de la Universidad de Emory, utilizó la prueba de orina para averiguar si comer alimentos orgánicos afecta de manera significativa el nivel de residuos de pesticida en el cuerpo de un niño (figura 37.15). Lu recolectó muestras de orina de 23 niños y las analizó para encontrar metabolitos (sustancias descompuestas) de los pesticidas. Durante los primeros cinco días, los niños comieron su dieta estándar no orgánica. Los siguientes cinco días comieron versiones orgánicas de los mismos tipos de alimentos y bebidas. Después, en los cinco días finales, los niños regresaron a su dieta no orgánica.

- ¿Durante qué fase del experimento la orina de los niños contenía el nivel más bajo del metabolito de malatión?
- ¿Durante qué fase del experimento se detectó el máximo nivel de metabolitos de clorpirifos?
- Los riñones regresan la mayor parte del agua y los pequeños solutos a la sangre por medio de \_\_\_\_\_.
  - la filtración glomerular
  - la reabsorción tubular
  - la secreción tubular
  - a y b
- ¿Cuál de las siguientes sustancias es secretada dentro de los túbulos renales?
  - H<sup>+</sup>
  - glucosa
  - agua
  - proteína
- La hormona antiurética hace a los túbulos distales y los túbulos colectores más permeables a \_\_\_\_\_.
- \_\_\_\_\_ puede mantener con vida a las personas con fallas renales, pero esto no las puede curar.
- Une cada estructura con su función.

___ uréter	a. principio de una nefrona
___ cápsula de Bowman	b. envía la orina a la superficie del cuerpo
___ uretra	c. lleva la orina del riñón a la vejiga
___ túbulo colector	d. secreta ADH
___ glándula pituitaria	e. el objetivo de la aldosterona
- ¿Cuál de los siguientes es un endotermo?
  - un tiburón
  - una rana
  - un mono
  - una serpiente
- Une cada término con la descripción más adecuada.

___ endotermo	a. el ambiente determina la temperatura central
___ ectotermo	b. el metabolismo determina la temperatura central
___ convección	c. la transferencia de calor entre objetos que están en contacto directo
___ conducción	d. agua, corriente de aire, transfiere calor
___ radiación térmica	e. emisión de energía radial

Preguntas adicionales están disponibles en CENGAGENOW\*.

Fase de estudio	Número de muestras	Metabolito de malatión		Metabolito de clorpirifos	
		Mínimo (µg/litro)	Máximo (µg/litro)	Mínimo (µg/litro)	Máximo (µg/litro)
1. No orgánico	87	2.9	96.5	7.2	31.1
2. Orgánico	116	0.3	7.4	1.7	17.1
3. No orgánico	156	4.4	263.1	5.8	25.3

**Figura 37.15** Arriba, niveles de metabolitos (sustancias descompuestas) de malatión y clorpirifos en la orina de niños que fueron parte de un estudio sobre los efectos de una dieta orgánica. La diferencia en el nivel mínimo de metabolitos en las fases orgánicas e inorgánicas del estudio fue estadísticamente significativa. Derecha, etiqueta de alimento orgánico de la USDA.



- ¿Cambiar a una dieta orgánica baja la cantidad de residuos de pesticidas excretados por los niños?
- Aun en las fases no orgánicas de este experimento, los niveles más altos de metabolitos de pesticidas detectados estuvieron por debajo de los niveles dañinos. Conociendo esta información, ¿gastarías más para comprar alimentos orgánicos?

## Pensamiento crítico

- La rata canguro del desierto mostrada en la figura 37.6 excreta un pequeño volumen de orina en relación con su tamaño. Comparadas con una nefrona humana, las nefronas de la rata canguro tienen un asa de Henle que es proporcionalmente más larga. Explica cómo esto ayuda a la rata canguro a conservar el agua.
- Beber mucha agua puede ser peligroso. Cuando los maratonistas u otros atletas de resistencia sudan copiosamente y beben mucha agua, baja su nivel de sodio. La resultante “intoxicación por agua” puede ser fatal. ¿Por qué es tan importante mantener el balance de sodio?
- En hábitats fríos, los ectotermos son pocos y los endotermos a menudo muestran adaptaciones morfológicas al frío. Comparadas con especies cercanas que viven en áreas más templadas, los habitantes del frío tienden a tener menor dependencia. Además, los animales adaptados a climas fríos tienden a ser más grandes que las especies relacionadas que habitan en climas más templados. Por ejemplo, la especie de oso más grande es el oso polar, y el pingüino más grande es el pingüino emperador de la Antártica. Piensa en las transferencias de calor entre animales y su hábitat, y explica el porqué de apéndices pequeños y el tamaño total del cuerpo son ventajosos en lugares muy fríos.
- Beber alcohol inhibe la secreción de ADH. ¿Qué efecto tendrá sobre la permeabilidad de los túbulos renales al sodio beber una cerveza? ¿Y en la permeabilidad al agua?

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

- Sistema urinario humano; Orientación y estructura de una nefrona; Cómo se forma la orina.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

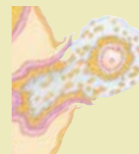
## Conceptos clave

En este capítulo continuaremos con la descripción de la reproducción sexual, comenzada en la sección 12.1. Describiremos los gametos y la fertilización (12.5). Repasaremos la diferenciación celular y los genes que influyen en ella (10.2, 28.1). Volveremos a hablar de las capas primarias del tejido (23.2), los huevos amnióticos (24.5) y la placenta de los mamíferos (28.8). También conoceremos más acerca de las hormonas (31.4, 31.10) y las moléculas de señalización local (31.2). También vamos a reconsiderar patógenos como el VIH (19.1).



### Formas de reproducción

Algunos animales se reproducen de manera asexual, pero la mayoría producen descendencia genéticamente variada por reproducción sexual. La fertilización interna ha evolucionado en muchos animales terrestres, mientras que la mayoría de los animales acuáticos liberan gametos en el agua. La yema suele contener nutrientes para el desarrollo de las crías.



### Órganos reproductores humanos

Los espermatozoides se forman en los testículos y los óvulos en los ovarios. Una serie de ductos envían los espermatozoides a la superficie del cuerpo. Los ovarios femeninos producen óvulos en un ciclo mensual. Su tracto reproductor está adaptado para recibir los espermatozoides y para sustentar las crías en desarrollo.



# 38 Reproducción y desarrollo

## 38.1 Nacimientos asombrosos

Una pareja que no puede concebir naturalmente intentará tener hijos mediante la **fertilización in vitro** (FIV), un tratamiento contra la infertilidad que combina un óvulo y un espermatozoide fuera del cuerpo. Después de la fertilización, el cigoto experimenta divisiones mitóticas que forman una esfera hueca de células llamada blástula, la cual puede implantarse en la matriz de una mujer para su desarrollo.

Louise Brown, la primera niña concebida por FIV, nació en 1976. En su tiempo, el público, la prensa y muchos científicos estaban consternados por los llamados “bebés de probeta”. Los científicos temían por la posibilidad de que este nuevo procedimiento produjera bebés con defectos genéticos y psicológicos. Los moralistas advirtieron sobre las implicaciones sociales de la manipulación de embriones humanos.

A pesar de las reservas iniciales, la FIV ha llegado a ser aceptada y practicada. La técnica ha hecho posible el nacimiento de más de 3 millones de niños alrededor del mundo. Los primeros bebés de probeta han llegado a la edad adulta y han tenido bebés propios.

Louise Brown está entre ellos. En el 2007, a la edad de 28 años, concibió y dio a luz un hijo saludable.

Un impacto negativo de la FIV ha sido el aumento de nacimientos múltiples. Los embriones concebidos por FIV no siempre alcanzan a desarrollarse, por lo cual los médicos suelen implantar varios embriones en el vientre de una mujer con la esperanza de que al menos uno sobreviva. Pero a veces se desarrollan varios, y las mujeres enfrentan los riesgos asociados a los embarazos múltiples. Comparadas con las mujeres que tendrán un solo hijo, tienen más probabilidad de abortar o de que los bebés nazcan muertos o antes de tiempo, mientras que los bebés están en riesgo de nacer con bajo peso y con defectos congénitos.

Algunas organizaciones profesionales han exhortado a los médicos especializados en fertilidad a limitar el número de embriones que colocan en el vientre de una mujer, pero algunas veces este consejo ha sido pasado por alto. En el 2009, Nadya Suleman dio a luz a octillizos después de que su médico le implantó seis embriones concebidos por FIV, dos de los cuales se dividieron, formando gemelos idénticos (figura 38.1). Suleman dio a luz nueve semanas antes de lo planeado, y todos los recién nacidos tuvieron bajo peso. Ella ya tenía seis niños concebidos por FIV, por lo que actualmente es madre de 14.



**Figura 38.1** Fertilización in vitro. *Página anterior*, los octillizos de Nadya Suleman fueron concebidos por FIV. *Arriba*, un especialista en fertilidad usa un micromanipulador para insertar espermatozoides humanos dentro de un óvulo. La pantalla de video muestra la vista a través del microscopio.

En este capítulo describiremos los detalles de la reproducción humana, incluyendo la tecnología que nos permite manipular la fertilidad. Conoceremos una de las más sorprendentes historias en la naturaleza, la reproducción y el desarrollo animal. ¿Cómo un individuo forma gametos que transmiten su legado genético a la siguiente generación? ¿Cómo un solo óvulo fertilizado se desarrolla en un cuerpo complejo con muchas clases de células especializadas? Las respuestas a estas preguntas surgirán a medida que conozcamos los procesos de desarrollo comunes a todos los animales.

**fertilización in vitro** Tecnología de reproducción asistida en la cual los óvulos y los espermatozoides se unen fuera del cuerpo.



### Comportamiento sexual humano

El coito une a los espermatozoides y a los óvulos haciendo posible la fertilización. Una variedad de métodos permite a las personas que se unen en el acto sexual preparar la fertilización. El coito también eleva el riesgo de infección por bacterias, virus y protozoarios transmitidos sexualmente.



### Principios del desarrollo

Los mismos procesos regulan el desarrollo de todos los animales. La división de un cigoto unicelular distribuye diferentes sustancias a distintas células. Estas células continúan manifestando diferentes genes principales que regulan la formación de partes del cuerpo en sitios particulares.



### Desarrollo humano

La segmentación humana forma el blastocisto que se implanta en el útero. Una placenta conecta el embrión en desarrollo con su madre. Los órganos se forman en el periodo embrionario, luego crecen y se vuelven funcionales en la etapa fetal. Durante el nacimiento, las contracciones uterinas expulsan al neonato.

## 38.2 Formas de reproducción animal

- A diferencia de otros sistemas orgánicos, el sistema reproductivo no es esencial para la supervivencia de un individuo. Sin embargo, es la clave para la transmisión de los genes que aseguran la supervivencia del linaje.
- ◀ Vínculo a Reproducción sexual 12.1

### Reproducción asexual

En la **reproducción asexual**, un solo individuo produce descendientes que son réplicas genéticas (clones) del progenitor e idénticos uno con otro. La reproducción asexual puede ser una ventaja en un ambiente estable donde la combinación de genes que hace al padre tener éxito es igualmente valiosa para sus descendientes.

Los invertebrados se reproducen mediante una variedad de mecanismos asexuales. En algunos de ellos, el nuevo individuo crece sobre el cuerpo de su progenitor, en un proceso llamado gemación. Por ejemplo, nuevos brotes de hidras crecen a partir de las ya existentes (figura 38.2A). En la fragmentación, una sección del progenitor se separa y se desarrolla en un nuevo animal. Muchos corales se reproducen por fragmentación. Algunos gusanos planos se reproducen por escisión transversal: el gusano se divide en dos, dejando una parte sin cabeza y una sin cola. Entonces, cada parte comienza a hacer crecer la parte que falta.

En algunos animales, las crías pueden desarrollarse a partir de huevos no fertilizados, un proceso llamado partenogénesis. Por ejemplo, una hembra del pulgón (un insecto succionador de plantas) puede parir diariamente varios clones pequeños. Algunos peces, anfibios, lagartijas y aves también pueden producir crías a partir de huevos no fertilizados. No se conoce a ningún mamífero que se reproduzca asexualmente por vía natural.

### Reproducción sexual

En la **reproducción sexual**, dos padres producen gametos haploides (óvulos y espermatozoides) que se combinan en la fertilización. Cada cría resultante tiene una combinación única de genes paternos y maternos.

Los organismos se reproducen sexualmente con costos genéticos y energéticos más altos que los que se reproducen asexualmente. En promedio, sólo la mitad de los genes de un padre reproductor sexual terminan en cada cría. Producir gametos tiene costos, y muchos animales gastan tiempo y energía para encontrar y cortejar a una pareja. ¿Qué beneficios compensan estos costos? La mayoría de los animales viven en lugares en los que los recursos y las amenazas cambian con el tiempo. En tales ambientes, puede ser ventajoso engendrar crías que difieren de ambos padres y unos de otros. Al reproducirse sexualmente, un padre aumenta la probabilidad de que algunas de sus crías tengan una combinación de alelos que se ajustan a los ambientes recién cambiados.

Muchos animales se reproducen asexualmente en condiciones favorables, pero optan por la reproducción sexual cuando las condiciones son otras. Por ejemplo, los afidios (pulgones) producen crías sexualmente cuando éstas tienen la probabilidad de dispersarse a nuevos ambientes. Esto ocurre en verano, cuando aumenta la población.

### Formación y fertilización de gametos

Algunos animales que se reproducen sexualmente producen tanto óvulos como espermatozoides; son **hermafroditas**. Los gusanos planos y algunos nemátodos son hermafroditas simultáneos, producen óvulos y espermatozoides al mismo tiempo y pueden



**A** Reproducción asexual en la hidra. Un nuevo individuo (izquierda) retoña a partir de un progenitor.

**B** Reproducción sexual en el mero rayado, un hermafrodita simultáneo. Cada pez pone huevos y también fertiliza los huevos de su compañero.

**C** Reproducción sexual en los elefantes. El macho inserta su pene dentro de la hembra. Los óvulos serán fecundados dentro del cuerpo materno y los descendientes serán alimentados por los nutrientes enviados en su corriente sanguínea.

**Figura 38.2** Ejemplos de reproducción animal.

fertilizarse a sí mismas. Las lombrices de tierra, los caracoles y las babosas son también hermafroditas simultáneos, pero necesitan una pareja, al igual que el mero, un pez marino (figura 38.2B). Durante un encuentro de acoplamiento, los meros toman turnos para donar y recibir espermatozoides. Otros peces son hermafroditas secuenciales, cambian de un sexo a otro durante el curso de su vida. Más comúnmente, los vertebrados tienen sexos separados que se mantienen fijos de por vida; cada individuo es macho o hembra.

La mayoría de los invertebrados acuáticos, peces y anfibios liberan gametos en el agua donde se combinan en la **fertilización externa**. En la fertilización interna, el espermatozoide fertiliza al óvulo dentro del cuerpo de la hembra (figura 38.2C). La **fertilización interna** ha evolucionado en la mayoría de los animales terrestres, incluyendo insectos y amniotas.

Después de la fertilización interna, una hembra puede depositar sus huevos en el ambiente o retenerlos dentro de su cuerpo por algún tiempo de su desarrollo. Los huevos de las aves se desarrollan fuera del cuerpo de la madre, así también lo hacen los huevecillos de la mayoría de los insectos (figura 38.3A). En muchos tiburones, víboras y lagartijas, los embriones se desarrollan mientras están encerrados en una bolsa dentro del cuerpo materno. Los huevos maduran dentro de la madre poco antes de parir crías bien desarrolladas (figura 38.3B).

### Alimentar a las crías en desarrollo

Un animal en desarrollo necesita nutrientes. La mayoría de los animales reciben los nutrientes de la **yema**, un fluido espeso rico en proteínas y lípidos depositados en el óvulo durante su formación. Sin duda has visto la yema de un huevo de gallina. La cantidad de yema en un huevo de ave varía según el tiempo que tarde en salir del cascarón. Los kiwis tienen el período más largo de incubación entre todas las aves (11 semanas). Sus huevos tienen cerca de dos tercios de yema por volumen, mientras que un huevo de ave promedio tiene un tercio de yema.

Los mamíferos placentarios, incluyendo a los humanos, tienen óvulos casi sin yema. En su lugar está la **placenta**, un órgano que se forma durante el embarazo y permite el intercambio de sustancias entre la sangre de la madre y la de la cría en desarrollo (figura 38.3C). Los nutrientes en la sangre materna se difunden dentro de la sangre de la cría y sustentan su desarrollo.

**fertilización externa** Unión entre el espermatozoide y el óvulo liberados en el ambiente externo.

**fertilización interna** Una hembra retiene los óvulos en su cuerpo y los espermatozoides los fertilizan allí.

**hermafrodita** Animal que produce tanto óvulos como espermatozoides, ya sea de manera simultánea o en momentos diferentes de su vida.

**placenta** En los mamíferos placentarios, órgano que se forma durante el embarazo y permite la difusión de sustancias entre la corriente sanguínea de la madre y el embrión.

**reproducción asexual** Forma reproductiva mediante la cual las crías crecen a partir de un solo progenitor heredando sus genes.

**reproducción sexual** Forma reproductiva en la que las crías se originan de dos padres y heredan genes de ambos.

**yema** Sustancia nutricional en muchos óvulos/huevos de animales.



**A** Chinche depositando óvulos fertilizados (huevos) en una aguja de pino. La yema en los huevos proporciona nutrientes que van a mantener el desarrollo de las crías.



**B** El tiburón limón pariendo una cría que se desarrolló en su cuerpo. Las crías se nutrieron por la yema del huevo, no por su madre.



**C** Un alce examina su cría recién nacida. La placenta, el órgano que contuvo los nutrientes de la sangre materna que se difundieron en la sangre de la cría, es visible a la izquierda. Es expulsada cuando nace la cría.

**Figura 38.3** Cómo se nutren las crías en desarrollo.

### Para repasar en casa ¿Cómo se reproducen los animales?

- › Algunos animales producen copias genéticas de ellos mismos a través de la reproducción asexual. La mayoría se reproducen sexualmente, produciendo crías con combinaciones únicas de rasgos parentales. Algunos pueden reproducirse sexual y asexualmente.
- › Un animal sexualmente reproductivo puede producir óvulos y espermatozoides al mismo tiempo, producir ambos tipos de gametos en tiempos distintos, o producir siempre un solo tipo de gameto.
- › Los animales que viven en el agua a menudo tienen fertilización externa, pero los grupos terrestres fertilizan los óvulos dentro del cuerpo de la hembra.
- › La yema depositada durante la formación del huevo sustenta el desarrollo de la mayoría de los animales. En mamíferos placentarios, los nutrientes se difunden de la sangre materna a la de la cría en desarrollo.



## 38.3 Función reproductora masculina

- › El sistema reproductivo masculino produce testosterona y espermatozoides, y envía el semen hacia el tracto reproductivo femenino.
- ◀ Vínculos a Determinación del sexo humano 10.4, Formación del gameto 12.5, Hormonas sexuales 31.10

### Anatomía del aparato reproductor masculino

Los gametos se forman en los órganos reproductores primarios, o **gónadas**. Las gónadas masculinas humanas son el par de **testículos** que producen espermatozoides y secretan **testosterona**, la hormona sexual principal en los varones.

En el desarrollo temprano del embrión, los testículos descienden de su posición inicial en la cavidad abdominal suspendidos en el escroto, una bolsa de piel y músculo justo debajo de la cintura pélvica (figura 38.4). La contracción y la relajación del músculo liso en el escroto ajustan la posición de los testículos para protegerlos y evitar el sobrecalentamiento de las células productoras de espermatozoides. Estas células funcionan mejor cuando están por debajo de la temperatura corporal normal.

En la **pubertad**, la etapa del desarrollo en la cual los órganos sexuales maduran, los testículos crecen y comienza la producción de espermatozoides. El incremento de testosterona desarrolla los caracteres sexuales secundarios. Las cuerdas vocales se engrosan, haciendo la voz grave. Empieza a crecer el vello grueso en la cara y en el pecho, las axilas y la región púbica.

Una serie de ductos transportan los espermatozoides desde los testículos a la superficie del cuerpo. Los cilios empujan los espermatozoides recién formados desde un testículo hacia un ducto en espiral llamado **epidídimo**. Las secreciones de la pared del epidídimo ayudan a los espermatozoides a madurar. La parte final de cada epidídimo almacena espermatozoides maduros y está conectada con un **conducto deferente**. Los conductos deferentes son los más largos del tracto reproductor masculino. Cada uno lleva espermatozoides hacia un ducto eyaculatorio corto que lo conecta con la uretra. La uretra se extiende a través del pene hacia la superficie del cuerpo.

El **pene** es el órgano masculino de la cópula y también funciona en la micción. Tiene una cabeza redondeada (el glande) al final de un tallo más angosto. Las terminaciones nerviosas en el glande lo hacen muy sensible al tacto.

El prepucio, un tubo de piel retráctil, cubre al glande cuando un hombre no está sexualmente excitado. En Estados Unidos, a muchos varones les hacen la circuncisión cuando son pequeños. Este procedimiento quirúrgico opcional reduce el riesgo de contraer enfermedades de transmisión sexual, pero el procedimiento es doloroso y algunas complicaciones poco frecuentes requieren de una cirugía más detallada para evitar un deterioro de la función sexual.

Tres cilindros alargados de tejido esponjoso llenan el interior del pene. Cuando un varón está sexualmente excitado, la sangre fluye más rápido adentro que afuera del tejido esponjoso. La pre-

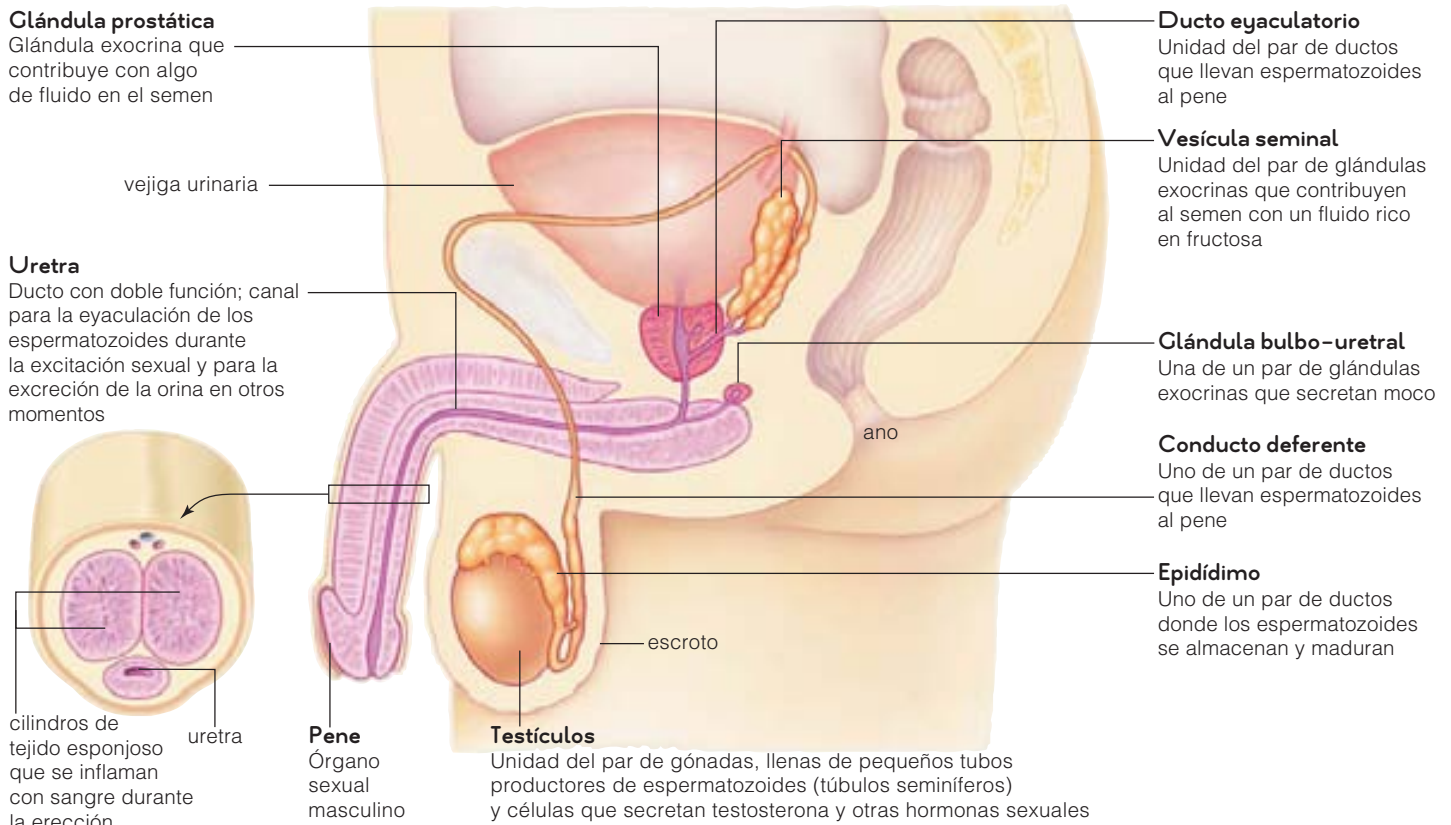


Figura 38.4 Animada Componentes y funciones del sistema reproductor humano masculino.

si3n del fluido crece y el pene, que normalmente est3 fl3cido, se vuelve duro y erecto.

Las secreciones de las gl3ndulas exocrinas que se vacían dentro de los ductos reproductores de los varones se unen a los espermatozoides para formar un fluido blanco y espeso llamado **semen**. Los espermatozoides representan menos de 5 por ciento del volumen del semen. Su principal componente es el fluido rico en fructosa, secretado por las vesículas seminales. Los espermatozoides usan la fructosa (un azúcar) como su fuente de energía. Las secreciones de la gl3ndula prostática, que rodea la uretra, son otras contribuyentes del volumen del semen. Cuando un hombre est3 sexualmente excitado, dos gl3ndulas bulbouretrales del tamaíno de un chícharo secretan un moco lubricante dentro de la uretra. Con una estimulación suficiente, el hombre eyacula (el semen es expulsado del cuerpo por medio de la contracci3n de los músculos lisos).

Al envejecer, muchos hombres desarrollan una próstata más grande que impide el flujo de la orina a trav3s de la uretra. En general, el engrandecimiento prostático no es peligroso, pero puede ser un signo de c3ncer prostático. Los doctores diagnostican c3ncer prostático por medio de análisis sanguíneos y de examen físico. Al insertar un dedo dentro del recto, un médico puede sentir la próstata adyacente y buscar protuberancias que puedan indicar c3ncer.

## Formaci3n de los espermatozoides

Aunque es más pequeíno que una pelota de golf, un testículo tiene **túbulos seminíferos** espirales que podrían tener la extensi3n de un campo de futbol si se estiraran (figura 38.5A). Las células secretoras de testosterona se agrupan en espacios entre los túbulos. Las células diploides germinales masculinas (espermatogonias) alinean la pared interna del túbulo (figura 38.5B). Estas células germinales diploides se dividen repetidamente por mitosis, y su descendencia se diferencia para convertirse en espermaticitos primarios **1**. La meiosis de los espermaticitos primarios produce espermátidas, o espermatozoides inmaduros **2, 3**. Las células de Sertoli dentro de los túbulos apoyan el desarrollo de los espermatozoides y ayudan a regular su producci3n.

Un espermatozoide maduro es una célula flagelada haploide (figura 38.5C). Usa el flagelo, o “cola”, para nadar hacia un óvulo. Las mitocondrias en una pieza media adyacente proporciona la

**conducto deferente** Unidad del par de ductos largos que conducen los espermatozoides maduros hacia el ducto eyaculatorio.

**epidídimo** Unidad del par de ductos donde maduran los espermatozoides formados en un testículo; se vacía dentro de un conducto deferente.

**g3nadas** Órganos que producen gametos.

**pene** Órgano masculino para el coito; también funciona en la micci3n.

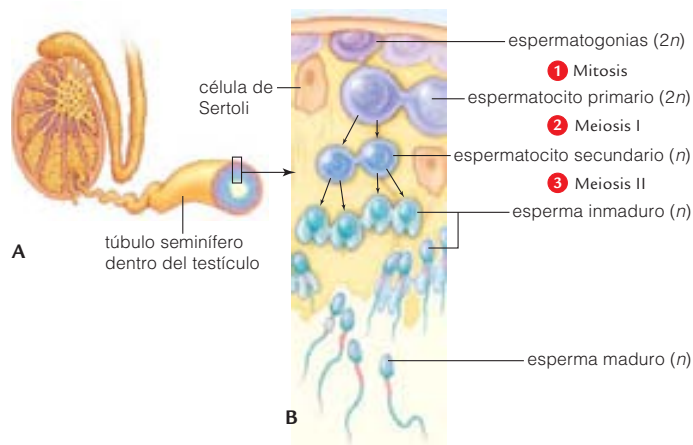
**pubertad** Periodo durante el cual los 3rganos reproductores humanos maduran y comienzan a funcionar.

**semen** Espermatozoides mezclados con secreciones de las vesículas seminales y de la gl3ndula prostática.

**testículos** En los animales, g3nadas que producen espermatozoides.

**testosterona** Hormona principal producida por los testículos; causa la producci3n de espermatozoides y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en los varones.

**tubos seminíferos** Pequeínos tubos donde se forman los espermatozoides dentro de los testículos.



**Figura 38.5 Animada** Formaci3n de los espermatozoides.

**A** Corte transversal del testículo, ilustrando los túbulos seminíferos donde se forman los espermatozoides.

**B** Corte transversal de un túbulo seminífero mostrando las células dentro del túbulo. Las células germinales primarias (espermatogonias) dan origen a los espermatozoides. Durante el desarrollo, los espermatozoides son mantenidos por las células de Sertoli dentro del túbulo.

**C** Estructura de un espermatozoide maduro.

energía requerida para el movimiento. La “cabeza” de un espermatozoide est3 llena de ADN y tiene una capucha con enzimas que ayudan a los espermatozoides a penetrar al óvulo durante la fertilizaci3n.

Las hormonas regulan la formaci3n de espermatozoides. Como se explicó en la secci3n 31.10, la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH, por sus siglas en inglés), secretada por el hipotálamo, estimula las células pituitarias anteriores para secretar hormona luteinizante (HL) y la hormona folículo estimulante (HFE). Las HL y HFE afectan la funci3n reproductiva tanto masculina como femenina. En los hombres, la HL se une a las células secretoras de testosterona, aumentando su rendimiento. La testosterona y la HFE se unen a las células de Sertoli y animan la actividad que sustenta a los espermatozoides.

Un asa de retroalimentaci3n negativa regula la secrecci3n de testosterona y la secrecci3n de espermatozoides. Cuando la concentraci3n de testosterona en la sangre cae por debajo de su valor de referencia, se eleva la secrecci3n de GnRH por el hipotálamo. La elevaci3n resultante en los niveles de testosterona retroalimenta al hipotálamo y hace más lenta la secrecci3n de GnRH.

## Para repasar en casa ¿Cuáles son las estructuras del sistema reproductor masculino y cómo funcionan?

- Un par de testículos, los 3rganos reproductores de los machos humanos, producen espermatozoides. También producen y secretan la hormona sexual testosterona.
- Una serie de ductos conducen espermatozoides desde los testículos a la superficie del cuerpo. Las gl3ndulas exocrinas que se vacían dentro de estos ductos proporcionan la mayor parte del volumen del semen.
- El pene, el 3rgano masculino del coito, contiene cilindros de tejido esponjoso que se inflaman por el flujo sanguíneo durante la excitaci3n sexual.

## 38.4 Función reproductora femenina

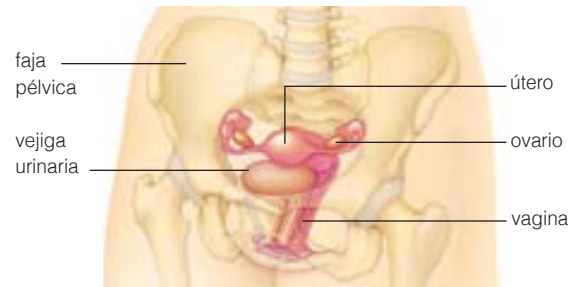
- Además de producir gametos y secretar hormonas, el sistema reproductor femenino incluye el apoyo a la descendencia.
- ◀ Vínculos a Formación de gametos 12.5, Hormonas sexuales 31.10

### Anatomía reproductora femenina

Las gónadas de una mujer, sus **ovarios**, yacen en lo profundo de su cavidad pélvica (figura 38.6 y 38.7). Un ovario tiene la forma y el tamaño de una almendra. Produce y libera óvulos inmaduros llamados **ovocitos**, y secreta estrógenos y progesterona, las principales hormonas sexuales femeninas. Los **estrógenos** mantienen el tracto reproductor femenino y desarrollan los caracteres sexuales secundarios femeninos. La **progesterona** prepara el tracto reproductor para el embarazo.

Cerca de cada ovario hay un **oviducto**, o trompa de Falopio. El movimiento de las proyecciones semejantes a dedos alrededor de la abertura de un oviducto conduce el ovocito liberado por el ovario hacia el interior del oviducto. Los cilios en el recubrimiento del oviducto impulsan al ovocito a lo largo de la trompa. La fecundación generalmente ocurre en un oviducto.

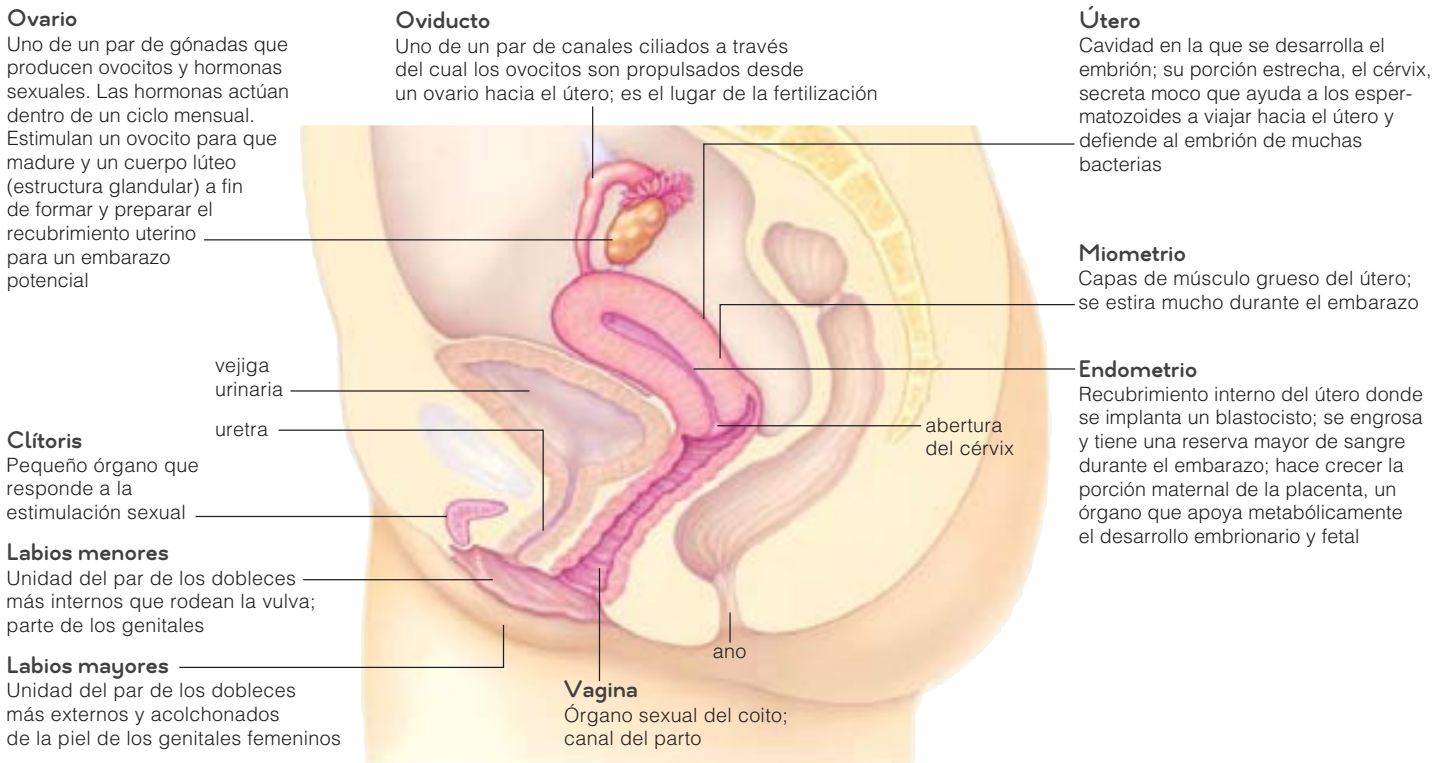
Cada oviducto se abre dentro del **útero**, un órgano hueco en forma de pera arriba de la vejiga urinaria. Una capa gruesa de tejido suave, llamado miometrio, forma la mayor parte de la pared uterina. El recubrimiento uterino, o **endometrio**, consta de epitelio glandular, tejidos conectivos y vasos sanguíneos. Cuando una mujer se embaraza, el embrión se pega al endometrio y completa su desarrollo dentro del útero.



**Figura 38.6** Localización del sistema reproductor femenino humano respecto a la faja pélvica y la vejiga urinaria.

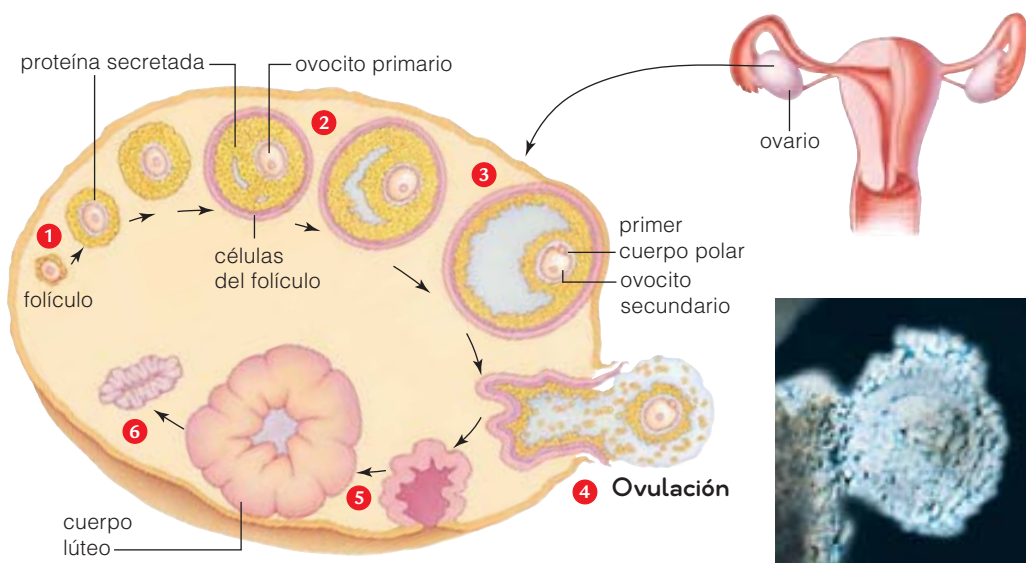
La porción inferior del útero es una región estrecha llamada **cérvix**. Éste se abre dentro de la **vagina**. La vagina se extiende desde el cérvix hacia la superficie del cuerpo. Funciona como el órgano femenino para el coito y como el canal del parto.

Dos pares de dobleces de la piel, conocidos como labios vaginales, encierran las aberturas superficiales de la vagina y la uretra. El tejido adiposo llena los pliegues exteriores gruesos, que son llamados labios mayores. Los pliegues delgados internos son los labios menores. Un órgano eréctil llamado clítoris yace cerca de la unión anterior de los labios mayores. El clítoris y el pene se desarrollan a partir del mismo tejido embrionario, y ambos son muy sensibles a la estimulación táctil.



**Figura 38.7 Animada** Componentes del sistema reproductor femenino humano y sus funciones.





- 1 Un folículo comienza a madurar; el ovocito primario se agranda y secreta proteínas, las células del folículo se dividen.
- 2 Una cavidad llena de fluido comienza a formarse en la capa de la célula del folículo.
- 3 El ovocito primario completa la meiosis I y experimenta una división del citoplasma desigual, formando un ovocito secundario en el primer cuerpo polar.
- 4 La pared del ovario se rompe durante la ovulación, la liberación de un ovocito secundario. El ovocito va a entrar a un oviducto adyacente. Su ciclo celular se detiene en la metafase II y no va a continuar hasta la fertilización.
- 5 Las células del folículo que restan después de la ovulación se desarrollan en un cuerpo lúteo que secreta hormonas.
- 6 Si el embarazo no ocurre, el cuerpo lúteo se desintegra.

**Figura 38.8 Animada** Eventos cíclicos en un ovario humano, corte transversal. El folículo no se mueve alrededor, como en este diagrama, que simplemente muestra la secuencia de eventos. La foto muestra la ovulación.

### Maduración y liberación del ovocito

A diferencia de las células germinales masculinas, las femeninas no se dividen después del nacimiento. Una niña nace con cerca de 2 millones de ovocitos primarios en sus ovarios. Un ovocito primario es un óvulo inmaduro que ha entrado a la meiosis, pero se detuvo en la profase I. Cuando una mujer alcanza la pubertad, los cambios hormonales estimulan que sus ovocitos primarios maduren uno a la vez, en un ciclo ovárico de aproximadamente 28 días.

La **figura 38.8** muestra como un ovocito madura en el curso de este ciclo. Un ovocito en desarrollo y las células alrededor de él constituyen un **folículo ovárico** 1. En la primera parte del ciclo ovárico, las células alrededor del ovocito se dividen repetidamente cuando el ovocito crece y secreta una capa de proteína 2. Cuando el folículo madura, una cavidad llena de fluido se abre alrededor del ovocito.

Más de un folículo puede empezar a desarrollarse, pero usualmente sólo uno llega a ser completamente maduro. En ese folículo, el ovocito primario completa la meiosis I y experimenta una

división desigual del citoplasma. Esta división produce un ovocito secundario más grande y un cuerpo polar diminuto 3. El cuerpo polar tarde o temprano va a desintegrarse. El ovocito secundario comienza la meiosis II, pero se interrumpe en la metafase II. No va a completar la meiosis y convertirse en un óvulo maduro hasta su encuentro con los espermatozoides.

Cerca de dos semanas después de que el folículo comienza a madurar, su pared se rompe y se presenta la **ovulación**: el ovocito secundario, el cuerpo polar y algunas células foliculares son lanzadas dentro del oviducto adyacente 4. El ovocito debe encontrarse con los espermatozoides dentro de las siguientes 24 horas para que ocurra la fertilización.

Mientras tanto, en el ovario, las células del folículo roto se desarrollan en una estructura secretora de hormona llamada el **cuerpo lúteo** 5 (su nombre en latín, *corpus luteum*, significa "cuerpo amarillo" y hace referencia a su color amarillento). Si el embarazo no ocurre, el cuerpo lúteo se va a desintegrar 6. Después de esto, un nuevo folículo comienza a madurar.

- cérvix** Parte angosta del útero que se conecta a la vagina.
- cuerpo lúteo** Estructura de la hormona secretora que se forma a partir de las células del folículo que permanecen después de la ovulación.
- endometrio** Recubrimiento del útero.
- estrógeno** Hormona secretada por los ovarios; ocasiona el desarrollo de los caracteres sexuales femeninos y sustenta el tracto reproductivo.
- folículo** En los animales, el óvulo inmaduro y las células que lo circundan.
- ovario** Órgano en el cual se forman los óvulos.
- oviducto** Ducto entre un ovario y el útero.
- ovocito** Óvulo inmaduro
- ovulación** Liberación de un ovocito secundario desde un ovario.
- progesterona** Hormona secretada por los ovarios; prepara al útero para el embarazo.
- útero** Cavidad muscular donde se desarrolla el feto; matriz.
- vagina** Órgano femenino para el coito; canal del parto.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las estructuras del sistema reproductor femenino y cómo funcionan?

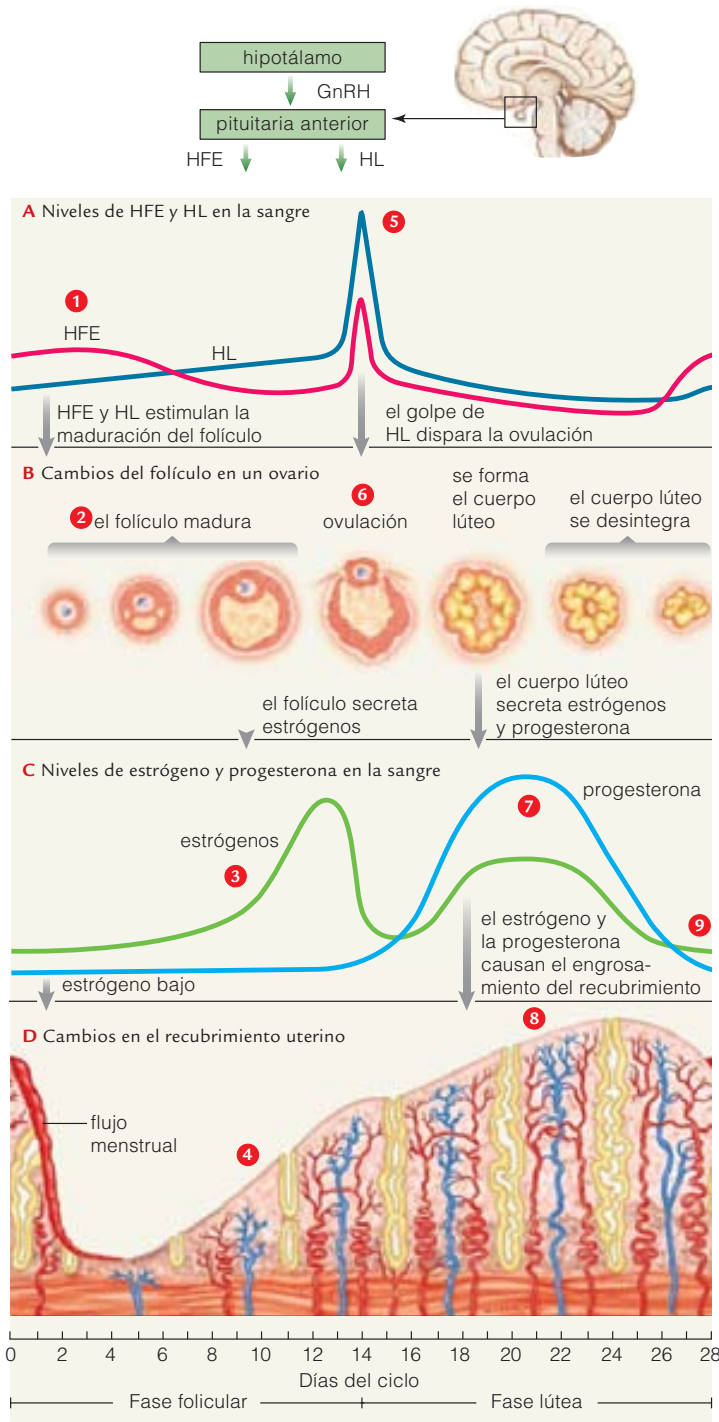
- Un par de ovarios, órganos reproductores primarios en las mujeres, producen óvulos. También producen y secretan hormonas, estrógeno y progesterona.
- Una mujer no produce óvulos después del nacimiento; en la pubertad sus ovocitos existentes comienzan a madurar uno por uno, en un ciclo de aproximadamente 28 días.
- Un ovocito liberado por la ovulación en un folículo ovárico entra en un oviducto. El oviducto dirige al ovocito hacia el útero. Si la fertilización ocurre, el embrión resultante va a completar su desarrollo en el útero.
- La vagina es el órgano femenino que sirve para el coito y como canal del parto.

## 38.5 Hormonas y ciclo menstrual

- Las hormonas coordinan los cambios cíclicos en los ovarios y el útero.
- Vínculos a Moléculas de transmisión local 31.2, Hipotálamo y pituitaria 31.4, Aldosterona 37.4

### Ciclos ovárico y menstrual

En la sección anterior describimos los cambios cíclicos que ocurren en los ovarios. Estos sucesos se coordinan con los cambios cíclicos en el útero. Nos referimos a los cambios mensuales en el



útero como **ciclo menstrual**. El primer día del ciclo menstrual está marcado como el comienzo de la **menstruación**: el flujo de pequeños pedazos del recubrimiento uterino y una pequeña cantidad de sangre del útero a través del cérvix y fuera de la vagina.

La **tabla 38.1** describe las fases del ciclo menstrual y la **figura 38.9** muestra cómo durante estas fases cambian los niveles de hormona y el engrosamiento del revestimiento uterino. La figura también muestra sucesos correspondientes en los ovarios.

Al igual que los testículos, los ovarios están bajo el control de la GnRH. Al comenzar el ciclo menstrual, el incremento de la secreción de la GnRH desde el hipotálamo causa que la pituitaria aumente la producción de HFE y HL (1). Como su nombre lo sugiere, la hormona folículo estimulante incita al folículo ovárico para que comience a madurar (2). El intervalo de la maduración del folículo que precede a la ovulación es conocido como fase folicular del ciclo menstrual. Al madurar el folículo, las células alrededor de ovocito secretan estrógenos (3). Los estrógenos se unen a las células del endometrio e indican el comienzo de la mitosis. Las divisiones resultantes de las células engrosan el endometrio (4).

La pituitaria detecta el incremento de estrógenos en la sangre y responde produciendo HL (5). El golpe de HL causa que el ovocito primario complete la meiosis I y experimente una división del citoplasma. El golpe de HL también causa que el folículo se hinche y explote. Así, en la mitad del ciclo el golpe de HL dispara la ovulación (6).

Inmediatamente después de la ovulación, el nivel de estrógeno disminuye hasta que se forma el cuerpo lúteo. Durante la fase lútea del ciclo, el cuerpo lúteo secreta algo de estrógeno y mucha progesterona (7). Los estrógenos y la progesterona causan que el recubrimiento uterino se engrose y anime a los vasos sanguíneos a crecer a través de éste. El útero ya está preparado para un nuevo embarazo (8).

Si el embarazo no ocurre, el cuerpo lúteo persiste por cerca de 12 días. El estrógeno y la progesterona que lo secretan evitan que el hipotálamo secrete HFE, por lo que otros folículos no pueden comenzar a madurar. Cuando el cuerpo lúteo comienza a desintegrarse, los niveles de estrógeno y progesterona descienden bruscamente (9). El hipotálamo detecta esta brusca caída y estimula a la pituitaria para que aumente una vez más su secreción de HFE y HL. En el útero, la disminución de estrógenos y progesterona

**Figura 38.9 Animada** Cambios en los ovarios y en el útero correlacionados con los niveles cambiantes de la hormona. Empezamos con el inicio del flujo menstrual del primer día de un ciclo de 28 días.

**A,B** La pituitaria anterior secreta HFE y HL, que estimulan el crecimiento de un folículo y la maduración de un ovocito en un ovario. Un golpe de HL a la mitad del ciclo dispara la ovulación y la formación de un cuerpo lúteo. Una baja en el HFE después de la ovulación detiene la maduración de más folículos.

**C,D** Antes, el estrógeno de un folículo madurado requiere la reparación y la reconstrucción del endometrio. Después de la ovulación, el cuerpo lúteo secreta algo de estrógeno y más progesterona que preparan el útero para el embarazo.

» **Adivina:** ¿Cuál es la fuente de la secreción de progesterona después de la ovulación?

Respuesta: El cuerpo lúteo

**Tabla 38.1** Sucesos de un ciclo menstrual que dura 28 días

Fase	Sucesos	Día del ciclo
Fase folicular	Menstruación; el endometrio se disuelve	1–5
	El folículo madura en el ovario; el endometrio se reconstruye	6–13
Ovulación	El ovocito es liberado del ovario	14
Fase lútea	Se forma el cuerpo lúteo y secreta progesterona; el endometrio se engrosa y se desarrolla	15–28

causa que el recubrimiento engrosado se desintegre y comience la menstruación. La sangre y el tejido endometrial fluyen hacia fuera de la vagina durante 3 a 6 días.

## Trastornos menstruales

**Síndrome premenstrual (SPM)** Por lo regular, muchas mujeres experimentan incomodidad una semana o dos antes de que menstrúen. Las hormonas liberadas durante el ciclo causan que los ductos de leche se ensanchen, haciendo que los senos se vuelvan sensibles. Otros tejidos también se pueden inflamar, porque los cambios premenstruales influyen en la secreción de aldosterona. Esta hormona estimula la reabsorción de sodio e, indirectamente, agua (sección 37.4). Los cambios inducidos del ciclo también causan depresión, irritabilidad, ansiedad, dolores de cabeza, y pueden trastornar el sueño.

La recurrencia de estos síntomas se conoce como síndrome premenstrual (SPM). Una dieta balanceada y el ejercicio regular hacen que el SPM sea menos probable y severo. El uso de los anticonceptivos orales minimiza el balance de la hormona y, por lo tanto, el SPM. En algunos casos, se prescriben medicamentos que suprimen completamente la secreción de hormonas sexuales para lidiar con la incomodidad premenstrual.

**Dolor menstrual** Durante la menstruación, la secreción de moléculas de señalización local, llamadas prostaglandinas, estimulan las contracciones del músculo liso en la pared uterina. Muchas mujeres no sienten las contracciones musculares, pero otras experimentan dolores agudos, comúnmente conocidos como calambres menstruales. Es más probable que las mujeres que secretan altos niveles de prostaglandinas se sientan incómodas. La aspirina y los medicamentos antiinflamatorios no esteroideos, como el ibuprofeno, pueden prevenir o aliviar el dolor menstrual, ya que disminuyen la liberación de prostaglandina.

**ciclo menstrual** Ciclo de aproximadamente 28 días en el cual el recubrimiento del útero se engrosa y se desprende si no ocurre el embarazo.

**menopausia** Cese permanente de los ciclos menstruales.

**menstruación** Flujo de tejido uterino derramado fuera de la vagina.

La endometriosis, el crecimiento del tejido endometrial en lugares equivocados de la pelvis, es otra causa común de una menstruación dolorosa. Este trastorno afecta a cerca de 10 por ciento de las mujeres. El tejido mal colocado reacciona a cambios hormonales de la misma manera que el endometrio normal. Sin embargo, con este tejido, el sangrado repetido y su curación causan dolor y cicatrizaciones. La supresión de la hormona alivia los síntomas, pero la única cura es la remoción quirúrgica del tejido.

Más de un tercio de las mujeres de más de 30 años tienen tumores uterinos benignos, llamados fibroides. La mayoría de los fibroides uterinos no presentan síntomas, pero algunos causan dolor durante la menstruación, un sangrado profuso y largo, y goteo (sangrado menor) entre periodos. Una mujer que necesite cambiar las toallas sanitarias o los tampones después de una hora o dos, debería consultar a su médico. La remoción quirúrgica de los fibroides detiene el sangrado excesivo y el dolor.

## De la pubertad a la menopausia

Cuando una mujer entra a la pubertad, un aumento en la secreción de estrógeno de sus ovarios tiene como resultado el desarrollo de caracteres sexuales femeninos secundarios, como los senos y el vello púbico. Durante los años reproductivos de una mujer, su nivel de estrógeno fluctúa durante su ciclo mensual.

Una mujer entra a la **menopausia** cuando todos los folículos en sus ovarios han sido liberados durante el ciclo menstrual o se han desintegrado como resultado normal del envejecimiento. Sin folículos que madurar, la mujer deja de producir estrógeno o progesterona y cesa su ciclo menstrual.

Los cambios hormonales al llegar a la menopausia causan que las mujeres tengan bochornos. La mujer se siente abruptamente con un calor incómodo, y suda cuando la sangre sube a su piel. Cuando los episodios ocurren en la noche, disturban el sueño. La terapia de reemplazo hormonal puede aliviar estos síntomas, pero puede elevar el riesgo de cáncer de mama y de infarto cardiaco, especialmente si continúa por muchos años.

### Para repasar en casa ¿Qué ciclos inducidos por las hormonas ocurren en los ovarios y en el útero?

- ▶ Cada 28 días o más, las hormonas HFE y HL estimulan la maduración de un folículo ovárico.
- ▶ Un golpe a la mitad del ciclo HL dispara la ovulación (la liberación del ovocito secundario dentro de un oviducto).
- ▶ Antes de la ovulación, el estrógeno secretado por un folículo maduro causa que el endometrio se engrose. Después de la ovulación, la progesterona secretada por el cuerpo lúteo anima la secreción por las glándulas endometriales.
- ▶ Si el embarazo no ocurre, el cuerpo lúteo se descompone, caen los niveles de hormona, se desprende el recubrimiento endometrial y vuelve a comenzar el ciclo.
- ▶ Los ciclos continúan hasta que la mujer entra a la menopausia.



- › Cuando las personas se enlazan en un coito, la excitación del momento puede hacerlas olvidar lo que puede suceder si un ovocito secundario se encuentra en un oviducto.
- ◀ Vínculo a Señales autónomas 29.8

## Coito

Para los hombres, el coito requiere una erección. El pene consta principalmente de cilindros largos de tejido esponjoso. Cuando un hombre no está sexualmente excitado, su pene está flácido, ya que los vasos sanguíneos que transportan sangre al tejido esponjoso están contraídos. Cuando está excitado, estos vasos se dilatan y las venas que llevan la sangre al pene se contraen. El flujo sanguíneo interno excede al flujo externo, y la presión del fluido agranda y hace más firme el pene para que pueda insertarse en la vagina femenina.

La capacidad para obtener y mantener una erección es mayor durante los últimos años de la adolescencia. A medida que el hombre envejece, puede tener episodios de disfunción eréctil. En este trastorno, el pene no está lo suficientemente duro para el coito. Los hombres que tienen problemas circulatorios se ven más afectados. Fumar aumenta el riesgo de problemas circulatorios, por lo que los fumadores son especialmente propensos a tener disfunción eréctil.

El viagra y medicamentos similares prescritos para la disfunción eréctil ayudan a la sangre a entrar en el pene relajando el músculo liso dentro de éste. Estos medicamentos tienen algunos efectos secundarios. El viagra afecta los conos de la retina en los ojos, causando un cambio temporal en la percepción del color.

Cuando una mujer se excita sexualmente, aumenta el flujo de la sangre hacia la pared vaginal, los labios y el clítoris. Las glándulas en el cérvix secretan moco y las glándulas en los labios, el equivalente a las glándulas bulbouretrales en el hombre, producen un fluido lubricante. La vagina por sí misma no tiene un tejido glandular; se humedece por el moco del cérvix y el fluido del plasma que se filtra entre las células epiteliales y el recubrimiento vaginal.

Durante el coito, la estimulación favorable aumentada eleva los latidos del corazón y la respiración en ambas personas. La pituitaria posterior aumenta la secreción de oxitocina. Esta hormona actúa en el cerebro inhibiendo las señales desde la amígdala, la región que controla el miedo y la ansiedad.

La estimulación mecánica del pene o del clítoris puede llevar a un orgasmo. Durante el orgasmo, una ola de oxitocina causa contracciones rítmicas de los músculos en el tracto reproductor masculino y en la vagina femenina. Las endorfinas fluyen en el cerebro y provocan una sensación de placer. En los hombres, el orgasmo generalmente viene acompañado de la eyaculación, en la cual los músculos que se contraen expulsan el semen hacia fuera del pene.

**óvulo** Óvulo animal maduro.

## Fertilización

Una eyaculación puede colocar 300 millones de espermatozoides dentro de la vagina. Los espermatozoides pueden vivir hasta tres días después de la eyaculación, por lo que la fertilización puede ocurrir aun si el coito se lleva a cabo unos días antes de la ovulación. Cerca de 30 minutos después de que los espermatozoides llegan a la vagina, unos cientos de ellos alcanzan los oviductos y nadan hacia los ovarios. La fertilización generalmente ocurre en la parte superior de un oviducto (figura 38.10A).

El ovocito secundario liberado en la ovulación tiene una envoltura de células foliculares sobre una capa de proteínas secretadas que forman una cobertura gelatinosa alrededor de éste (figura 38.10B). Los espermatozoides se abren camino entre las células del folículo y la cobertura gelatinosa. La membrana del plasma de la cabeza de un espermatozoide tiene receptores que unen proteínas específicas de las especies en la gelatina. La unión de estas proteínas dispara la liberación de enzimas digestivas proteínicas, desde la capucha de la cabeza del espermatozoide. El efecto colectivo de la liberación de la enzima de muchos espermatozoides deja libre un pasaje a través de la cobertura gelatinosa hacia la membrana de plasma del ovocito. Los receptores en esta membrana se ligan a la membrana del plasma del espermatozoide y ambas se fusionan. Entonces el espermatozoide entra al ovocito. Generalmente sólo un espermatozoide entra al ovocito secundario. Su entrada dispara cambios en la cubierta gelatinosa, evitando que otro espermatozoide se una.

Sólo se necesita un espermatozoide para fecundar un óvulo, pero se necesita la unión de muchos a fin de liberar suficiente enzima para dejar libre el camino a la membrana del plasma del óvulo. Por esto, un hombre cuyos espermatozoides están sanos pero que tiene una cuenta baja de éstos puede ser estéril.

Recuerda que el ovocito secundario ha entrado en la meiosis II y luego se detuvo en la metafase II. La unión de la membrana del espermatozoide con la membrana del ovocito causa la consumación de la meiosis II. La división del citoplasma desigual que sigue produce un solo **óvulo** maduro (también llamado *ovum*, plural de *ova*, huevo) y el cuerpo polar.

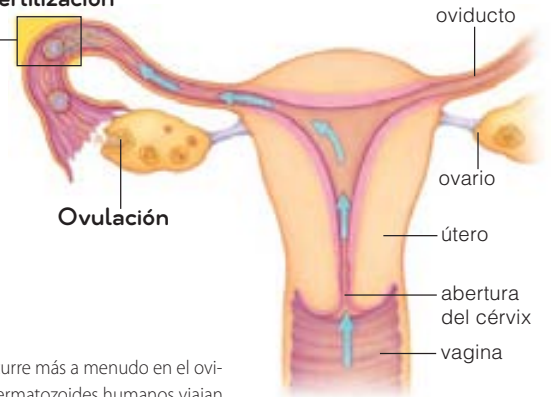
Dentro del ovocito, la cola del espermatozoide y los organelos se degeneran, dejando sólo el núcleo del espermatozoide (figura 38.10C). Los cromosomas en el óvulo haploide y en el núcleo del espermatozoide se convierten en el material genético del nuevo cigoto.

### Para repasar en casa ¿Cómo se fertiliza un óvulo?

- › La erección endurece el pene lo suficiente para ser insertado dentro de la vagina. La eyaculación coloca el semen dentro de la vagina y los espermatozoides nadan hacia los oviductos, donde ocurre la fertilización.
- › Un espermatozoide que se encuentra con un ovocito secundario localiza su camino entre las células del folículo y ambos se unen a las proteínas en la cubierta gelatinosa. Las enzimas abren un camino hacia el ovocito y entran los espermatozoides.
- › La entrada de los espermatozoides dentro del ovocito provocan que éste complete la meiosis II. El núcleo del espermatozoide haploide y el núcleo del óvulo proporcionan el material genético del nuevo cigoto.



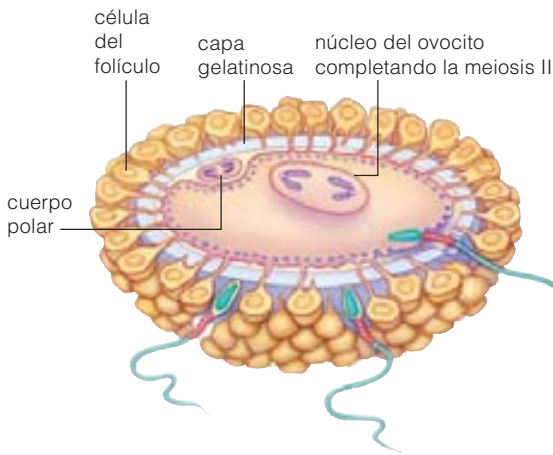
### Fertilización



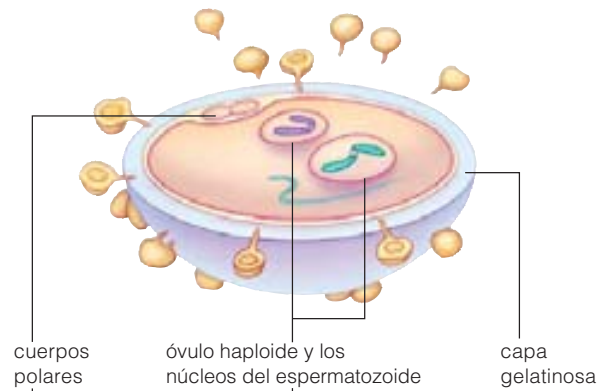
### Ovulación

**A** La fertilización ocurre más a menudo en el oviducto. Muchos espermatozoides humanos viajan rápidamente a través del canal vaginal hacia los oviductos (flechas azules). Dentro del oviducto, los espermatozoides rodean un ovocito secundario que fue liberado desde un ovario en la ovulación.

los espermatozoides entran a la vagina



**B** Las enzimas liberadas desde la capucha de cada espermatozoide despejan el camino a través de la capa gelatinosa. La penetración del ovocito secundario por un espermatozoide hace que el ovocito libere sustancias que endurecen la capa gelatinosa y evitan que se una otro espermatozoide.



**C** El núcleo del ovocito completa la meiosis II y el ovocito experimenta una división citoplasmática desigual, produciendo un óvulo haploide maduro y un segundo cuerpo polar. La cola del espermatozoide y los organelos se degradan, dejando sólo un núcleo haploide con el genoma paterno.

Las membranas nucleares del óvulo y el espermatozoide se desintegran y los cromosomas paternos y maternos se ordenan en una espiga bipolar en preparación para la primera división mitótica del nuevo cigoto.

La foto a la derecha es una micrografía tomada un día después de la fertilización.



**Figura 38.10 Animada** Fertilización humana.

- Mantener separados los espermatozoides y el óvulo es la meta de la anticoncepción.

En un año, una pareja que no toma precauciones para prevenir el embarazo, tiene en promedio 85 por ciento de probabilidad de concebir. Una variedad de métodos puede disminuir la probabilidad de embarazo. La opción más eficaz es la abstinencia. Esto es 100 por ciento eficaz, pero difícil de mantener.

La **tabla 38.2** lista los métodos más comunes de anticoncepción disponibles para la gente sexualmente activa. El método del ritmo es una forma de abstinencia; la mujer evita tener relaciones sexuales durante su periodo fértil. Calcula cuándo está ovulando mediante el registro de la duración de su ciclo menstrual, revisando diariamente la temperatura de su cuerpo (por lo general ésta se eleva cerca de la ovulación), monitoreando el engrosamiento de su moco cervical o mediante alguna combinación de estos indicadores.

Retirar o remover el pene de la vagina antes de la eyaculación requiere una gran fuerza de voluntad. También puede ser poco eficaz porque el líquido preeyaculatorio puede contener espermatozoides. Tampoco suele ser eficaz enjuagar la vagina (ducha vaginal) inmediatamente después del coito. Es común que algunos espermatozoides nadan a través del cérvix segundos después de la eyaculación.

Los métodos quirúrgicos son muy eficaces, pero esto significa que una persona puede quedar estéril de por vida. Los hombres pueden optar por la vasectomía, en la cual el médico hace una pequeña incisión en el escroto, luego corta y amarra cada conducto deferente. El ligamiento de trompas bloquea o corta los oviductos de la mujer.

Otros métodos de control de la fertilidad usan barreras físicas o químicas para evitar que los espermatozoides alcancen el óvulo. El gel y las espumas espermicidas envenenan a los espermatozoides. Son más eficaces con un método de barrera física, como el diafragma, un aro flexible en forma de copa que se coloca dentro de la vagina, por lo que cubre el cérvix. Un gorro cervical es similar, pero más pequeño que el diafragma. Los condones o preservativos son unas cubiertas delgadas y ajustadas que se usan sobre el pene. Los de látex tienen la ventaja de proteger también de las enfermedades de transmisión sexual (ETS). Sin embargo, cualquier condón puede gotear o rasgarse.

El dispositivo intrauterino (DIU) tiene que ser insertado dentro del útero por un médico. Algunos DIU hacen más grueso el moco cervical, de tal manera que los espermatozoides no pueden nadar a través de éste. Otros liberan iones de cobre, los cuales evitan que el embrión se implante en el útero.

La píldora de control natal es el método de control más común en los países desarrollados. La píldora es una mezcla de estrógenos sintéticos y hormonas similares a la progesterona que previene tanto la maduración de los ovocitos como la ovulación. Cuando se toma de manera consistente es muy eficaz. Su uso disminuye el riesgo de cáncer ovárico y uterino, pero eleva el riesgo de cáncer de senos, cervical y del hígado. El parche de control natal es pequeño, plano y se adhiere a la piel. Éste envía la misma mezcla de hormonas que un anticonceptivo oral, y bloquea la ovulación de la misma manera. Tanto las píldoras de control natal como el parche elevan el riesgo de un infarto y otros trastornos cardiovasculares serios, particularmente en mujeres no tan jóvenes y en mujeres que fuman.

**Tabla 38.2** Métodos comunes de contracepción

Método	Mecanismo de acción	Tasa de embarazo*
Abstinencia	Evita completamente el coito	0% por año
Método del ritmo	Evita el coito cuando la mujer es fértil	25% por año
Retiro	El coito termina antes de que el hombre eyacule	27% por año
Vasectomía	Corta o cierra los conductos deferentes del hombre	>1% por año
Ligamiento de trompas	Corta o cierra los oviductos femeninos	>1% por año
Condón	Cubre el pene y bloquea la entrada de los espermatozoides en la vagina	15% por año
Diafragma, gorro cervical	Cubre el cérvix, bloquea la entrada de espermatozoides al útero	16% por año
Espermicidas	Mata a los espermatozoides	29% por año
Dispositivo intrauterino	Previene la entrada de los espermatozoides al útero, o previene la implantación	>1% por año
Anticonceptivos orales	Previene la ovulación	>1% por año
Parches hormonales, implantes o inyecciones	Previene la ovulación	>1% por año
Píldora anticonceptiva de emergencia	Previene la ovulación	15–25% por uso**

\* Porcentaje de usuarios que se embarazan a pesar del uso correcto y consistente

\*\* No está hecha para uso regular

Las inyecciones o implantes hormonales también pueden prevenir la ovulación. Una inyección actúa durante varios meses; un implante dura tres años. Ambos métodos son bastante eficaces, pero pueden causar fuertes sangrados esporádicamente.

También está disponible un método anticonceptivo de emergencia, que se utiliza cuando una pareja ha tenido sexo sin protección o cuando el condón se rompe. La “píldora del día siguiente”, como plan B, está disponible sin prescripción para mayores de 18 años. Esta píldora previene la ovulación y funciona mejor si se toma inmediatamente después del coito, pero puede ser eficaz de igual manera hasta tres días después. La píldora del día siguiente no está hecha para uso regular. Causa náuseas, vómito, dolor abdominal, dolor de cabeza y mareo.

### Para repasar en casa ¿Cómo se puede prevenir el embarazo?

- Las parejas pueden prevenir el embarazo evitando el sexo completamente o absteniéndose cuando la mujer es fértil.
- Las hormonas liberadas por pastillas, parches o inyecciones pueden prevenir la ovulación.
- Ciertas barreras temporales, como los condones o el diafragma, mantienen separados a los espermatozoides y al óvulo; también hay métodos quirúrgicos permanentes, como la vasectomía y la ligadura de las trompas.



## 38.8 Enfermedades de transmisión sexual

- Los patógenos transmitidos sexualmente entran al cuerpo a través del tracto reproductor, pero algunos causan síntomas en todo el cuerpo.
- Vínculos a VIH y sida 19.1, 34.13; Bacterias 19.7; Protozoarios flagelados 20.3; VPH 34.1

Cada año, los patógenos que causan enfermedades de transmisión sexual (ETS) infectan a cerca de 15 millones de estadounidenses (tabla 38.3). Las mujeres se infectan más fácilmente que los hombres y suelen tener más complicaciones. Por ejemplo, la enfermedad de la inflamación pélvica (EIP), un efecto secundario de una ETS producida por bacterias, deja cicatrices en el tracto reproductor femenino y puede causar infertilidad, dolor crónico y embarazos extrauterinos (figura 38.11A). Una mujer infectada puede transmitir un ETS a su recién nacido (figura 38.11B). Tanto hombres como mujeres pueden debilitarse por efecto de algunas infecciones (figura 38.11C).

Actualmente la ETS bacteriana más común es la clamidiasis, causada por la *Chlamydia trachomatis*. A menudo las mujeres que la padecen no presentan ningún síntoma. Cerca de la mitad de los hombres infectados presentan micción dolorosa y secreciones en el pene. Los hombres que no se tratan se exponen a la inflamación de los epidídimos y a la infertilidad. Como otras ETS producidas por bacterias, la clamidiasis puede ser curada con antibióticos.

Las bacterias también causan gonorrea y sífilis. Menos de una semana después de que el hombre se ha infectado con *Neisseria gonorrhoeae*, le escurre pus amarilla por el pene. La micción se vuelve frecuente y dolorosa. Una mujer infectada presenta pocos síntomas al principio, pero el agente patógeno puede infectar los oviductos, causando calambres, cicatrices y esterilidad. La sífilis es causada por la *Treponema pallidum*, una bacteria en forma de espiral. Si la infección no se trata, la bacteria que se reproduce a través del cuerpo causa úlceras en la piel, daño en el hígado, huesos y, tarde o temprano, en el cerebro.

La tricomoniasis es causada por un protozoo flagelado (*Trichomonas vaginalis*). Las mujeres infectadas presentan un flujo amarillento, ulceraciones vaginales y comezón. Generalmente los hombres no presentan síntomas. En ambos sexos, una infección no tratada puede causar infertilidad. Un medicamento antiprotozoarios puede curar la infección.

La infección por el virus del papiloma humano (VPH) está ampliamente extendida en Estados Unidos. De las casi 100 cepas del VPH, unas pocas causan verrugas genitales. En las mujeres, las protuberancias se forman en la vagina, el cérvix y los genitales. En los hombres, se forman en el pene y en el escroto. Algunas cepas de VPH causan cáncer cervical. Las mujeres sexualmente activas deben hacerse cada año una prueba de Papanicolaou, en la cual las células del cérvix se examinan usando un microscopio para detectar signos de cáncer. Una vacuna aprobada recientemente puede prevenir la infección del VPH si se aplica antes de la exposición viral (sección 34.1). Al igual que otras enfermedades virales, el VPH no puede ser curado con ningún medicamento.

Cerca de 45 millones de estadounidenses tienen herpes genital causado por el virus *Herpes simplex* tipo 2. La infección inicial suele



**Figura 38.11** Posibles consecuencias del sexo sin protección. **A** Mayor riesgo de un embarazo extrauterino. La cicatrización de las ETS puede causar que un embrión se implante en un oviducto, en vez de hacerlo en el útero. Los embarazos extrauterinos pueden rasgar un oviducto y causar sangrado, infección y muerte. **B** Un infante con ojos inflamados por clamidiasis. Su madre le transmitió el patógeno originado por bacterias durante el nacimiento. **C** Úlceras en la piel, causadas por sífilis no tratada.

**Tabla 38.3** Frecuencia y causas de las ETS

ETS	Casos en EU	Patógeno
Infección por VPH	5 500 000	Virus
Tricomoniasis	5 000 000	Protozoo
Clamidiasis	3 000 000	Bacteria
Herpes genital	1 000 000	Virus
Gonorrea	650 000	Bacteria
Sífilis	70 000	Bacteria
Sida	40 000	Virus

provocar pequeñas ulceraciones en el sitio de la infección. Las úlceras se curan, pero la infección puede reactivarse, causando ardor o comezón, que puede acompañarse de llagas visibles. Los medicamentos antivirales no pueden curar la infección, pero promueven la curación de las llagas y disminuyen la probabilidad de una reactivación viral.

La infección por virus de inmunodeficiencia humana (VIH) puede causar síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida). Las secciones 19.1 y 19.2 describen el virus VIH y la sección 34.13 explica cómo sus efectos en el sistema inmune pueden conducir al sida. Entre las prácticas sexuales, el sexo oral es el menos probable de transmitir una infección. El sexo anal no protegido es cinco veces más peligroso que el sexo vaginal y 50 veces más peligroso que el sexo oral. Para reducir el riesgo de transmisión del VIH durante el sexo vaginal o anal, los médicos recomiendan el uso del condón de látex y un lubricante. El lubricante ayuda a prevenir pequeñas rozaduras que puedan permitir que el virus penetre al cuerpo. Si crees que has estado expuesto al VIH, hazte una prueba tan pronto como sea posible. El tratamiento temprano puede prevenir el desarrollo del sida.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son las causas y efectos de las ETS y cómo son tratados?

- Las ETS más comunes son causadas por virus, bacterias y protozoarios.
- Los síntomas varían desde una mera incomodidad hasta una amenaza a la vida. Las ETS pueden ser transmitidas al feto; también pueden causar infertilidad.
- Los patógenos producidos por bacterias y protozoarios pueden ser aniquilados con medicamentos. Las infecciones virales no pueden curarse con medicinas, pero las sustancias antivirales reducen los efectos del herpes y la infección del VIH. La vacuna para el VPH puede prevenir la infección.

## 38.9 Visión general del desarrollo animal

- Un animal comienza a desarrollarse después de que ocurre la fertilización. Los mismos pasos y procesos del desarrollo ocurren en todos los vertebrados; esto es un legado de sus antepasados comunes.
- ◀ Vínculos a Uniones estrechas 4.11, Capas embrionarias 23.2

En todos los animales que se reproducen sexualmente, un nuevo individuo comienza la vida en forma de cigoto, la célula diploide que se forma en la fertilización. El desarrollo desde un cigoto hasta un adulto atraviesa por una serie de etapas (figura 38.12). Un ejemplo de estas etapas en un vertebrado, la rana leopardo, aparece en la figura 38.13.

Una rana hembra libera sus óvulos dentro del agua y un macho libera espermatozoides sobre éstos. La fertilización externa produce el cigoto. Se generan nuevas células cuando la **segmentación** comienza a dividir el cigoto a través de mitosis sucesivas 1.

El espermatozoide penetra un óvulo, los núcleos de ambos se fusionan y se forma un cigoto.

Las divisiones celulares mitóticas se conforman en una pelota de células llamada blástula. Cada célula obtiene un pedazo diferente del citoplasma del óvulo.

Los reajustes y las migraciones celulares forman una gástrula, un embrión temprano que tiene las capas de tejido primario.

Los órganos se forman como resultado de las interacciones del tejido que hacen que las células se muevan, cambien de forma y cometan suicidio.

Los órganos crecen en tamaño, toman su forma madura y gradualmente asumen funciones especializadas.

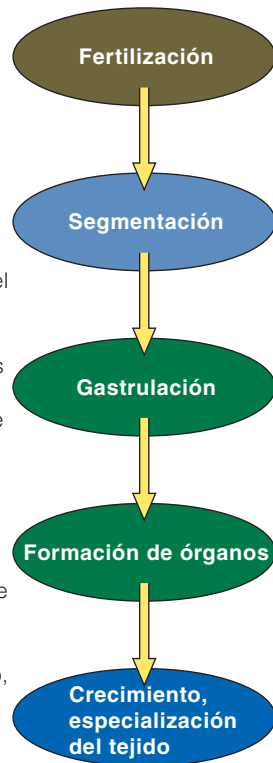


Figura 38.12 Etapas del desarrollo en vertebrados.

Tabla 38.4 Derivados de las capas embrionarias de los vertebrados

Ectodermo (capa exterior)	Capa exterior de la piel (epidermis); tejido nervioso
Mesodermo (capa media)	Tejido conectivo de la piel; músculo esquelético, cardíaco y liso; huesos; cartílagos; vasos sanguíneos; sistema urinario; vísceras; peritoneo (recubrimiento del celoma); tracto reproductor
Endodermo (capa interna)	Recubrimiento de vísceras y tracto respiratorio; órganos derivados de estos recubrimientos



Figura 38.13 Animada Arriba Una visión general de la reproducción y el desarrollo de la rana leopardo. Opuesto Una mirada más cercana a algunas etapas.

Durante la segmentación, el número de células aumenta, pero el volumen del cigoto original se mantiene sin cambio. Como resultado, las células se hacen más numerosas pero más pequeñas. Las células que se forman durante la segmentación se llaman blastómeros. Y se componen típicamente en una **blástula**: una esfera de células que encierra una cavidad (blastocela) que fue llenada con sus secreciones 2. Las uniones estrechas mantienen juntas a las células de la blástula.

Durante la **gastrulación**, las células se mueven para organizarse como capas de la **gástrula** 3. En la mayoría de los animales, y en todos los vertebrados, una gástrula consta de tres capas de tejido primario, o **capas embrionarias**. Las tres capas embrionarias dan origen a los mismos tipos de tejidos y órganos en todos los vertebrados (tabla 38.4). Estas similitudes en el desarrollo son la evidencia de ancestros compartidos.

El **ectodermo**, la capa embrionaria exterior, es la primera que se forma. Da origen al tejido nervioso y a la capa exterior de la piel, u otra cubierta del cuerpo. El **endodermo**, la capa embrionaria interna es el inicio del tracto respiratorio y de los revestimientos de las vísceras. Una tercera capa llamada **mesodermo** se forma entre el ectodermo y el endodermo. Esta capa “media” es la fuente de todos los músculos, los tejidos conectivos y el sistema circulatorio.

**blástula** Esfera hueca de células que se forman como resultado de la segmentación.

**capa embrionaria** Una de las tres capas primarias en el embrión temprano.

**ectodermo** Capa de tejido externa en un embrión animal.

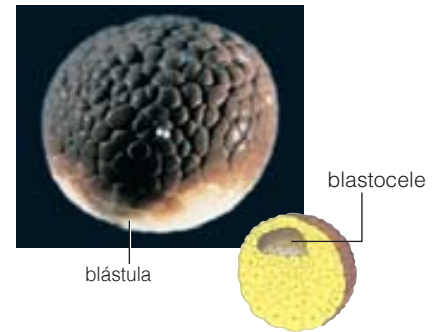
**endodermo** Capa de tejido interna de un embrión animal.

**gástrula** Estado del desarrollo de tres capas de tejido formadas por la gastrulación en un animal.

**gastrulación** Proceso de desarrollo animal por el cual los movimientos celulares producen una gástrula de tres capas.

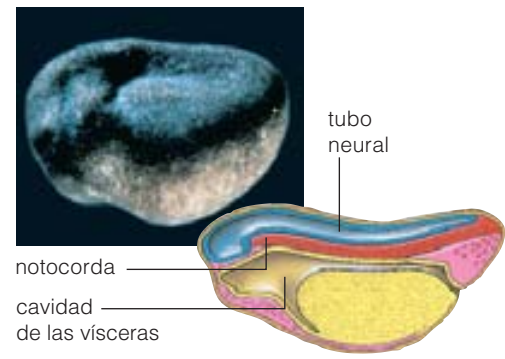
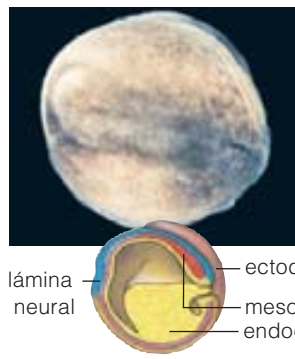
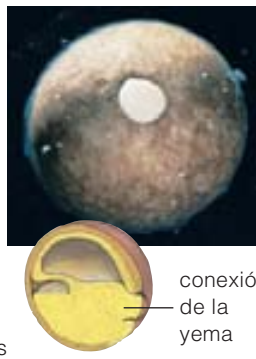
**mesodermo** Capa de tejido medio en un embrión animal de tres capas.

**segmentación** División mitótica de una célula animal.



**1** Aquí mostramos las primeras tres divisiones de la segmentación, un proceso que divide el citoplasma de un cigoto. En esta especie, la segmentación resulta en una blástula, una esfera de células con una cavidad llena de fluido.

**2** La segmentación se termina cuando se forma la blástula.



**3** La blástula se convierte en una gástrula de tres capas (este proceso es llamado gastrulación). En el labio dorsal (un pliegue del ectodermo arriba de la primera apertura que aparece en la blástula), las células emigran hacia dentro y empiezan a acomodarse.

**4** Los órganos comienzan a formarse cuando se abre la cavidad de las vísceras primitivas. Después de la notocorda y otros órganos, se forma un tubo neural a partir de las capas primarias de tejido.



Renacuajo, una larva que nada con músculos segmentados y una cuerda dorsal que se extiende hacia la cola.



Las extremidades crecen y la cola se absorbe durante la metamorfosis de la forma adulta.



Rana leopardo adulta, sexualmente madura y con cuatro patas.

**5** El cuerpo de la rana cambia al crecer y sus tejidos se especializan. El embrión se convierte en un renacuajo, el cual tiene su metamorfosis como adulto.

La formación de los órganos comienza después de la gastrulación. El tubo neural y la cuerda dorsal son características tempranas de todos los embriones cordados **4**. Muchos órganos incorporan tejidos derivados de más de una capa embrionaria. Por ejemplo, el recubrimiento epitelial del estómago se deriva del endodermo, y el músculo liso que conforma la pared del estómago se desarrolla a partir del mesodermo.

En las ranas, como en otros animales, una larva (en este caso un renacuajo) experimenta una metamorfosis, una drástica remodelación de tejidos en la forma adulta **5**.

### Para repasar en casa ¿Cómo se desarrolla un vertebrado adulto a partir de un cigoto unicelular?

- Un cigoto experimenta una segmentación, la cual incrementa el número de células. La segmentación finaliza con la formación de una blástula.
- El reacomodo de las células de la blástula forma una gástrula de tres capas.
- Después de la gastrulación, comienzan a formarse órganos como el tubo neural.
- El crecimiento continuo y la especialización del tejido producen el cuerpo adulto.



- › El posicionamiento de sustancias en el citoplasma del óvulo determina el nivel de desarrollo.
- ◀ Vínculos a Corteza cerebral 4.10, Transporte de ARNm 10.2, División del citoplasma 11.4, Protostomados y deuterostomados 23.2

### Componentes del óvulo y de los espermatozoides

Un espermatozoide contiene el ADN paterno y un poco de equipamiento que lo ayuda a nadar y a penetrar un óvulo. El óvulo tiene mucho más citoplasma. El citoplasma del óvulo incluye el vitelo, formado por las proteínas de la yema que nutrirán al nuevo embrión, ARNm transcrito para las proteínas que van a ser transportadas en el desarrollo temprano, los ARNt y los ribosomas para traducir el ARNm transcrito, y las proteínas requeridas para formar los husos mitóticos.

La **localización citoplásmica** es un rasgo de todos los ovocitos: algunos componentes del citoplasma no están distribuidos de forma homogénea a través del citoplasma del óvulo, sino que se localizan en una u otra región particular. Por ejemplo, en un óvulo rico en yema, el polo vegetal tiene la mayor parte de la yema y en el polo animal tiene poca. En algunos óvulos anfibios, las moléculas de pigmento oscuro se acumulan en la corteza de la célula, una región del citoplasma justo debajo de la membrana. El pigmento está más concentrado cerca del polo animal. Después de que un

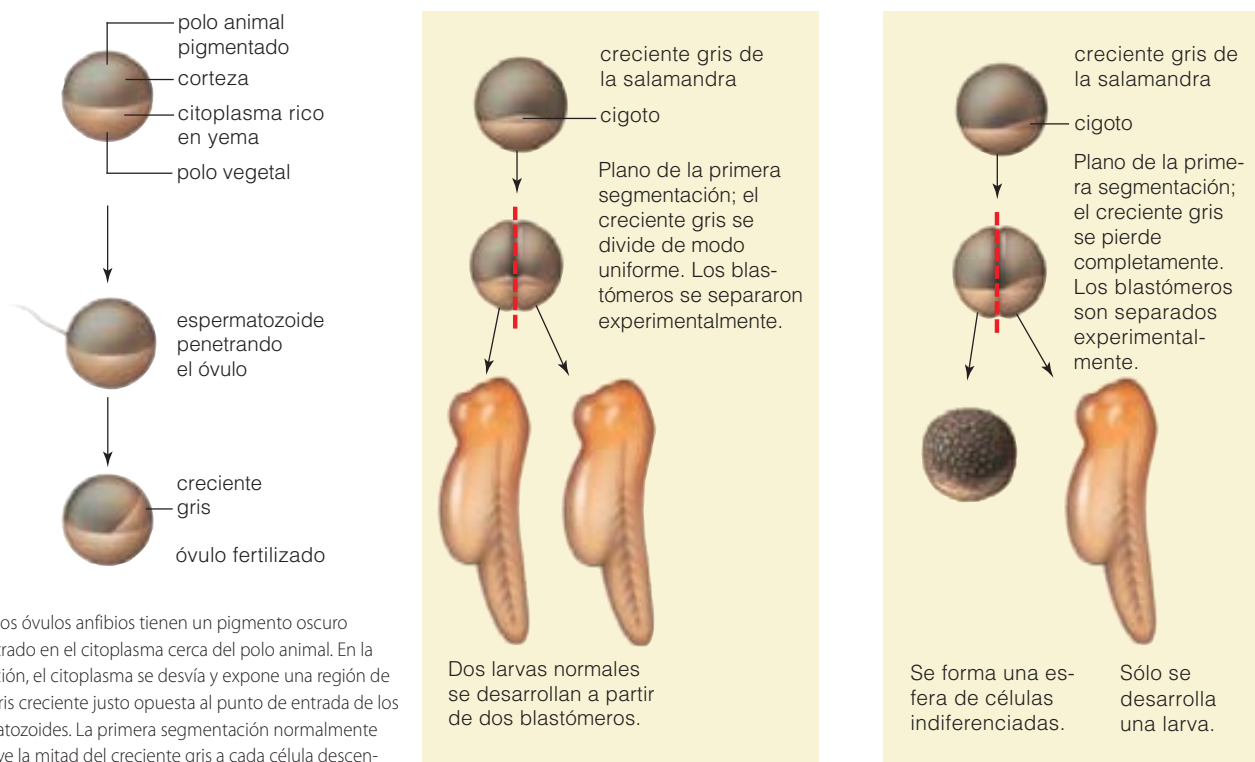
espermatozoide penetra el óvulo en la fertilización, rota la corteza. La rotación revela un creciente gris, una región de la célula de la corteza que está ligeramente pigmentada (figura 38.14A).

A principios del siglo XX, los experimentos de Hans Spemann mostraron que las sustancias esenciales para el desarrollo están localizadas en el creciente gris. En un experimento, fueron separados los primeros dos blastómeros formados en la segmentación. Cada uno tenía la mitad del creciente gris y se desarrolló normalmente (figura 38.14B). En el siguiente experimento, Spemann alteró el plano de segmentación. Un blastómero obtuvo todo el creciente gris y se desarrolló normalmente. El otro, carecía de creciente gris y se detuvo en la etapa de la blástula (figura 38.14C).

### Segmentación: el comienzo de la pluricelularidad

Durante la segmentación, una estría aparece en la superficie de la célula y define el plano del corte. Debajo de la membrana celular, se comienza a contraer un anillo de microfilamentos, y tarde o temprano divide a la célula en dos (sección 11.4). El plano de división no es aleatorio. Al contrario, dicta qué tipos y proporciones de sustancias va a tener un blastómero, al igual que su tamaño. La segmentación coloca diferentes partes del citoplasma del óvulo dentro de diferentes blastómeros.

Cada especie tiene un patrón característico de segmentación. ¿Recuerdas la ramificación del linaje de los animales celomados



**A** Muchos óvulos anfibios tienen un pigmento oscuro concentrado en el citoplasma cerca del polo animal. En la fertilización, el citoplasma se desvía y expone una región de forma gris creciente justo opuesta al punto de entrada de los espermatozoides. La primera segmentación normalmente distribuye la mitad del creciente gris a cada célula descendiente.

**Figura 38.14 Animada** Evidencia experimental de la localización citoplásmica en un ovocito anfibio.

**B** En un experimento, las primeras dos células formadas por una segmentación normal fueron físicamente separadas una de la otra. Cada célula se desarrolló como una larva normal.

**C** En otro experimento se manipuló a un cigoto, por lo que una célula descendiente recibió todo el creciente gris. Esta célula se desarrolló normalmente. La otra hizo surgir una esfera de células indiferenciadas.

**Figura 38.15** La gastrulación en una mosca de la fruta (*Drosophila*). En las moscas de la fruta, la segmentación se restringe a la región más externa del citoplasma; el interior está lleno con yema. La serie de fotografías, todas de corte transversal, muestra 16 células (con tinte dorado) migrando hacia dentro. La abertura donde las células se internan va a ser la boca de la mosca. Los descendientes de las células manchadas van a formar el mesodermo. Los movimientos mostrados en estas fotos ocurren durante un periodo de menos de 20 minutos.



dentro de los protostomados y los deuterostomados? (sección 23.2). Estos dos grupos difieren en ciertos detalles de la segmentación, como el ángulo de las divisiones relativas al eje polar del óvulo. La cantidad de yema también influye en el patrón de la división. Insectos, ranas, peces y aves tienen óvulos ricos en yema. En tales óvulos, un gran volumen de yema hace más lento o bloquea algunos de los cortes. El resultado es que hay menos divisiones en la parte con más yema del óvulo que en la que tiene menos. En comparación, los cortes se hacen justo a través de los óvulos casi sin yema de las estrellas marinas y de los mamíferos.

### De la blástula a la gástrula

Cientos o miles de células pueden formar la segmentación, dependiendo de la especie. Comenzando con la gastrulación, las células migran y se reacomodan. Una porción en la superficie del embrión se mueve hacia adentro. La **figura 38.15** muestra un ejemplo de este proceso.

¿Qué es lo que inicia la gastrulación? Hilde Mangold, una de las estudiantes de Spemann, descubrió la respuesta. Ella sabía que durante la gastrulación las células de la blástula de una salamandra se mueven hacia dentro a través de una apertura en su superficie. Las células en el labio (superior) dorsal de la abertura descienden desde el creciente gris del cigoto. Mangold sospechó que las señales desde las células del labio dorsal causaban la gas-

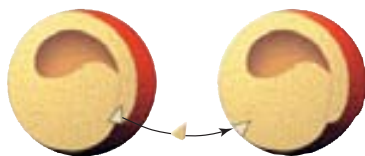
trulación. Ella predijo que implantar sustancias del labio dorsal de un embrión en otro causaría la gastrulación en el lugar del receptor. Hizo muchos trasplantes (**figura 38.16A**), y los resultados apoyaron su predicción. Las células migraron hacia dentro en el sitio del trasplante, al igual que en la locación usual (**figura 38.16B**). Así fue posible que se desarrollara una larva de salamandra con dos conjuntos de partes de su cuerpo unidos (**figura 38.16C**). Aparentemente, las células trasplantadas señalaron a sus nuevos vecinos para que se desarrollaran de una forma nueva.

Este experimento también explicó los resultados mostrados en la **figura 38.14C**. Sin ningún citoplasma gris creciente, un embrión carece de las células que normalmente forman el labio dorsal. Sin señales apropiadas de estas células, el desarrollo se detiene pronto.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los efectos de la localización y la segmentación del citoplasma?

- Las enzimas, el ARNm, la yema y otras sustancias se localizan en partes específicas del citoplasma de los óvulos no fertilizados. Esta localización en el citoplasma ayuda a guiar el desarrollo temprano.
- La segmentación divide un óvulo fertilizado en un número de pequeñas células, pero no aumenta su volumen original. Las células (blastómeros) heredan diferentes porciones de citoplasma que los harán comportarse de forma diferente, comenzando en la gastrulación.

**localización citoplásmica** Acumulación de diferentes sustancias en diferentes regiones del citoplasma del óvulo.



**A** Labio dorsal extirpado del embrión de un donador, injertado en un sitio nuevo en otro embrión.



**B** Injerto que induce un segundo sitio en la migración interna.

**C** El embrión se desarrolla en una larva “doble” con dos cabezas, dos colas y dos cuerpos unidos desde el ombligo.



**Figura 38.16 Animada** Evidencia experimental que señala el inicio de la gastrulación anfibia desde las células del labio dorsal. Una región del labio dorsal de un embrión de salamandra fue trasplantada a un lugar diferente en otro embrión. Se empezó a formar un segundo conjunto de partes del cuerpo.

- › Diferentes tejidos se forman cuando las células activan o desactivan diferentes genes. Las interacciones entre los tejidos forman los órganos.
- ◀ Vínculos a Diferenciación celular 10.2, Genes maestros 10.3, Embriología comparada 16.9, Apoptosis 28.9

### Diferenciación celular

Todas las células en un embrión descienden del mismo cigoto, así que todas tienen los mismos genes. Pero ¿cómo se forman los tejidos y órganos especializados? A partir de la gastrulación, ocurre la manifestación de genes selectivos: diferentes linajes de células manifiestan diferentes subconjuntos de genes. La manifestación de genes selectivos es la clave para la diferenciación celular, el proceso por medio del cual los linajes celulares se especializan en composición, estructura y función (sección 10.2).

Un cuerpo humano adulto tiene cerca de 200 tipos de células diferenciadas. Al desarrollarse tu ojo, las células de un linaje activan los genes para el cristalino, una proteína transparente. Estas células diferenciadas forman el cristalino. Ninguna otra célula en tu cuerpo lo puede formar.

Una célula diferenciada retiene el genoma completo. Por eso es posible clonar un animal adulto (para crear una copia genética) a partir de una de sus células diferenciadas (sección 8.7). Como ejemplo, el ADN de Dolly, la primera oveja clonada, se desarrolló a partir de una célula glandular mamaria de una oveja de seis años de edad.

### Comunicación celular en desarrollo

Las señales intracelulares pueden alentar la diferenciación. Por ejemplo, ciertas células embrionarias secretan **mor-**

**fogones**, señales moleculares que están codificadas en los genes maestros. Un morfogen se difunde fuera de su origen y forma un gradiente de concentración en el embrión. Los efectos de un morfogen en las células clave dependen de su concentración. Las células que están más cerca del objetivo de un morfogen responderán de forma diferente que las células distantes.

Otras señales operan en un rango de corto alcance, como cuando las células del labio dorsal de la gástrula de una salamandra hacen que las células adyacentes emigren hacia dentro y formen el mesodermo. Éste es un ejemplo de **inducción embrionaria**: las células embrionarias producen señales que alteran el comportamiento de células vecinas.

### Movimientos celulares y apoptosis

Señales de corto y largo alcance regulan el desarrollo de tejidos y órganos. Los órganos comienzan a formarse cuando las células migran, se doblan e inclinan láminas completas de tejido, y las células específicas mueren en el momento preciso.

Las migraciones celulares producen un embrión con múltiples capas durante la gastrulación. Las células también migran en el cerebro en desarrollo. Las neuronas se forman en el centro del cerebro, entonces se deslizan hacia las extensiones de células gliales o axones de otras neuronas hasta que alcanzan su posición final (figura 38.17A). Una vez en su sitio, mandan axones propios hacia fuera.

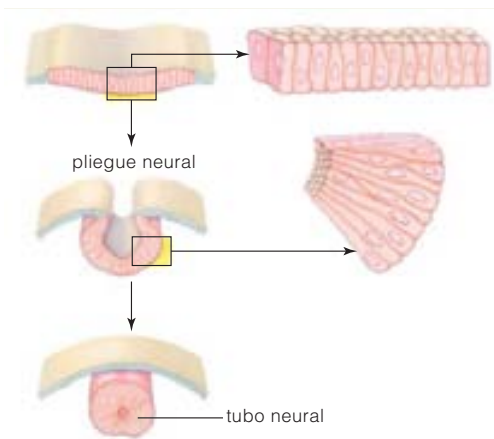
El ensamble y la separación controlada de los microtúbulos y los microfilamentos alteran la forma de la célula, causando que las láminas celulares se expandan y se doblen. Este pliegue produce el tubo neural vertebrado (figura 38.17B). Las células ectodérmicas en la línea media del embrión se alargan cuando los microtúbulos dentro de ella se ensamblan. Entonces las células vecinas adquieren una forma de cuña cuando los microfilamentos se constriñen en un extremo, formando el pliegue neural. Los bordes del pliegue se mueven hacia dentro. Posteriormente, la solapa del tejido se dobla para encontrarse en la línea media, formando el tubo neural. Este tubo se desarrolla más tarde como el cerebro y la médula espinal.

La muerte celular ayuda a esculpir partes del cuerpo. Por medio del proceso de **apoptosis**, las señales de ciertas células activan las herramientas de autodestrucción en las células clave. La apoptosis hace que un renacuajo pierda su cola, y hace que se separen los dedos de una mano humana en desarrollo (figura 38.17C).

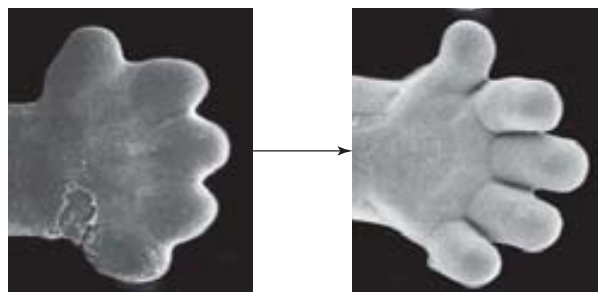


**A** Migración celular. Esta gráfica muestra una neurona embrionaria (*naranja*) en momentos sucesivos de su migración a lo largo de la célula glial (*amarillo*). Sus proteínas adhesivas se pegan a las proteínas de la célula glial.

- 1 La gastrulación produce una lámina de células ectodérmicas.
- 2 Un pliegue neural se forma cuando los microtúbulos se constriñen o se alargan en células diferentes, haciendo que las células cambien de forma.
- 3 Los bordes del pliegue se encuentran y se separan de la lámina principal, formando el tubo neural.



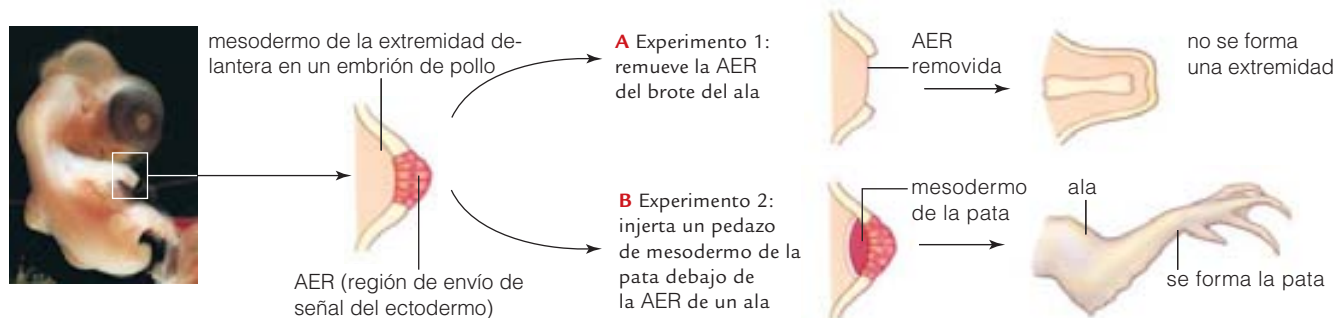
**B** Las células cambian de forma. Aquí, las células ectodérmicas cambian de forma para formar el tubo neural.



**C** Las células se suicidan. Cuando una mano humana se desarrolla, mueren las células en las membranas de la piel entre los dedos.

**Figura 38.17 Animada** Cómo el cuerpo adquiere su forma.





**Figura 38.18 Animada** Experimentos que demostraron las interacciones entre AER (ectodermo) y mesodermo en el desarrollo del ala de un pollo. La AER en la punta de un brote de la extremidad le dice al mesodermo que forme una extremidad debajo de éste. Que esa extremidad se convierta en ala o en pata, depende de las señales posicionales que el mesodermo recibió anteriormente.

## Patrón de formación

El **patrón de formación** es el proceso por el cual ciertas partes del cuerpo se forman en un lugar específico. Como un ejemplo, el tejido llamado cresta ectodérmica apical AER (por sus siglas en inglés) se desarrolla en las puntas de los brotes de las extremidades de todos los tetrápodos. Las señales desde la AER inducen al mesodermo a formar una extremidad debajo de la cresta ectodérmica apical. Si se quita la AER del brote del ala de un pollo, el desarrollo del ala se detiene (**figura 38.18A**).

La AER estimula al mesodermo para que se desarrolle, pero las señales de posición anteriores ya determinaron previamente en lo que se va a convertir el mesodermo. Si se implanta una pieza del mesodermo de la extremidad de un pollo debajo de un ala AER, se forma una pata (**figura 38.18B**). Los sucesos anteriores enviaron este mesodermo en el camino del desarrollo de la formación de la pata.

## Evolución y desarrollo

A través de estudios en muchos animales, los investigadores han obtenido un modelo general del desarrollo. El punto clave es éste: cómo y en qué momento se manifiestan los genes particulares determina cómo se desarrolla el cuerpo de un animal.

Primero, las moléculas localizadas en diferentes áreas de un óvulo no fertilizado inducen a una manifestación localizada de genes maestros en el cigoto. (Los genes maestros son genes cuyos resultados afectan la manifestación en muchos otros). Los resultados de los genes maestros se distribuyen en gradientes a través de los ejes desde el frente hasta la parte trasera, y desde el tope hasta el fondo del embrión en desarrollo.

Segundo, dependiendo de dónde caigan dentro de estos gradientes de concentración, las células en el embrión activan o

**apoptosis** Mecanismo de muerte celular.

**gen homeótico** Tipo de gen maestro; su manifestación controla la formación de partes específicas del cuerpo durante el desarrollo.

**inducción embrionaria** Las células embrionarias producen señales que alteran el comportamiento de células vecinas.

**morfogen** Sustancia modificada por un gen maestro; se extiende fuera de su origen y afecta el desarrollo.

**patrón de formación** Formación de partes del cuerpo en lugares específicos.

suprimen otros genes. Los resultados de estos genes forman gradientes, y así siguen.

Tercero, esta información posicional afecta la manifestación de **genes homeóticos**, genes que regulan el desarrollo de partes específicas del cuerpo, como vimos en la sección 10.3. Todos los animales tienen genes homeóticos similares. Por ejemplo, el gen ciego de un ratón guía el desarrollo de sus ojos. Si se introduce este gen en la mosca de la fruta, se formarán ojos en el tejido donde se manifiesta.

Este modelo ayuda a explicar similitudes entre los planes del cuerpo animal. Los planes corporales están influidos por una restricción física (como la proporción entre superficie y volumen). La evolución de un cuerpo grande necesita mecanismos circulatorios y respiratorios que habiten lejos de su superficie y estén al servicio de las células del cuerpo. Otras restricciones son impuestas por las estructuras existentes del cuerpo. Por ejemplo, los primeros vertebrados en tierra tenían un plan corporal con cuatro extremidades. La evolución de las alas en las aves y en los murciélagos ocurrió a través de la modificación de las extremidades delanteras ya existentes, no por el brote de nuevas extremidades. Aunque podría ser una ventaja tener alas y brazos al mismo tiempo, no se ha descubierto ningún vertebrado que tenga ambos.

Las interacciones entre los genes que regulan el desarrollo también imponen restricciones. Una vez que los genes maestros han evolucionado y comenzado a interactuar, cualquier cambio mayor en alguno de ellos probablemente sería letal. Las mutaciones llevaron a una variedad de formas entre los linajes animales. Pero hicieron esto al modificar la trayectoria de desarrollo existente, y no abriendo el camino a rasgos genéticos totalmente nuevos.

### Para repasar en casa ¿Qué procesos producen células, tejidos y órganos especializados?

- ▶ Todas las células en un embrión tienen los mismos genes, pero expresan diferentes subconjuntos de este genoma. La manifestación selectiva del gen es la base de la diferenciación celular. Resulta en un linaje celular con estructuras y funciones características.
- ▶ La localización citoplásmica determina la etapa para la señalización celular. Las señales activan los grupos de genes maestros, los resultados por los que las células embrionarias forman tejidos y órganos en lugares específicos.
- ▶ Las restricciones físicas, estructurales y evolutivas han limitado cambios drásticos en el patrón básico de desarrollo.

- ▶ Como todos los animales, los humanos forman una blástula por segmentación. Como en otros mamíferos placentarios, su blástula se implanta en un útero y ahí continúa su desarrollo.
- ◀ Vínculos a Amniotas 24.5, Tubo neural 29.10

### Segmentación e implantación

En los humanos, la segmentación comienza generalmente el día después de la fertilización, mientras el cigoto se encuentra todavía en el oviducto (figura 38.19). El cigoto se divide en dos células, que se convierten en cuatro, después en ocho, y así sucesivamente (figura 38.20A). Algunas veces un grupo de cuatro u ocho células se separa en dos y cada grupo se desarrolla separadamente; así se forman los gemelos idénticos. Con mayor frecuencia, las células permanecen juntas a medida que continúan las divisiones.

Una semana después de la fertilización, se ha desarrollado un **blastocisto**, un tipo de blástula que se forma en los mamíferos (figura 38.20B). Éste consiste en una capa externa de células, un blastocele lleno con sus secreciones de fluidos, y una masa celular interna. De las 200 a 250 células, sólo cerca de 30 son parte de la masa celular interna.

Alrededor de una semana después de la fertilización, comienza la implantación (figura 38.20C): el blastocisto se adhiere al recubrimiento uterino y se empieza a hundir en el endometrio.

Una blástula implantada hace que la menstruación se detenga al liberar gonadotropina coriónica humana (GCH). Esta hormona estimula el cuerpo lúteo para continuar con su secreción de progesterona y estrógenos. Estas hormonas sostienen el recubrimiento uterino. La GCH se puede detectar en la orina

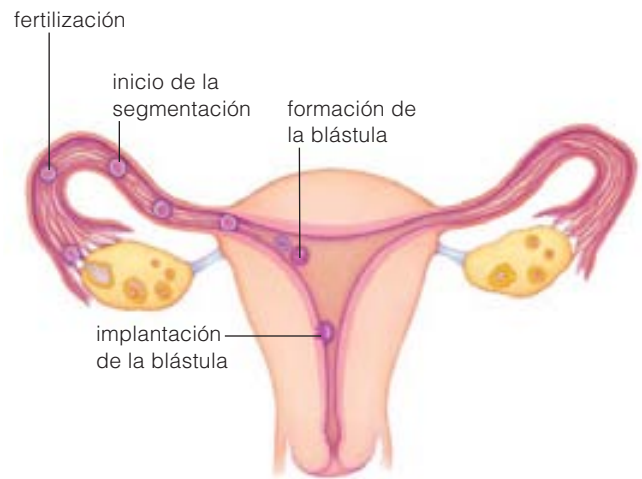


Figura 38.19 Ubicaciones de sucesos tempranos del desarrollo.

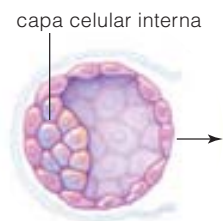
materna ya en la tercera semana de embarazo. Las pruebas caseras de embarazo incluyen una varilla que cambia de color cuando se expone a la orina que contiene GCH.

### Membranas extraembrionarias

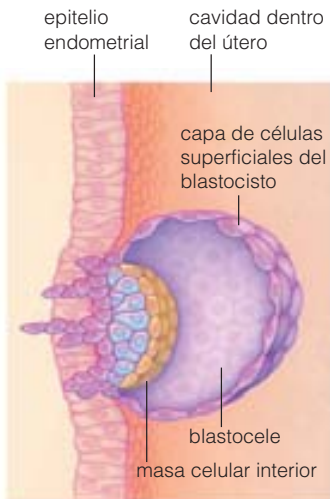
Durante la implantación, la masa celular interior se desarrolla en dos capas. Una capa es el disco embrionario que va a dar origen a los tejidos del embrión. La otra capa se va a desarrollar dentro de la bolsa de la yema, o saco vitelino, una de las membranas extraembrionarias. El saco vitelino en los mamíferos no contiene yema (vitelo), como en los reptiles y los anfibios. En su lugar, el saco vitelino de los mamíferos produce las células sanguíneas del embrión y las células germinales del nuevo individuo.



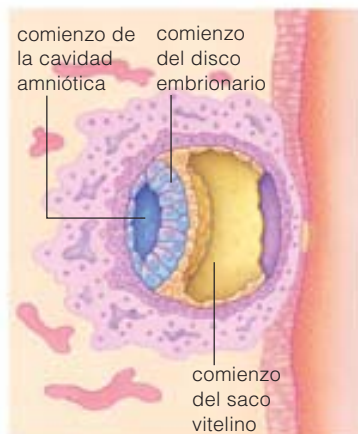
**A Días 1-4** Segmentación. Las divisiones mitóticas sucesivas separan el citoplasma del cigoto de entre un número creciente de células.



**B Días 5-7** Se forma el blastocisto. Tiene una capa de células exteriores aplanadas, en la masa celular interna, y un blastocele lleno de fluido. Para implantarse, primero tiene que esparcir la capa gelatinosa que lo circunda.



**C Días 8-9** Comienza la implantación. El blastocisto se adhiere al recubrimiento del útero (el endometrio) y empieza a hundirse en él.



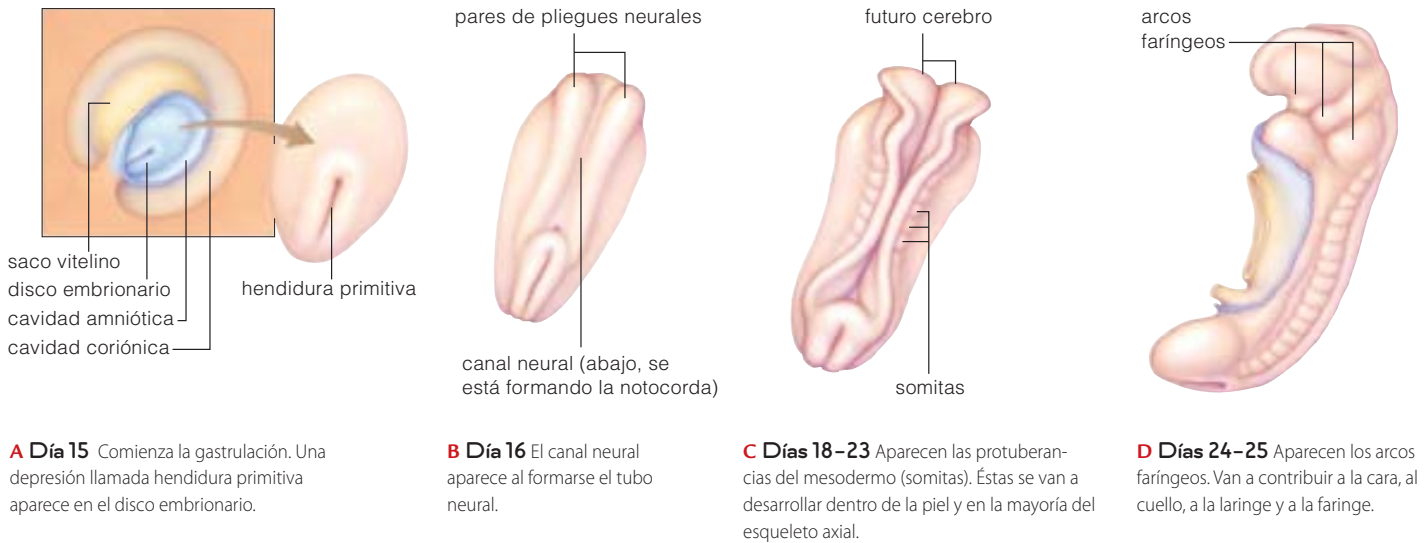
**D Días 10-11** Ahora ya hay dos capas de la masa celular interna. La capa cerca del blastocele va a convertirse en el saco vitelino. La otra, el disco embrionario, va a convertirse en el embrión.



**E Día 14** Los espacios llenos de sangre forman el endometrio. Las proyecciones desde el corion, llamadas vellosidades coriónicas, crecen en esos espacios. La cavidad amniótica ahora está llena de fluido.



Figura 38.20 Animada Segmentación e implantación.



**A Día 15** Comienza la gastrulación. Una depresión llamada hendidura primitiva aparece en el disco embrionario.

**B Día 16** El canal neural aparece al formarse el tubo neural.

**C Días 18–23** Aparecen las protuberancias del mesodermo (somitas). Éstas se van a desarrollar dentro de la piel y en la mayoría del esqueleto axial.

**D Días 24–25** Aparecen los arcos faríngeos. Van a contribuir a la cara, al cuello, a la laringe y a la faringe.

**Figura 38.21** Gastrulación y comienzo de la formación de órganos.

Además del saco vitelino, otras tres membranas características de los amnios se forman fuera del embrión (figura 38.20D). Una cavidad amniótica llena de fluido se abre entre el disco embrionario y en parte de la superficie del blastocisto. Muchas células migran alrededor de la pared de la cavidad y forman el **amnios**, una membrana que encerrará al embrión. El fluido en la cavidad funciona como una vigorosa cuna en la cual el embrión puede crecer, moverse libremente y estar protegido de los cambios de temperatura y los golpes bruscos.

Antes de que el blastocisto se implante completamente, hay espacios que se abren en los tejidos maternos y se llenan con sangre que se filtra desde los capilares rotos. Una nueva cavidad se abre en el blastocisto alrededor del amnios y del saco vitelino. El recubrimiento de esta cavidad se convierte en el **corion**, una membrana que está doblada en muchas proyecciones en forma de dedo que se extienden dentro de los tejidos maternos llenos de sangre (figura 38.20E). El corion se va a convertir en parte de la placenta, el órgano que funciona en intercambios de sustancias entre la corriente sanguínea de una madre y su hijo.

Después de que el blastocisto se ha implantado, una bolsa exterior del saco vitelino conforma la cuarta membrana extraembrionaria, el **alantoides**. Ésta se convierte en el cordón umbilical que conecta al embrión con la placenta.

**alantoides** Membrana extraembrionaria que se convierte en parte del cordón umbilical en los mamíferos.

**amnios** Membrana extraembrionaria que encierra un embrión amniota y el líquido amniótico.

**blastocisto** Blástula de los mamíferos.

**corion** Membrana extraembrionaria más externa de los amnios; principal componente de la placenta en los mamíferos placentarios.

## Gastrulación y formación de órganos

Al comienzo de la tercera semana, ocurre la gastrulación. Las células migran hacia dentro, a lo largo de una depresión, hasta llegar a la hendidura primitiva, que forma la superficie del disco (figura 38.21A).

Al día 18 después de la fertilización, el disco embrionario tiene dos pliegues que fusionarán en el tubo neural, el precursor de la médula espinal y el cerebro (figura 38.21B). Debajo del tubo neural, el mesodermo se dobla en otro tubo que se desarrolla como notocorda. La notocorda humana actúa como un modelo estructural para la columna vertebral.

Al final de la tercera semana, se forman los somitas (figura 38.21C). Estos segmentos pares del mesodermo van a desarrollarse como huesos, músculos esqueléticos de la cabeza y el tronco, y una capa de la dermis de la piel. Los arcos faríngeos que comienzan a formarse en este momento, van a contribuir más adelante a las estructuras de la cabeza y el cuello (figura 38.21D).

### Para repasar en casa ¿Qué ocurre durante el primer mes del desarrollo humano?

- › La segmentación de cigoto humano produce un blastocisto que se implanta en el útero materno.
- › Las proyecciones desde la superficie del blastocisto invaden los tejidos maternos. Se forma un disco embrionario que va a dar origen a todos los tejidos del cuerpo. Otras partes del blastocisto dan origen a las membranas externas: amnios, saco vitelino, corion y alantoides.
- › El disco embrionario experimenta una gastrulación, y principia la formación de los órganos. Se forma un tubo neural y la notocorda, se desarrollan los arcos faríngeos.



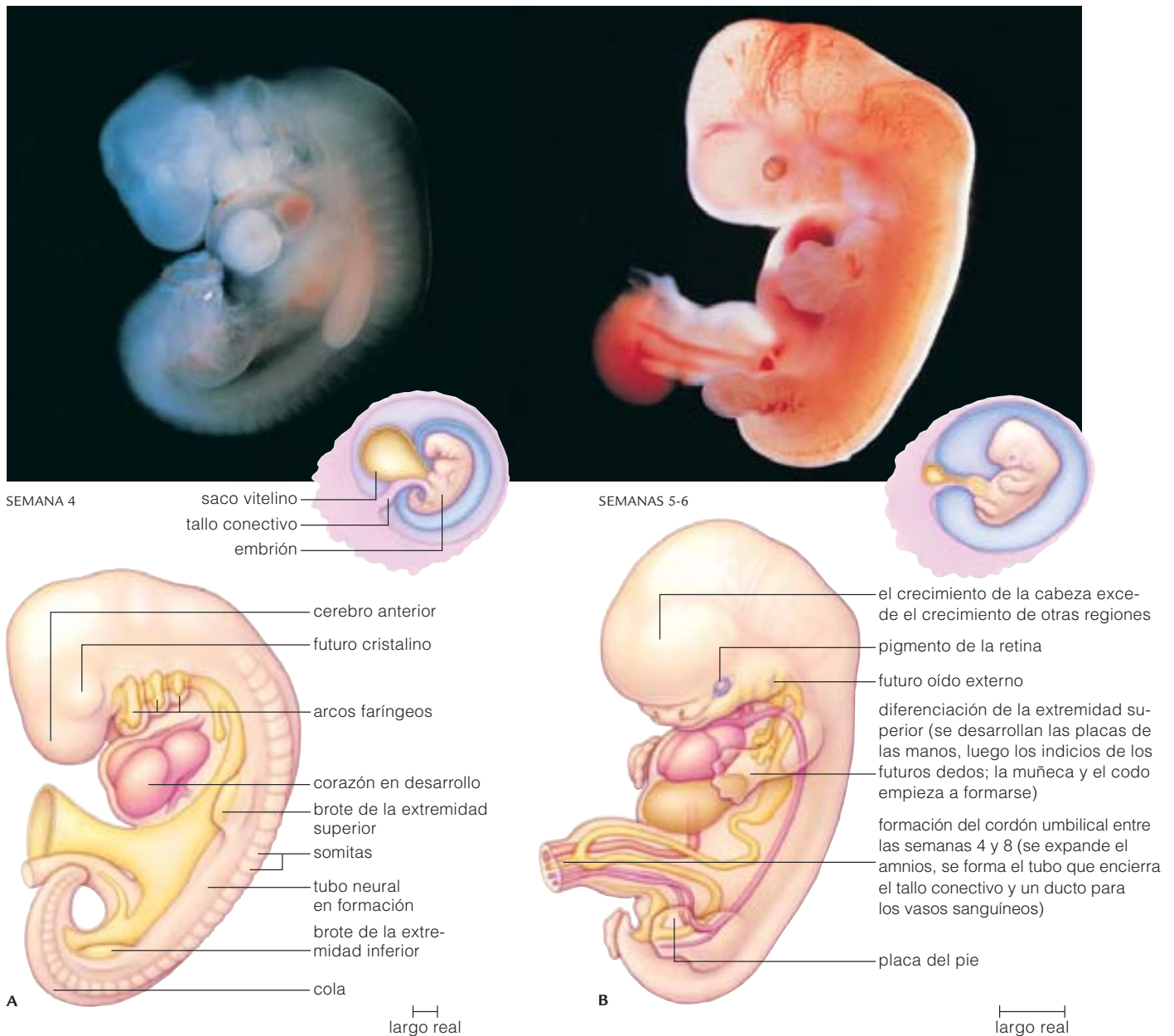
## 38.13 Aparición de los rasgos humanos distintivos

- Un embrión humano adquiere una apariencia vertebrada, con arcos faríngeos y cola, a la cuarta semana.
- ◀ Al comienzo del periodo fetal, la cola ha desaparecido y el desarrollo individual tiene rasgos humanos distintivos.

Cuando termina la cuarta semana, el embrión tiene 500 veces el tamaño de un cigoto, pero aún mide menos de 1 centímetro de largo (figura 38.22A). El crecimiento se hace lento cuando los detalles de los órganos empiezan a completarse. Las extremidades se forman y después comienzan a crecer los dedos de las manos y de los pies. El cordón umbilical y el sistema circulatorio se desarrollan. El crecimiento de la cabeza sobrepasa a todas las otras

regiones (figura 38.22B). Los órganos reproductores comienzan a formarse. Al finalizar la octava semana, todos los sistemas orgánicos se han formado y el embrión es llamado **feto** (figura 38.22C).

En el segundo trimestre (4 a 6 semanas), comienzan los movimientos reflejos al conectarse los nervios y los músculos en desarrollo. Las piernas patean, los brazos se agitan y los dedos se aprietan. Cuando un feto tiene 5 meses, sus latidos cardiacos pueden oírse claramente con un estetoscopio puesto sobre el abdomen de la madre. La madre puede sentir los movimientos de los brazos y las piernas del feto. En el sexto mes, se forman los párpados y las pestañas. Los ojos se abren durante el séptimo mes, marcando el principio del trimestre final (meses 7-9). En esta



**Figura 38.22** Embrión humano en etapas sucesivas del desarrollo.

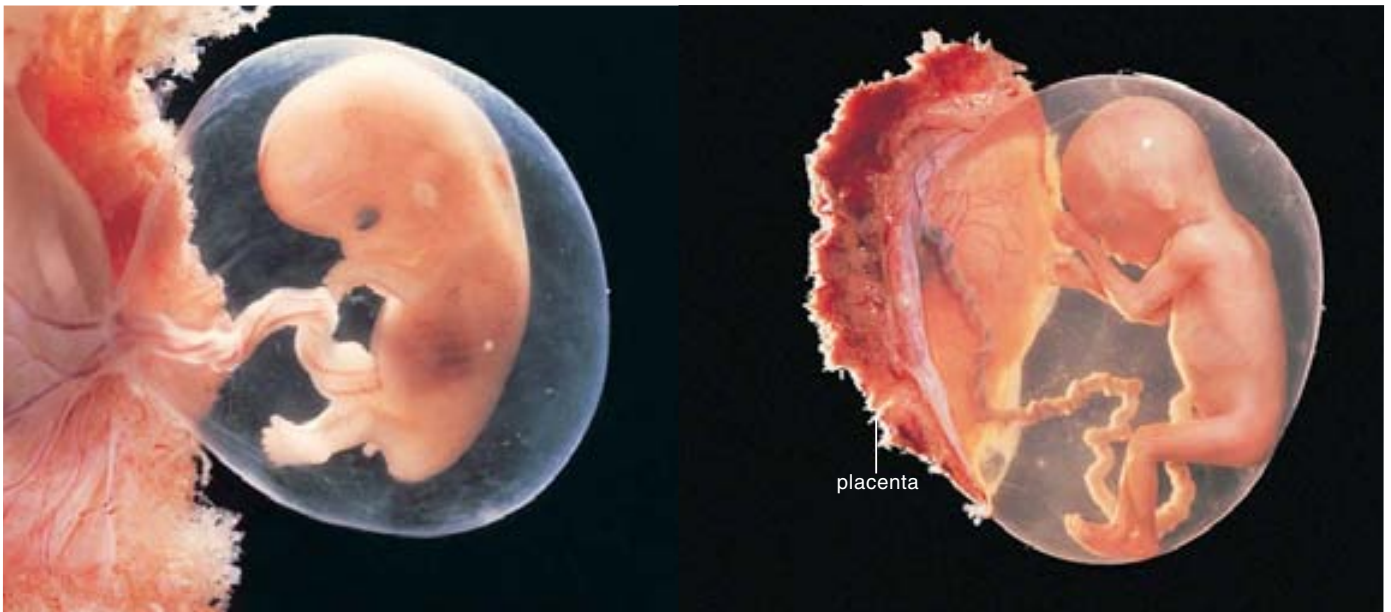
etapa se han formado y empiezan a funcionar todas las regiones del cerebro.

A partir de las 38 semanas puede decirse que el desarrollo está completo (figura 38.22D), por lo que los nacimientos antes de 37 semanas son definidos como prematuros. Un feto nacido antes de las 22 semanas rara vez sobrevive, porque sus pulmones no son totalmente funcionales.

**feto** Humano desde la semana 9 del desarrollo hasta el nacimiento.

**Para repasar en casa ¿Qué ocurre durante los periodos embrionario y fetal tardíos?**

- Al mes, un embrión tiene menos de 1 centímetro de largo, con una cola y pequeños brotes de extremidades.
- A las ocho semanas, la cola ha desaparecido y el feto parece humano. Durante el periodo fetal, los órganos formados durante el periodo embrionario comienzan a funcionar y crecen rápidamente.
- Treinta y ocho semanas después de la fertilización, el feto está listo para nacer.



SEMANA 8

semana final del periodo embrionario; el embrión se ve claramente humano comparado con otros embriones vertebrados

las extremidades superiores e inferiores están bien formadas; los dedos de las manos y pies se han separado

los tejidos primordiales de todas las estructuras internas y externas ya están desarrolladas

la cola ha desaparecido



C

SEMANA 16

Longitud: 16 centímetros (6.4 pulgadas)

Peso: 200 gramos (7 onzas)

SEMANA 29

Longitud: 27.5 centímetros (11 pulgadas)

Peso: 1300 gramos (46 onzas)

SEMANA 38 (desarrollo completo)

Longitud: 50 centímetros (20 pulgadas)

Peso: 3400 gramos (7.5 libras)

Durante el periodo fetal, la medición de la longitud se extiende desde la coronilla hasta el talón (es la dimensión mensurable más larga para los embriones, a diferencia del de la coronilla a la nalga).

D



## 38.14 Función de la placenta

- Al igual que otros mamíferos placentarios, la madre humana le proporciona a su descendiente nutrientes y oxígeno por intercambios a través de la placenta.
- ◀ Vínculos a Mamíferos 24.8, Cretinismo 31.6

Todo el intercambio de sustancias entre el embrión y su madre ocurre por efectos de la placenta, un órgano redondo, aplanado y lleno de sangre formado por un recubrimiento uterino y membranas extraembrionarias (figura 38.23). La placenta se forma temprano en el embarazo. En la tercera semana, el villus coriónico (proyecciones como pequeños dedos desde el corión) está creciendo dentro de la bolsa de sangre materna en el tejido endometrial. Los vasos sanguíneos embrionarios se extienden a través del cordón umbilical hacia la placenta, y dentro del villus coriónico, donde la sangre materna los rodea. Las corrientes sanguíneas materna y embrionaria nunca se mezclan. En lugar de eso, las sustancias se mueven entre la sangre materna y la embrionaria, por difusión a través de las paredes de los vasos embrionarios en el villus coriónico. El oxígeno y los nutrientes se difunden desde la sangre materna hacia la sangre embrionaria. Los desechos se difunden por el otro lado, y el cuerpo de la madre los elimina.

La placenta también tiene una función hormonal. Desde el tercer mes, produce grandes cantidades de GCH, progesterona y estrógenos. Estas hormonas estimulan el sostenimiento progresivo del recubrimiento uterino.

La dieta materna es importante. Si una madre tiene deficiencias en vitaminas o minerales, su niño no va a desarrollarse adecuadamente. Por ejemplo, una mujer que no consume suficiente ácido fólico durante los primeros meses de embarazo pone en gran riesgo al embrión, que puede tener defectos en el tubo neural.

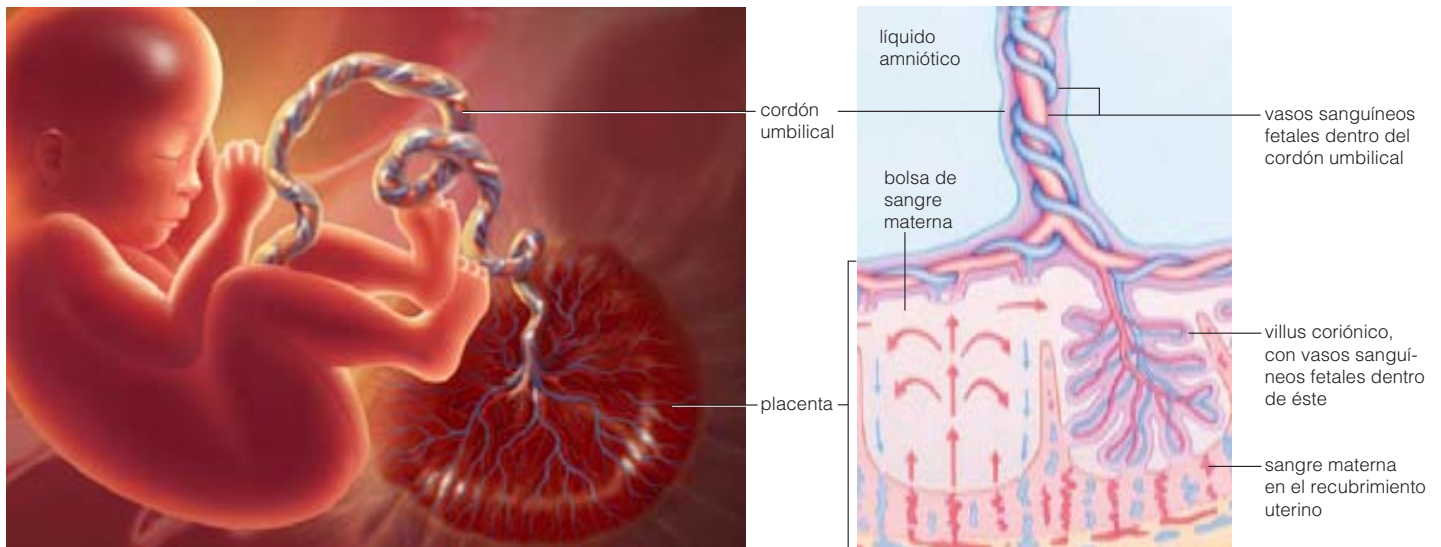
Si tiene deficiencia de yodo, su bebé puede nacer con cretinismo (sección 31.6).

Un embrión o feto puede estar expuesto a los patógenos que infectan a su madre. Si una mujer embarazada se infecta por el virus que causa la rubéola (sarampión alemán) durante las primeras seis semanas de desarrollo, existirá 50 por ciento de probabilidad de que su embrión sea infectado y que tenga un defecto congénito. Una madre infectada con VIH puede transmitirlo al bebé.

Muchas toxinas pueden atravesar la placenta. Una madre que ingiere alcohol o bebidas con cafeína, que usa drogas ilegales o que inhala el humo del tabaco expone a su hijo a sustancias peligrosas que pueden interferir con su desarrollo. Algunas medicinas de prescripción, incluyendo medicinas de ácido retinoico para el acné (Accutan) y la paroxetina antidepresiva (Paxil) también elevan el riesgo de defectos de nacimiento.

### Para repasar en casa ¿Cuál es la función de la placenta?

- Los vasos del sistema circulatorio del embrión se extienden a través del cordón umbilical hacia la placenta, donde corren a través de bolsas de sangre materna.
- La sangre materna y la embrionaria no se mezclan; las sustancias se difunden entre las corrientes sanguíneas materna y embrionaria al cruzar las paredes de los vasos.
- Algunos patógenos y sustancias tóxicas que causan defectos congénitos pueden atravesar la placenta de la madre afectando al feto en desarrollo.



Representación artística de la vista interior del útero, mostrando un feto conectado a la placenta por un cordón umbilical.

La placenta consta de tejido materno y fetal. La sangre del feto que fluye en los vasos del villus coriónico intercambia por difusión sustancias con la sangre materna alrededor del villus. Las corrientes sanguíneas no se mezclan.

**Figura 38.23 Animada** Sistema de apoyo de vida de un humano en desarrollo.



## 38.15 Nacimiento y lactancia

- Al igual que las hembras de otros mamíferos placentarios, las mujeres paren y alimentan a sus pequeños con la leche secretada de sus glándulas mamarias. Los cambios de los niveles hormonales controlan estos procesos.
- ◀ Vínculo a Hipotálamo y pituitaria 31.4

### Dar a luz

El cuerpo de una madre cambia cuando su feto se acerca al término del desarrollo, que es cerca de 38 semanas después de la fertilización. Hasta las últimas semanas, la firmeza de su cérvix ha evitado que el feto se resbale prematuramente hacia fuera del útero. Ahora el tejido conectivo cervical se vuelve más delgado, suave y más flexible para estirarse durante el nacimiento del bebé.

El proceso de nacimiento se conoce como **labor de parto**. El amnios suele romperse justo antes del nacimiento para que el líquido amniótico desagüe la vagina. El canal cervical se dilata. Fuertes contracciones impulsan al feto a través del cérvix y después hacia fuera de la vagina (figura 38.24).

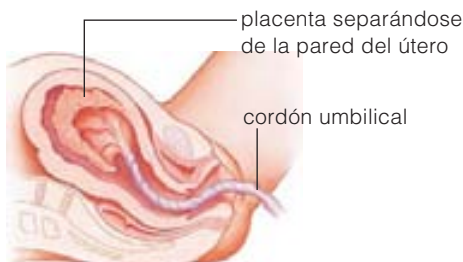
Un mecanismo de retroalimentación positiva opera durante la labor de parto. Poco antes del nacimiento, el feto suele cambiar de posición para que su cabeza entre en contacto con el cérvix materno. Los receptores en el cérvix sienten presión y dan la señal al hipotálamo, el cual, a su vez, envía una señal al lóbulo posterior de la pituitaria para que secrete oxitocina. En un asa de retroalimentación positiva, la oxitocina se une al músculo liso del útero, causando



**A** El feto en posición para el nacimiento; su cabeza está en contra del cérvix materno, el cual se dilata (se ensancha).



**B** Las contracciones del músculo estimuladas por la oxitocina fuerzan al feto hacia fuera de la vagina.



**C** La placenta se separa de la pared del útero y es expulsada.

**Figura 38.24** Expulsión del feto y la placenta durante la labor de parto. Las secundinas consisten en la placenta, el fluido tisular y la sangre.

## Nacimientos asombrosos (una vez más)

La investigación en la FIV abrió un camino a una variedad de tecnologías reproductivas asistidas, cada una con sus propias consideraciones éticas. Si una mujer no puede concebir, ahora puede obtener óvulos donados y utilizar la FIV para producir un blastocisto que pueda llevar a término. Una mujer que tenga óvulos fértiles y no pueda o no quiera llevarlos ella misma puede conseguir que un blastocisto concebido por FIV sea implantado en una madre sustituta. Los blastocistos creados por FIV son congelados para usarse después. Los padres en prospecto también pueden seleccionar los blastocistos antes de que sean implantados a fin de evitar defectos genéticos o para escoger características deseables, como un sexo en particular.

► **¿Cómo votarías?** Las organizaciones médicas han hecho muchas recomendaciones acerca de las tecnologías reproductivas, pero algunos especialistas en fertilidad ignoran estas recomendaciones. ¿Deberían las decisiones acerca del uso de tecnología reproductiva dejarse para los pacientes y sus médicos, o deberían existir leyes que limitaran el uso de estas tecnologías? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

fuertes contracciones uterinas que agregan presión adicional al cérvix. La presión agregada dispara más secreción de oxitocina, causando más estiramiento cervical, hasta que el feto es expulsado. A menudo los médicos administran oxitocina sintética para inducir la labor de parto o aumentar la fuerza de las contracciones.

Las fuertes contracciones musculares también despegan y expulsan la placenta del útero después del nacimiento. El cordón umbilical que conecta al recién nacido con esta masa de tejido expulsada es engrapada, cortada y atada. El ombligo del cuerpo marca el sitio de la unión anterior.

### Alimentación del recién nacido

Antes del embarazo, el tejido de los senos de una mujer es muy adiposo. Durante el embarazo, los ductos de leche y las glándulas mamarias se agrandan preparándose para la **lactancia**, o período de la producción de leche. La prolactina, una hormona secretada por la pituitaria anterior de la madre, estimula la síntesis de leche.

Cuando el recién nacido succiona, las señales neurales causan la liberación de la oxitocina. La hormona estimula los músculos alrededor de las glándulas lácteas a contraerse y forzar la leche hacia los ductos. Además de ser rica en nutrientes, la leche materna tiene anticuerpos que protegen al recién nacido de algunos virus y bacterias. Las madres lactando deben considerar que las drogas, el alcohol y otras toxinas pueden terminar en la leche.

**labor de parto** Expulsión de un mamífero placentario por contracciones musculares en el útero de la madre.

**lactancia** Producción de leche por un mamífero femenino.

### Para repasar en casa ¿Qué rol desempeñan las hormonas en el nacimiento y la lactancia?

- Durante el nacimiento, las contracciones musculares estimuladas hormonalmente fuerzan al feto a salir del cuerpo de su madre. Las hormonas también estimulan la producción y secreción de leche.

## Resumen



**Sección 38.1** La tecnología reproductiva, como la **fertilización in vitro**, puede ayudar a las parejas a tener hijos. Sin embargo, los descubrimientos en la tecnología reproductiva aumentan los temores y nos enfrentan con nuevos problemas éticos.



**Sección 38.2** La **reproducción asexual** produce copias genéticas (clones) a partir de un padre. La **reproducción sexual** produce descendencia variada, y puede ser ventajosa en ambientes donde las condiciones fluctúan.

La mayoría de los animales se reproducen sexualmente y tienen sexos separados, pero algunos son **hermafroditas**, que producen tanto óvulos como espermatozoides. En la **fertilización externa**, los gametos son liberados en el agua. La mayoría de los animales en tierra tienen **fertilización interna**; los gametos se reúnen en el cuerpo femenino. La descendencia puede desarrollarse dentro o fuera del cuerpo materno. La **yema** o vitelo ayuda a nutrir a las crías en desarrollo de la mayoría de los animales. En los mamíferos placentarios, las crías están sustentadas por nutrientes enviados a través de la **placenta**.



**Sección 38.3** Las **gónadas** masculinas humanas son los **testículos**, los cuales producen los espermatozoides y la hormona sexual: **testosterona**. La testosterona influye en la reproducción y en las características sexuales secundarias que emergen en la **pubertad**. Los espermatozoides se forman en los **túbulos seminíferos** de un testículo y maduran en un **epidídimo** que se abre en un **conducto deferente**. Las secreciones desde las vesículas seminales y la glándula prostática se unen con los espermatozoides para formar el **semen**. El semen es expulsado del cuerpo a través del **pene**.



**Secciones 38.4, 38.5** Las gónadas femeninas humanas son los **ovarios**. Los **foliculos** producen **ovocitos** y secretan **estrógenos** y **progesterona**. Un **oviducto** se une a un ovocito liberado en la **ovulación** en el **útero**. El **cérvix** del útero se abre dentro de la **vagina**.

Desde la pubertad hasta la **menopausia** una mujer tiene un **ciclo menstrual** aproximadamente cada mes. Durante cada ciclo, la hormona folículo estimulante produce un ovocito primario que se forma antes del nacimiento para madurar y un folículo que secreta estrógeno. El estrógeno causa crecimiento del **endometrio**. Un golpe de hormona luteinizante dispara la ovulación de un ovocito secundario. Después de la ovulación, el **cuerpo lúteo** secreta progesterona que prepara al útero para el embarazo. Cuando el cuerpo lúteo se descompone, ocurre la **menstruación**.



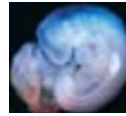
**Secciones 38.6–38.8** El coito coloca los espermatozoides dentro de la vagina. Generalmente sólo uno penetra al ovocito secundario, causando que éste complete la meiosis II. El núcleo del **óvulo** resultante y el del espermatozoide abastecen el material genético del cigoto.

Los seres humanos previenen el embarazo con abstinencia, mediante barreras quirúrgicas, físicas o químicas y al manipular las hormonas sexuales femeninas. Protozoarios, patógenos virales y bacteriales causan enfermedades de transmisión sexual (ETS).



**Secciones 38.9–38.11** Todos los animales pasan a través de etapas de desarrollo similares. Después de la fertilización, la **segmentación** aumenta el número de células. Debido a la **localización citoplásmica**, diferentes células reciben diferentes componentes del citoplasma materno. La segmentación termina con la producción de una **blástula**. En los vertebrados, la **gastrulación** forma una **gástrula** que tienen tres **capas germinales** (**ectodermo**, **mesodermo** y **endodermo**). Los órganos comienzan a formarse después de la gastrulación.

Las células se van especializando por la acción selectiva de la expresión génica. Algunas células afectan la expresión génica sobre otras células al secretar morfogenes o por inducción embrionaria. Los órganos adquieren su forma a medida que las células migran, las capas de tejido se plegan, y las células se suicidan a través del fenómeno de apoptosis. Los productos de los genes homeóticos regulan los patrones de formación: la formación de partes del cuerpo en sitios predecibles.



**Secciones 38.12–38.14** El desarrollo humano comienza con la fertilización, que generalmente ocurre en un oviducto. La segmentación produce un **blastocisto** que se implanta en la pared uterina.

Después de la implantación, se forma un **amnios** que encierra al embrión en un fluido. El corion forma parte de la placenta y el **alantoides** se convierte en parte del cordón umbilical. La placenta consta de las membranas extraembrionarias y el endometrio. Permite a la sangre embrionaria intercambiar sustancias con la sangre materna por medio de la difusión. El alcohol, las drogas y otras sustancias dañinas también pueden atravesar la placenta, por lo que la salud, la nutrición y el estilo de vida de la madre pueden afectar el crecimiento y el desarrollo del futuro niño.

La gastrulación ocurre aproximadamente en dos semanas; luego se forman un tubo neural, los arcos faríngeos y una cola en el embrión temprano. La cola desaparece y la formación de los órganos termina antes de que el embrión se convierta en **feto** después de ocho semanas.



**Sección 38.15** Las hormonas inducen la **labor de parto** alrededor de la semana 38. Una retroalimentación positiva controla las contracciones que primero expulsan al feto y después a la placenta. Las hormonas también controlan la maduración de las glándulas mamarias y la **lactancia**.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- La mayoría de los animales terrestres tienen fertilización \_\_\_\_\_.
  - interna
  - externa
- Un animal que forma óvulos y espermatozoides al mismo tiempo es llamado \_\_\_\_\_.
  - cigoto
  - hermafrodita
  - gástrula
  - gameto
- La testosterona es secretada por \_\_\_\_\_.
  - los testículos
  - el hipotálamo
  - la glándula prostática
  - la glándula pituitaria
- Durante el ciclo menstrual, un golpe de la hormona: \_\_\_\_\_ HL \_\_\_\_\_ a mitad del ciclo dispara la ovulación.
  - estrógenos
  - progesterona
  - HL
  - HFE

## Nacimientos múltiples y defectos de nacimiento

Los tratamientos de fertilidad elevan el riesgo de embarazos múltiples, los cuales están asociados con un aumento del riesgo de algunos defectos congénitos. La **figura 38.25** muestra los resultados del estudio de Yiwei Tang sobre los defectos de nacimiento reportados en Florida entre 1996 y el 2000. Tang comparó la incidencia de varios defectos entre nacimientos únicos y nacimientos múltiples. Ella calculó el riesgo relativo en cada tipo de defecto basado en cada tipo de nacimiento, y corrigiendo otras diferencias que puedan aumentar el riesgo, como la edad materna, el ingreso, la raza y el cuidado médico durante el embarazo. Un riesgo relativo menor de 1 significa que un defecto ocurre con menor frecuencia entre los nacimientos múltiples que en los nacimientos de un bebé. Un riesgo relativo mayor a 1 significa que los bebés de nacimientos múltiples tienen más probabilidad de tener un defecto.

	Prevalencia del defecto		Riesgo relativo
	Múltiples	Únicos	
Defectos de nacimiento totales	358.50	250.54	1.46
Defectos del sistema nervioso central	40.75	18.89	2.23
Defectos cromosómicos	15.51	14.20	0.93
Defectos gastrointestinales	28.13	23.44	1.27
Defectos genitales/urinarios	72.85	58.16	1.31
Defectos cardíacos	189.71	113.89	1.65
Defectos musculoesqueléticos	20.92	25.87	0.92
Síndrome de alcoholismo fetal	4.33	3.63	1.03
Defectos orales	19.84	15.48	1.29

**Figura 38.25** Prevalencia, por 10 000 nacimientos, de varios tipos de defectos congénitos entre nacimientos únicos y múltiples. El riesgo relativo para cada defecto se da después de que los investigadores ajustaron los resultados a la edad de la madre, la raza, la experiencia adversa de embarazos anteriores, la educación, la participación de asistencia médica durante el embarazo, el sexo del infante y el número de hermanos.

- ¿Cuál fue el tipo de defectos de nacimiento más común en el grupo de nacimientos de un bebé único?
- ¿Fue el defecto más o menos común en el grupo de nacimientos múltiples?
- Tang encontró que los nacimientos múltiples tienen más del doble de riesgo que los de un bebé único para un tipo de defecto. ¿Cuál?
- ¿Un embarazo múltiple aumenta el riesgo relativo de defectos cromosómicos en la descendencia?

- El cuerpo lúteo se desarrolla a partir de \_\_\_\_\_.
  - un cuerpo polar
  - las células foliculares
  - el ovocito secundario
  - los espermatogonios
- Las bacterias transmitidas sexualmente causan \_\_\_\_\_.
  - tricomoniasis
  - herpes genital
  - sífilis
  - todas las anteriores
- Une cada término con su descripción más adecuada.
 

___ epidídimo	a. transporta el óvulo al ovario
___ conductos deferentes	b. puede ser inflado por la sangre
___ vagina	c. donde maduran los espermatozoides
___ vesícula seminal	d. blanco de la vasectomía
___ pene	e. contribuyente principal del semen
___ oviducto	f. esparce el recubrimiento mensual
___ útero	g. canal del parto

- Un gen homeótico regula \_\_\_\_\_.
  - donde se forman las partes del cuerpo
  - la producción de leche
  - las características sexuales secundarias
  - la formación de espermatozoides
- Cierto o falso: Todos los blastómeros tienen los mismos componentes citoplásmicos y representan los mismos genes.

10. ¿Cuáles son los tres tejidos de la gástrula de un vertebrado?

- Un blastocisto humano normalmente se implanta en \_\_\_\_\_.
  - un oviducto
  - un tubo seminífero
  - el útero
  - la vagina

- Une cada hormona con su efecto.
 

___ oxitocina	a. aumenta la producción de espermatozoides
___ testosterona	b. provoca contracciones en el útero
___ HL	c. libera HL y HFE
___ GnRH	d. un golpe de ésta causa ovulación
___ HFE	e. desarrollo del folículo
___ GCH	f. hace que se produzca leche
___ prolactina	g. el endometrio se mantiene

- Coloca estos sucesos del desarrollo humano del primero al último.
  - se forma la blástula
  - el corazón empieza a latir
  - gastrulación
  - implantación
  - se abren los ojos
  - se forma el tubo neural

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- A partir de lo que has aprendido en este capítulo y en el anterior, explica por qué los análisis de orina pueden usarse para detectar un embarazo.
- Los gemelos fraternos (mellizos) son hermanos no idénticos que se forman cuando dos óvulos maduran y son liberados y fertilizados al mismo tiempo. Explica por qué un nivel aumentado de HFE eleva la probabilidad de que nazcan gemelos fraternos.
- Los tumores ováricos más comunes en las mujeres jóvenes son los teratomas. El nombre proviene de la palabra griega *teraton*, que significa monstruo. La característica "monstruosa" de estos tumores es la presencia de una variedad de tejidos, huesos, dientes, grasa y cabello. Explica por qué un tumor que se origina en una célula germinal puede contener una mayor gama de tejidos que uno derivado de una célula diferenciada del cuerpo.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Sistema reproductivo masculino; Cómo se forman los espermatozoides; Sistema reproductivo femenino; Ciclo ovárico; Ciclo menstrual; Fertilización; Desarrollo de la rana; Localización citoplásmica; Trasplante del labio dorsal; Formación del tubo neural; Desarrollo de la mano; Experimentos con las extremidades del pollo; Segmentación humana hacia la implantación.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



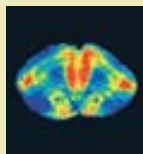


## UNIDAD 7 PRINCIPIOS DE ECOLOGÍA

◀ Vínculos a conceptos anteriores

### Conceptos clave

En este capítulo reforzarás tu aprendizaje sobre los sistemas sensoriales y endocrino (secciones 30.2 y 31.3). Repasarás las feromonas (30.7) y aprenderás más acerca de los efectos de la hormona oxitocina (31.4, 38.15). Antes de comenzar, debes estar seguro de comprender los conceptos de selección sexual (17.7) y adaptación (16.4). En nuestra descripción del comportamiento humano, volveremos a abordar el tema de los límites de la ciencia (1.9).



#### Fundamentos genéticos

Los genes que determinan la habilidad para responder a los estímulos nerviosos y hormonales influyen en el comportamiento. Estudiar las diferencias en y entre las especies

les permite a los científicos conocer las causas próximas y últimas del comportamiento.



#### Instinto y aprendizaje

El instinto es anterior a cualquier tipo de aprendizaje. Muchas de las conductas tienen un componente aprendido. Incluso la conducta instintiva puede ser modificada. Algunos tipos de aprendizaje pueden presentarse únicamente durante una etapa determinada del ciclo de vida.

# 39 Comportamiento animal

## 39.1 Defensa agresiva

Muchos animales pican o muerden cuando se ven amenazados. Por ejemplo, las abejas pican a los zorrillos, osos y otros animales que atacan su colmena. Las abejas viven en grandes grupos familiares, recolectan el néctar de las flores y lo almacenan en forma de miel. Ésta, junto con los cuerpos ricos en proteínas de las abejas en desarrollo, hace de la colmena un blanco atractivo para los animales hambrientos. La picadura es una respuesta adaptativa, es decir, una defensa evolutiva en contra de la amenaza de los usurpadores de la colmena.

Los seres humanos suelen etiquetar a un animal cuya respuesta defensiva se dispara fácilmente por su presencia como “agresivo”. Las abejas africanas, conocidas popularmente como “abejas asesinas”, son un claro ejemplo. Estas abejas son un híbrido entre las abejas europeas criadas por los apicultores y una subespecie nativa de África (figura 39.1). Las abejas europeas, valoradas por su miel, han sido criadas selectivamente para tener un umbral de reacción más alto, pero las abejas africanas mantienen su defensiva normal. Ambas pueden picar sólo una vez y producen la misma clase de veneno, pero las abejas africanas pican ante una menor provocación, responden en mayor número a las amenazas y persiguen a los intrusos con más persistencia.

Las abejas africanas surgieron en Brasil en la década de 1950. Los apicultores brasileños habían importado abejas africanas con la esperanza de criar un polinizador mejorado para los huertos de esta región tropical. Algunas de estas abejas importadas escaparon y se aparearon con abejas europeas ya establecidas allí. Los descendientes de ese híbrido se expandieron hacia el norte, llegando a Texas en 1990. En el 2009, las abejas africanas fueron detectadas en Nuevo México, Nevada, Utah, el sur de California, Oklahoma, Luisiana, Alabama y Florida.

Las abejas viven en cavidades y las abejas africanas pueden habitar en los espacios entre las paredes y en cajas de medidores de gas y electricidad. Las vibraciones de máquinas como las podadoras pueden disparar una respuesta defensiva. En el 2008, en Florida, un hombre murió

al ser picado cerca de 100 veces por molestar sin querer a una colonia de abejas africanas, mientras destruía un tráiler.

Las muertes causadas por las picaduras de abejas africanas son raras (han ocurrido menos de 20 desde su arribo en 1990), aunque una sola picadura puede ser fatal para alguien alérgico a su veneno. Además, las picaduras de abejas suelen ser muy dolorosas, y las personas que reciben muchos piquetes suelen necesitar atención médica. Por lo tanto, la continua expansión de abejas africanas a través de Estados Unidos es un asunto para preocuparse.

¿Qué es lo que hace a las abejas africanas tan irritables? Una razón es su mayor respuesta a la feromona de alarma. Una **feromona** es una señal química que transmite información entre dos individuos de la misma especie. Cuando una abeja que cuida la entrada de la colmena detecta una amenaza, libera una feromona de alarma. Las abejas adentro de la colmena detectan esta señal química y se aprestan a salir, y así ayudan a los guardias a alejar al intruso.

Los científicos examinaron la respuesta de las abejas africanas y las europeas a la feromona de alarma colocando un trazo cerca de la entrada de las colmenas y liberando una feromona artificial. Las abejas africanas volaron hacia afuera de la colmena atacando más rápido que las abejas europeas e insertaron de seis a ocho veces más sus aguijones en el trazo.

Considerar las diferencias entre las abejas nos lleva al estudio del comportamiento animal. Los científicos investigan las causas más próximas del comportamiento: los factores genéticos y fisiológicos que explican cómo se manifiesta. También investigan sus causas últimas: los factores que favorecieron la evolución de un comportamiento. Las interacciones entre los animales, y entre los animales y el ambiente, son el objeto de estudio de la **ecología**. La ecología del comportamiento, tema de este capítulo, es una faceta de ese campo. Los capítulos que siguen abordan el estudio de las poblaciones, los ecosistemas, las comunidades y la biosfera.

**Figura 39.1** Abejas africanas de guardia. Si se ven amenazadas, liberan una feromona de alarma que estimula a sus compañeras de colmena para atacar.

**ecología** Estudio de las interacciones entre el organismo y el ambiente.

**feromona** Señal química de comunicación intraespecífica.



### Comunicación animal

La comunicación animal solamente puede evolucionar si ésta beneficia al mismo tiempo a los emisores y los receptores de una señal. Los

animales se comunican a través de varios mecanismos. Los depredadores a veces se aprovechan del comportamiento de comunicación de su presa.



### Apareamiento y paternidad

Los machos y las hembras aumentan su éxito reproductivo de diferentes maneras. Las hembras suelen ser más selectivas al momento de encontrar una pareja sexual. La monogamia es

rara entre los animales, pero tiende a correlacionarse con el cuidado parental por ambos padres. Con mayor frecuencia, es la hembra la que se hace cargo del cuidado de las crías.



### Costos y beneficios de vivir en sociedad

La vida en grupos sociales tiene costos y beneficios reproductivos. No todos los ambientes favorecen la evolución de

tales grupos. El comportamiento de auto-sacrificio ha evolucionado entre algunas clases de animales que viven en grandes grupos familiares.

- › Muchas variaciones en el comportamiento en y entre las especies son el resultado de las diferencias heredadas. En algunos casos, los científicos han identificado con precisión los genes responsables de las variaciones.
- ◀ Vínculos a Herencia poligénica 14.2, Oxitocina 31.4

### Cómo los genes pueden influir sobre el comportamiento

El comportamiento animal requiere de una capacidad para detectar estímulos. Un **estímulo** es algún tipo de información acerca del ambiente que es detectado por un receptor sensorial y que genera una respuesta del organismo. La estructura del sistema nervioso determina los tipos de estímulos que un animal puede detectar y los tipos de respuestas que puede tener. Las diferencias en los genes que afectan la estructura y la actividad del sistema nervioso causan muchas diferencias en el comportamiento.

Los genes que afectan el metabolismo y las características estructurales también influyen sobre el comportamiento. Por ejemplo, el *Pyrenestes ostrinus*, el pinzón cascanueces de vientre negro come semillas grandes, otros pájaros comen semillas pequeñas (sección 17.6). Los pájaros que comen semillas pequeñas lo hacen porque sus genes especifican una estructura de pico que les permite abrir fácilmente las semillas pequeñas, pero no así las más grandes.

### Variaciones genéticas dentro de una especie

Una manera de investigar las bases genéticas del comportamiento es examinando las diferencias genéticas y del comportamiento entre miembros de una sola especie. Los estudios para determinar las raíces de las diferencias en el comportamiento defensivo entre las abejas africanas y las abejas europeas pertenecen a esta categoría.

El estudio de Stevan Arnold sobre la conducta alimentaria de las culebras listonadas (*Thamnophis elegans*) es otro ejemplo. Estas culebras no son venenosas, viven en los bosques costeros del noroeste del Pacífico y se alimentan de las babosas del plátano que son



**Figura 39.2** Las culebras listonadas costeras se alimentan de las babosas del plátano. Están genéticamente determinadas para reconocerlas como presas. En contraste, las culebras listonadas de las regiones tierra adentro, en donde no hay este tipo de babosas, las rechazan cuando los científicos se las ofrecen.

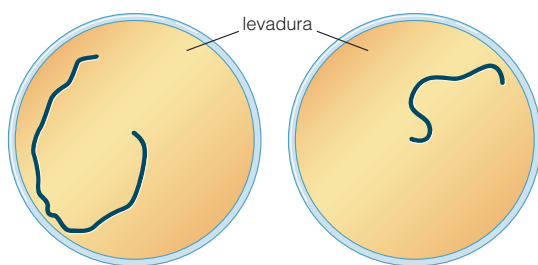
comunes en el suelo del bosque (figura 39.2). Tierra adentro no hay babosas del plátano. Las culebras que viven tierra adentro prefieren comer peces y renacuajos. Las preferencias en la comida son innatas. Cuando Arnold les ofreció a las culebras recién nacidas una babosa como primer alimento, las descendientes de las culebras de tierra adentro la ignoraron.

Arnold planteó la hipótesis de que las culebras de tierra adentro carecen de la habilidad determinada genéticamente para asociar la esencia de las babosas con comida. Él predijo que si las culebras costeras se cruzaran con las de tierra adentro, la descendencia tendría una respuesta intermedia hacia las babosas. Los resultados de estas cruas experimentales confirmaron su predicción. No sabemos cuál gen o genes sustentan esta diferencia.

Conocemos más acerca de las bases genéticas de las diferencias en el comportamiento entre las larvas de la mosca de la fruta. Las larvas, parecidas a un gusano y sin alas, se arrastran lentamente al comer la levadura que crece en la fruta podrida. En poblaciones silvestres de la mosca de la fruta, cerca de 70 por ciento de las larvas son “errantes”, lo que significa que tienden a desplazarse mucho mientras se alimentan. Las larvas errantes dejan un trozo de comida para buscar otro (figura 39.3A). El restante 30 por ciento de las larvas son “sedentarias”, tienden a moverse muy poco una vez que encuentran un trozo de levadura (figura 39.3B). Cuando no hay comida, las errantes y las sedentarias se desplazan con la misma energía. La causa próxima de la diferencia en los comportamientos de las larvas es una diferencia en los alelos de un gen llamado *gen de recolección* (*gen for*, por *foraging*).

Las moscas con un alelo dominante en su gen tienen el fenotipo errante. Las sedentarias son homocigóticas por el alelo recesivo. El *gen de recolección* codifica una enzima implicada en el aprendizaje de claves olfativas. Los errantes producen mayores cantidades de la enzima que los sedentarios.

La causa última de la variación conductual en el comportamiento de la larva es el resultado de la selección natural en la competencia por comida. En poblaciones experimentales con comida limitada, ambos tipos de larvas pueden sobrevivir hasta la edad adulta si su tipo de recolección es un comportamiento raro. Un errante tiene mayores posibilidades cuando está rodeado de sedentarios, y viceversa. Presumiblemente, cuando hay muchas larvas

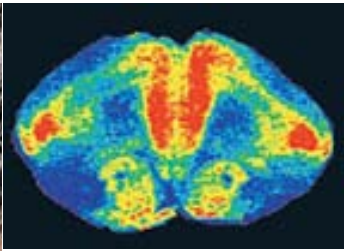


**A** Las errantes (genotipo *FF* o *Ff*) suelen desplazarse mucho mientras se alimentan. Cuando seguimos por 5 minutos su trayectoria en una caja de petri con levadura, la huella es relativamente larga.

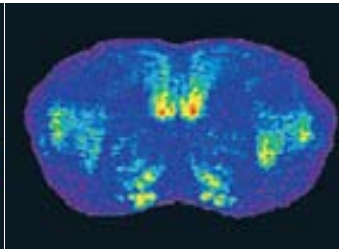
**B** Las sedentarias (genotipo *ff*) se mueven muy poco mientras comen. Cuando sus movimientos son rastreados por 5 minutos, la huella es relativamente corta.

**Figura 39.3** Polimorfismo genético en el comportamiento de desplazamiento alimenticio de las larvas de la mosca de la fruta. Cuando una larva es colocada en el centro de un plato lleno de levadura, su genotipo en el locus de *recolección* influye en qué tanto se desplaza mientras come. Las líneas negras muestran el trayecto de las larvas.





**B** El barrido mediante PET del cerebro de un campañol hembra de la pradera monógama, con muchos receptores para la hormona oxitocina (rojo).



**C** El barrido mediante PET del cerebro de un campañol hembra promiscua, con pocos receptores hormonales para la oxitocina.

**Figura 39.4** Estudio de las raíces genéticas del comportamiento del apareamiento y de los vínculos. Los campañoles (*Microtus*) son pequeños roedores cuyas especies cercanas varían en su comportamiento de apareamiento y vínculos, y en el número y la distribución de los receptores de la hormona oxitocina.

de un solo tipo, todas compiten por comida de la misma manera. Bajo estas circunstancias, una mosca que se comporte diferente a la mayoría tiene una ventaja. Como resultado, la selección natural preserva los dos alelos del *gen de recolección*.

### Variación genética entre especies

Comparar el comportamiento de especies relacionadas puede a veces clarificar las bases genéticas del mismo. Por ejemplo, estudios realizados en campañoles —un ratón de campo— (figura 39.4) han revelado que las diferencias heredadas en el número y la distribución de ciertos receptores de hormona influyen en el comportamiento del apareamiento y los vínculos que establece.

Las diferencias en el comportamiento de apareamiento entre las especies cercanas de campañoles hacen de estos animales los sujetos ideales para su estudio. La mayoría de los campañoles, como la mayor parte de los mamíferos, son promiscuos. Sin embargo, algunos campañoles tienen relaciones monógamas durante su vida. Por ejemplo, en campañoles de la pradera se establecen formas de lazos sociales permanentes después de una serie de apareamientos repetidos. La hormona oxitocina juega un papel central en los lazos de las hembras de campañoles que viven en la pradera. Cuando las hembras que forman parte de una pareja establecida son inyectadas con un químico que interfiere con la acción de la oxitocina, abandonan a sus parejas permanentes y se aparean con otros machos.

Las hembras de las especies de campañoles promiscuas se comportan como lo hacen porque están menos influidas por la oxitocina que los campañoles de la pradera. Cuando los investigadores compararon los cerebros de las especies promiscuas y monógamas, encontraron una diferencia abrumadora en el número y distribución de receptores de la oxitocina (figura 39.4B,C). Los cerebros de los campañoles que habitan en la pradera y que son monógamos tienen muchos receptores de oxitocina en la región del cerebro asociada al aprendizaje social. Los campañoles que habitan en la montaña tienen mucho menos de estos receptores y son promiscuos.

En los campañoles machos, las variaciones en la distribución de receptores de otra hormona (arginina vasopresina, o AVP) se correlacionan con las tendencias de los vínculos. Comparada con la especie promiscua, la especie de machos monógamos tiene

más receptores AVP. Cuando los científicos aislaron el gen para el receptor AVP de los campañoles de la pradera y usaron un virus para transferir copias de este gen dentro del cerebro anterior de los ratones machos (los cuales son naturalmente promiscuos), los ratones genéticamente modificados terminaron con sus prácticas de *playboys*. Entonces prefirieron a una hembra con la que ya hubieran copulado en lugar de una extraña. Estos resultados confirmaron el papel del AVP al adoptarse la monogamia entre los roedores machos.

### Genética del comportamiento humano

Casi todas las características del comportamiento humano tienen una base poligenética y están influidas por el ambiente. Recuerda esto cuando leas los encabezados informando acerca del descubrimiento de un gen “para” el comportamiento impulsivo, el alcoholismo o alguna otra característica humana. Generalmente, tales descubrimientos muestran una mínima correlación estadística entre un alelo particular y una tendencia aumentada hacia un comportamiento particular.

Algunas veces los descubrimientos en los estudios del comportamiento animal inspiran los estudios en los humanos. Por ejemplo, los investigadores están analizando el papel de la oxitocina en el comportamiento social humano. La producción o recepción deteriorada de oxitocina puede contribuir al autismo, un desorden en el cual la persona tiene problemas para establecer vínculos sociales y emocionales. Los científicos están reuniendo datos acerca de los genes receptores de la oxitocina de niños autistas y de sus hermanos que no están afectados. El objetivo del estudio genético es determinar si los alelos del gen receptor de la oxitocina elevan la probabilidad del autismo. La oxitocina también está siendo probada como tratamiento para el autismo.

**estímulo** Señal ambiental ante la cual responde un receptor sensorial.

### Para repasar en casa ¿Cómo afectan los genes el comportamiento?

- Muchos genes moldean el sistema nervioso. Algunos afectan características como la capacidad de un animal para detectar y responder a los estímulos.
- Las diferencias genéticas afectan el comportamiento característico de las especies, y también entre individuos de la misma especie.
- La mayoría de los comportamientos humanos son complejos, con características poligenéticas complejas. Los estudios sobre las diferencias genéticas pueden arrojar luz sobre la predisposición a comportamientos particulares.

## 39.3 Instinto y aprendizaje

- Algunos comportamientos son innatos y pueden realizarse sin ninguna práctica.
- La mayoría de los comportamientos pueden ser modificados como resultado de la experiencia.

### Comportamiento instintivo

Todos los animales nacen con la capacidad para un **comportamiento instintivo**, una respuesta innata hacia un estímulo específico y generalmente simple. Por ejemplo, la culebra listonada costera se comporta instintivamente cuando ataca a una babosa del plátano en respuesta al aroma de ésta.

El ciclo de vida del pájaro cuco provee varios ejemplos de un instinto trabajando. Este pájaro europeo es un parásito de nidos, es decir, un animal que pone sus huevos en el nido de otros. La hembra cuco pone sus huevos en los nidos de otros pájaros. El cuco que acaba de nacer está ciego, pero hace contacto con un huevo puesto por sus padres adoptivos, estimulando una respuesta instintiva. Este polluelo maniobra el huevo hacia su espalda y luego lo empuja hacia fuera del nido (figura 39.5A). Este comportamiento elimina cualquier competencia potencial para la atención de los padres adoptivos.

La respuesta de un polluelo cuco de arrojar el huevo es un **patrón de acción permanente**: una serie de movimientos instintivos disparados por un estímulo específico que, una vez comenzado, continúa hasta completarse sin necesidad de más señales. Tal comportamiento permanente tiene ventajas de sobrevivencia cuando permite una reacción rápida hacia un estímulo importante. Sin embargo, una respuesta establecida hacia un estímulo simple tiene limitaciones. Por ejemplo, el padre adoptivo de un cuco responde al estímulo simple de la boca abierta del polluelo con el patrón de acción permanente y el comportamiento parental de alimentación (figura 39.5B), sin importar el gran tamaño y la coloración inusual del cuco.



**Figura 39.5** Comportamiento instintivo.

**A** El joven cuco arroja el huevo de su padre adoptivo fuera del nido.

**B** El padre adoptivo alimenta al polluelo cuco en respuesta a una simple señal: una boca entreabierta.



### Aprendizaje temporal-sensorial

El **comportamiento aprendido** es un comportamiento desarrollado por la experiencia. Algunos comportamientos instintivos pueden ser modificados por el aprendizaje. Los golpes iniciales de la culebra listonada hacia su presa son instintivos, pero su forma de evitar presas peligrosas o desagradables es aprendida. El aprendizaje puede ocurrir a lo largo de toda la vida del animal o estar restringido a un periodo crítico.

El **comportamiento improntado** es una forma de aprendizaje que ocurre durante un periodo genéticamente determinado en una etapa temprana de la vida. Por ejemplo, los polluelos de ganso aprenden a seguir a un objeto grande que se inclina sobre ellos en respuesta a su primer piar (figura 39.6). Con raras excepciones, este objeto es su madre. Cuando maduran, estos gansos buscarán una pareja sexual similar al objeto improntado.

Una capacidad genética para aprender, combinada con experiencias reales en el ambiente, moldea la mayoría del comportamiento. Por ejemplo, un macho de ave canora tiene una capacidad innata para reconocer el canto de su especie cuando escucha cantar a los machos mayores. El macho joven utiliza estas canciones ya oídas como guía para añadir detalles a su canto. Los machos sin un modelo o expuestos solamente al canto de otras especies suelen cantar una versión rudimentaria del canto de su propia especie.

Muchos pájaros sólo pueden aprender los detalles del canto de su especie durante un limitado periodo de su vida temprana. Por ejemplo, un gorrión macho corona blanca no cantará si no escucha a un “tutor” macho de su especie durante sus primeros 50 días, aproximadamente. Después de ese periodo, escuchar a un tutor de su misma especie no influirá en su canto.

La mayoría de los pájaros también deben practicar su canción para perfeccionarla. En un experimento, los investigadores paralizaron temporalmente los músculos del cuello de varios pinzones cebra que estaban comenzando a cantar. Después de estar incapacitados temporalmente para practicar, estos pájaros ya no pudieron perfeccionar su canto. En contraste, la parálisis temporal



**Figura 39.6** Konrad Lorenz, ganador del premio Nobel por sus investigaciones. Aquí vemos a unos gansos que se improntaron a él. La fotografía en el recuadro muestra un patrón improntado más típico.

de los músculos del cuello en pájaros muy jóvenes o adultos no inhibió su capacidad para hacerlo. Sin embargo, en esta especie también hay un periodo crítico para aprender y practicar el canto.

### Respuestas condicionadas

Casi todos los animales son aprendices de por vida. La mayoría aprende a asociar ciertos estímulos con recompensas y otros con consecuencias negativas.

En el condicionamiento clásico, la respuesta involuntaria de un animal hacia un estímulo se asocia con los estímulos que lo acompañan. En el ejemplo más famoso, Iván Pavlov sonaba una campana cada vez que alimentaba a un perro. Eventualmente, la respuesta refleja del perro (salivación incrementada) era producida solamente por el sonido de la campana. La aversión del gusto es una variante natural del condicionamiento clásico. Cuando a un animal le dan náuseas después de probar una nueva comida, evita esa comida en el futuro.

En el condicionamiento operante, un animal modifica su comportamiento voluntario en respuesta a las consecuencias del mismo. Este tipo de aprendizaje fue observado por primera vez en animales de laboratorio. Si una rata presiona una palanca y es recompensada con una ración de alimento, es muy probable que presione la palanca otra vez. Una rata que recibe una descarga cuando entra a un área particular, aprenderá rápidamente a evitar esa área. En la naturaleza también los animales aprenden a repetir comportamientos que les proporcionen comida u oportunidades de aparearse y a evitar aquellos que les causan dolor.

### Otros tipos de comportamiento aprendido

En la **habituación**, un animal aprende por experiencia a no responder a un estímulo que tenga efectos ya sean positivos o negativos. Por ejemplo, las palomas en las ciudades aprenden a no huir de los grandes grupos de personas que caminan junto a ellas.

Muchos animales identifican elementos en su ambiente y forman una especie de mapa mental. Ese mapa puede ponerse en uso cuando el animal necesita regresar a casa. Por ejemplo, un cangrejo violinista que se ha alejado hasta 10 metros (30 pies) de su agujero es capaz de escabullirse derecho a casa cuando percibe una amenaza.

Muchos animales también aprenden los detalles de su señal social; aprenden a reconocer parejas, crías o competidores por su apariencia, llamadas, olor o alguna combinación de señales. Por ejemplo, dos langostas macho que se encuentran por primera vez, comenzarán a pelear (figura 39.7). Más tarde, se reconocerán por el olor, y el perdedor evitará acercarse al ganador.



**Figura 39.7** Aprendizaje social. Dos langostas macho peleando en su primer encuentro. Después de la pelea, el perdedor recordará el olor del ganador y lo evitará. Si no vuelve a haber otro encuentro, conservará el recuerdo de la derrota por cerca de dos semanas.



**Figura 39.8** Los resultados del aprendizaje por observación. Un mono tití abre un contenedor usando sus dientes. Después de observar a un individuo lograr esta maniobra con éxito, otros titís usaron la misma técnica. El análisis de sus movimientos en video mostró que los titís observadores imitaron el comportamiento que habían visto con anterioridad.

En el aprendizaje de imitación, un animal copia el comportamiento que observa en otro individuo. Los primates pueden aprender nuevas habilidades de esta manera. Por ejemplo, Ludwig Huber y Bernhard Voelkl permitieron a los monos tití observar a otro mono abrir un contenedor para conseguir el premio que estaba dentro. Algunos titís usaron sus manos para abrir el contenedor, otros usaron sus dientes. Cuando a los monos que observaban se les dio un contenedor similar, usaron sus manos o sus dientes dependiendo de cuál fue la técnica que observaron (figura 39.8).

**comportamiento aprendido** Comportamiento modificado por la experiencia.

**comportamiento improntado** Aprendizaje que puede ocurrir solamente durante un intervalo específico en la vida de un animal.

**comportamiento instintivo** Respuesta innata a un estímulo simple.

**habituación** Aprender a no responder a estímulos repetidos.

**patrón de acción permanente** Serie de movimientos instintivos producidos por un estímulo simple y llevados a cabo con pequeñas variaciones una vez que empieza.

### Para repasar en casa ¿Cómo moldean el instinto y el aprendizaje el comportamiento?

- ▶ El comportamiento instintivo puede realizarse sin una experiencia previa, como cuando una guía simple dispara un patrón de acción permanente. Aun este comportamiento puede modificarse por la experiencia.
- ▶ Ciertos tipos de aprendizaje sólo pueden ocurrir en periodos críticos en el ciclo de vida.
- ▶ El aprendizaje puede afectar tanto al comportamiento voluntario como al involuntario.



## 39.4 Aprendizaje adaptativo

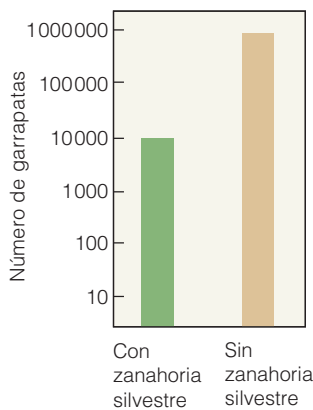
- › Los científicos realizan experimentos para probar sus hipótesis acerca del valor adaptativo de un comportamiento.
- ◀ Vínculo a Características adaptativas 16.4

El hecho de que un comportamiento particular exista, no significa que sea una característica adaptativa (sección 16.4). El comportamiento pudo haber sido adaptativo bajo condiciones previas, o podría ser una consecuencia de otra característica. No obstante, los investigadores del comportamiento a menudo prueban hipótesis acerca del valor adaptativo de un comportamiento.

Por ejemplo, los estorninos y muchos otros pájaros colocan ramitas de plantas aromáticas, como la zanahoria silvestre, en sus nidos (figura 39.9A). Larry Clark y Russell Mason establecieron una hipótesis acerca de que el comportamiento de decoración del nido aumentaba el éxito reproductivo de un pájaro al reducir el número de garrapatas que se alimentan succionando la sangre

de los polluelos. Algunas sustancias de las plantas detienen la reproducción o la maduración de los insectos. Los investigadores probaron sus hipótesis reemplazando los nidos naturales de los estorninos por nidos artificiales. Algunos nidos de reemplazo tenían ramitas de zanahorias silvestres y otros no. Después de que los polluelos de los estorninos desarrollaron plumas, Clark y Mason contaron las garrapatas dejadas en los nidos. Como se esperaba, los nidos libres de ramitas tenían más garrapatas (figura 39.9B).

En otros estudios, los investigadores encontraron que las plantas aromáticas estimulaban el crecimiento y la salud de los polluelos a pesar de que no afectaron el número de parásitos. Por lo tanto, el comportamiento de decoración del nido puede ser adaptativo por más de un motivo.



**Figura 39.9** Conducta de decoración del nido de estorninos.

- A** Estornino con material para construir el nido.
- B** Resultado de un experimento que prueba el efecto de las ramitas de zanahoria silvestre sobre el número de ácaros en el nido. Los nidos con zanahoria silvestre tienen un número significativamente menor de ácaros que los que no tienen.

### Para repasar en casa ¿Qué hace a un comportamiento adaptativo?

- › Una conducta es adaptativa si conduce a un éxito reproductivo.
- › Los biólogos pueden realizar experimentos para probar hipótesis acerca del valor adaptativo de un comportamiento.

## 39.5 Señales de comunicación

- › Las señales de comunicación juegan un papel tanto en el comportamiento cooperativo como en el competitivo.
- ◀ Vínculo a Feromonas 30.7

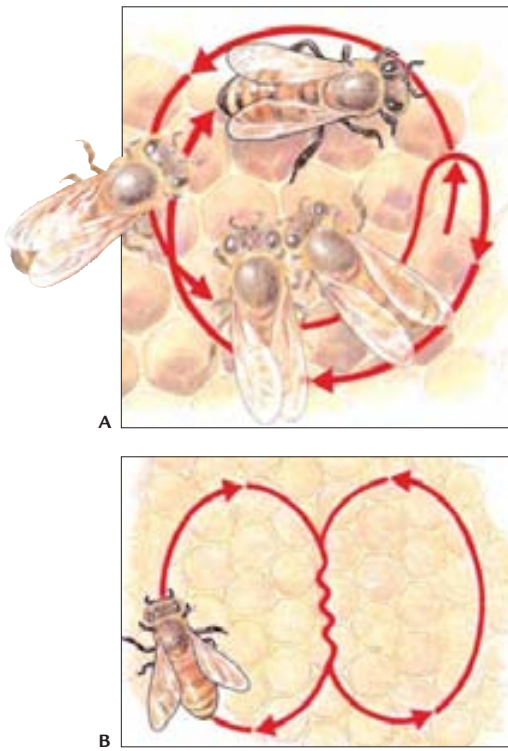
Las **señales de comunicación** son señales químicas, acústicas, visuales o táctiles que transmiten información de un miembro de una especie a otro. Estas señales se desarrollan y persisten sólo si beneficia tanto al emisor como al receptor.

Las feromonas son señales químicas. Las señales de las feromonas provocan una rápida reacción en el comportamiento del receptor. Las feromonas de alarma de las abejas son un ejemplo; también lo son los atrayentes sexuales que ayudan a encontrarse a los machos y a las hembras de muchas especies. Las feromonas de preparación causan respuestas de larga duración, como cuando una sustancia disuelta en la orina de los ratones machos dispara la ovulación en las hembras de la misma especie.

El canto de las aves es una señal acústica para atraer a la pareja. A menudo los animales territoriales usan llamados o cantos para advertir de su presencia a los competidores potenciales. Las llamadas de alarma son emitidas en respuesta a una amenaza. Algunas contienen una gran cantidad de información. El perrito de la pradera emite una llamada cuando ve un águila y una llamada



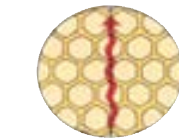
**Figura 39.10** Señales visuales. **A** Babuino macho mostrando sus dientes en señal de amenaza. **B** Pingüinos en cortejo. **C** Un lobo arqueando su cuerpo muestra a otro lobo una conducta de juego, no de agresión.



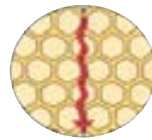
**Figura 39.11 Animada** Danza de las abejas, un ejemplo de exhibición táctil. **A** Las abejas que han visitado la fuente de comida cerca de su colmena regresan y realizan una danza en redondo sobre el panal orientado verticalmente en la colmena. Las abejas que mantienen contacto con el danzante vuelan hacia afuera en busca de comida cerca de la colmena.

**B** Una abeja que visita la fuente de alimento a más de 100 metros de su colmena, realiza un baile de *contoneo*. La orientación del abdomen del danzante que se contonea, en la dirección precisa de su baile, informa a las otras abejas acerca de la localización de la comida.

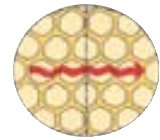
**C** Si la comida está alineada con el sol, el contoneo del danzante prosigue derecho hacia el panal. **D** Si la comida está en dirección opuesta al sol, el contoneo del danzante está hacia abajo. **E** Si la comida está a 90 grados hacia la derecha en dirección al sol, el contoneo está a 90 grados hacia la derecha de la vertical. La velocidad de la danza y el número de contoneos en una dirección proporciona información acerca de la distancia de la comida. Cuando la comida está a 200 metros la abeja baila mucho más rápido, y con más contoneos sin interrupción, comparado con un baile inspirado por una fuente de alimento que se encuentre a 500 metros.



**C** Cuando la abeja se mueve directo hacia arriba del panal, los reclutas se mueven directamente hacia el sol.



**D** Cuando la abeja se mueve directo hacia abajo del panal, los reclutas vuelan directamente hacia la fuente alejándose del sol.



**E** Cuando la abeja se mueve hacia la derecha de la vertical, los reclutas se mueven a 90 grados a la derecha del sol.

diferente cuando divisa un coyote. Al oír la llamada, otros perritos de la pradera responden apropiadamente, ya sea entrando en sus madrigueras (para escapar del ataque de un águila) o parándose erectos (para avistar al coyote).

Las características de una señal acústica están relacionadas con su valor adaptativo. Las señales relacionadas con el cortejo son fácilmente localizadas. El canto de un pájaro macho lo beneficia cuando una hembra lo encuentra. En contraste, las llamadas de alarma a menudo tienen propiedades que hacen más difícil localizar la posición del emisor.

La demostración de amenaza de un mandril es una señal visual que comunica que está listo para pelear contra un rival (figura 39.10A). Gran parte del cortejo de las aves involucra la señalización visual coordinada (figura 39.10B). La selección favorece señales inequívocas, de manera que los movimientos que sirven como señal a menudo se vuelven exagerados. La forma del cuerpo está en sintonía con los movimientos, como cuando las plumas de colores brillantes realzan una demostración de cortejo.

Las abejas usan señales táctiles para comunicar la localización de comida. Una abeja obrera que encuentra comida regresa a la colmena y se mueve con un patrón definido, abriéndose paso entre las demás abejas que la están rodeando. Las señales comunican información a otras abejas acerca de la distancia y la dirección de la fuente de comida (figura 39.11).

A veces la misma señal funciona en más de un contexto. Por ejemplo, los perros y los lobos muestran un comportamiento de

juego haciendo una reverencia de juego (figura 39.10C). Sin una señal visual, el receptor de la señal podría interpretar esos comportamientos como agresivos o sexuales, pero no de jugueteo.

Algunas veces los depredadores utilizan los sistemas de señales de sus presas. Por ejemplo, el macho de la rana túngara atrae a las hembras con llamadas complejas. Los murciélagos que comen ranas usan estas llamadas para afinar la puntería sobre el emisor de ésta. Cuando los murciélagos están cerca, las ranas macho emiten llamadas más simples y en menor cantidad. La señal más suave es un ardid entre la localización de una compañera para aparearse y la necesidad de sobrevivencia inmediata. Otro ejemplo es el de las luciérnagas que atraen a las parejas produciendo destellos de luz con un patrón característico. Algunas luciérnagas hembra atacan a los machos de otras especies. Cuando una hembra depredadora ve el destello de un macho de la especie víctima, responde con el mismo destello, como si fuera una hembra de su propia especie. Cuando éste se aproxima listo para aparearse, ella lo captura y se lo come.

### Para repasar en casa ¿Qué son las señales de comunicación animal?

- ▶ Una señal de comunicación química, visual, acústica o táctil transfiere información de un individuo a otro de la misma especie. Ambos, el emisor y el receptor, se benefician de la transferencia.
- ▶ Las señales pueden llamar la atención de los depredadores y de los receptores intencionales. Las características de las señales reflejan un balance entre el beneficio de mandar información y el costo potencial de la señalización.

**señal de comunicación** Señal química, acústica, visual o táctil que es producida por un miembro de una especie y detectada y respondida por otros miembros de la misma especie.

- › Los comportamientos de apareamiento y los de cuidado de las crías suelen reflejar presiones selectivas opuestas que operan en los machos y en las hembras.
- ◀ Vínculo a Selección sexual 17.7

### Comportamiento de apareamiento

Los machos y las hembras de una especie suelen competir para tener acceso a sus parejas, y muchos son exigentes con sus compañeros. Ambas situaciones conllevan a una selección sexual. Este proceso microevolutivo favorece las características que proporcionan una ventaja competitiva al atraer y retener a la pareja.

Los animales machos producen muchos espermatozoides pequeños y las hembras producen óvulos grandes en menor cantidad. Por lo tanto, el macho puede producir más descendencia que una hembra. Los machos generalmente maximizan su éxito reproductivo al aparearse tantas veces como les sea posible. El aparearse con más de un macho puede beneficiar a la hembra al incrementar la diversidad genética de su descendencia. Sin embargo, dado que el número potencial de crías es más limitado, ella tiene más compromiso en cada descendencia. Por lo tanto, las hembras tienen más probabilidades que los machos de rechazar la procreación con individuos de baja calidad.

Las hembras de la mosca escorpión sólo procrean con machos que les proporcionen un alimento cargado de energía. El macho caza y mata a una palomilla o algún otro insecto. Entonces libera una feromona sexual que atrae a las hembras hacia él y hacia su "regalo de bodas" (figura 39.12A). Sólo hasta después de que la hembra ha estado comiendo por cinco minutos aproximadamente, empieza a aceptar el espermatozoides de su pareja. Aun después de que empieza el apareamiento, la hembra puede separarse de su pretendiente si termina su comida. Si termina su apareamiento, ella va a buscar un nuevo macho y el espermatozoides de éste va a reemplazar al del primero. Por lo tanto, mientras más grande sea el regalo del macho, más tardará la hembra en comérselo y así será mayor la oportunidad de que el espermatozoides fertilice sus huevos.

Una hembra de cangrejo violinista valora tanto al macho como a su casa. Los cangrejos viven a lo largo de las playas arenosas. Una de las tenazas del macho es más grande, y a menudo representa más de la mitad del peso total de su cuerpo (figura 39.12B). Durante la temporada de crianza, cientos de cangrejos machos cavan madrigueras para aparearse cerca una de la otra. Cada macho se para a la entrada de su madriguera saludando con su tenaza grande. Las hembras se pasean revisando a los machos. Si a una hembra le gusta lo que ve, inspecciona el agujero de su pretendiente. Sólo cuando una madriguera tiene el lugar y las dimensiones adecuadas, se aparea con el dueño y pone sus huevos en su madriguera. Una vez se observó a una hembra particularmente exigente visitar 106 madrigueras en una hora. La localización de la madriguera y el tamaño son importantes porque afectan el desarrollo de las larvas.

En contraste, los machos del urogallo (*Centrocercus urophasianus*) se sitúan en un **lek**, o arena de cortejo, un terreno comunal que sirve sólo como pista de baile. Con las plumas de la cola erectas, el macho pisotea con sus pies y emite llamados resonantes al inflar y desinflar las grandes bolsas de su cuello (figura 39.12C). Cada hembra se aparea con un solo macho, pero los machos más populares se aparean muchas veces.

En las especies en las que las hembras se aglomeran cerca de un recurso vital, los machos pueden acaparar un **territorio**, es decir, una región que ocupan y defienden de los demás. El que ocupa el territorio se aparea con todas las hembras en su territorio. Los leones, los alces, los elefantes marinos y los bisontes (figura 39.13) tienen este comportamiento de apareamiento.

Cuando las hembras deben escoger entre un grupo de machos en exposición o entre un grupo de machos defendiendo el territorio de apareamiento, casi todas se aparean, pero muchos machos no. Estos sistemas ejercen una fuerte presión selectiva en los machos en cuanto a las características relacionadas con el apareamiento. El resultado es a menudo un **dimorfismo sexual**, una diferencia en la morfología entre los sexos. La enorme tenaza del cangrejo



**A** Macho de mosca escorpión portando una araña como regalo nupcial para una pareja potencial.



**B** Cangrejo macho moviendo su pinza grande para atraer a la hembra.



**C** Los gallos machos de salvia se reúnen en sitios comunes donde danzan sacando su cuello a relucir y haciendo llamados de cortejo.

**Figura 39.12** Cómo impresionar a la hembra.



violinista, la bolsa del cuello inflable del macho del urogallo y el enorme tamaño del cuerpo de un bisonte macho, son ejemplos de características dimórficas sexuales.

Con excepción de las aves, la monogamia es rara en los animales. Un estimado de 3 por ciento de los mamíferos son socialmente monógamos; se enlazan como pareja y cooperan para criar a su descendencia. Sin embargo, los análisis genéticos casi siempre muestran evidencias de una paternidad mixta en la descendencia de algunas parejas. Ambos, machos y hembras, se comprometen en apareamientos externos.

### Cuidado paterno

El comportamiento paterno requiere una inversión de tiempo y energía que de otra forma podría estar invertido en reproducirse nuevamente. La evolución en el cuidado parental requiere que el beneficio hacia un padre, en términos de sobrevivencia de una descendencia aumentada, sea mayor que el costo de una oportunidad reproductiva perdida.

En casi todos los mamíferos las crías nacen en un estado relativo de indefensión, por lo que es esencial el cuidado parental. En la gran mayoría de los casos, la hembra es la única que cuida a las crías (figura 39.14A). Después de aparearse, los machos pueden irse y volver a reproducirse, mientras que las hembras se quedan empollando los huevos o desarrollando a sus crías dentro de su cuerpo. También los machos que cuidan a las crías pueden, sin saberlo, terminar protegiendo la descendencia de otro macho, lo que significa una inversión sin un beneficio genético.

Los machos rara vez funcionan como cuidadores. El sapo partero es una excepción interesante. El macho sostiene una hilera de huevos fertilizados alrededor de sus patas hasta que los huevos se abren (figura 39.14B). La hembra se aparea con múltiples machos.

La mayoría de las aves son monógamas y los padres cooperan en el cuidado de las crías (figura 39.14C). Los urogallos y otras aves, cuyas hembras cuidan solas de las crías, tienden a empollar cuando están más desarrolladas y requieren menos cuidado.

**dimorfismo sexual** Distintos fenotipos de machos y hembras.

**lek** En algunas aves, área comunal de apareamiento para los machos.

**territorio** Región que uno o más animales ocupan y defienden en contra de su competidores.

### Para repasar en casa ¿Cómo afecta la selección natural el apareamiento y el cuidado parental?

- Cada comportamiento individual tiende a maximizar su propio éxito reproductivo.
- En muchas especies, unos cuantos machos monopolizan las oportunidades de apareamiento, ya sea atrayendo a las hembras para que los escojan o defendiendo un territorio con muchas hembras.
- La monogamia es rara y aun en especies socialmente monógamas algunos individuos se aparean con otras parejas. El cuidado parental de los machos está asociado a la monogamia.



**Figura 39.13** Bisontes machos enfrascados en un combate durante la temporada de celo. Unos cuantos machos se aparearán con muchas hembras. Algunos machos no lograrán aparearse.



**A** Las hembras del oso grizzly cuidan a sus oseznos por espacio de dos años. El macho no participa en la crianza.



**B** El sapo partero macho carga los huevos en desarrollo.



**C** Un par de pagazas piquirrojas cooperan en el cuidado del polluelo.

**Figura 39.14** Cuidado de la descendencia.

- › Muchos animales se benefician integrándose en grupos, pero la vida social también tiene costos.
- ◀ Vínculo a Cultura 24.9

### Defensa contra los depredadores

En algunos grupos, las respuestas de cooperación contra los depredadores reducen el riesgo neto para todos. Muchos individuos pueden estar en alerta ante los depredadores, unirse en un contraataque o comprometerse en defensas más efectivas.

Aves, monos, suricatos, perritos de la pradera y muchos otros animales que viven en grupos sociales efectúan llamadas de alarma en respuesta a un depredador (figura 39.15A). Una llamada de alarma suele provocar una agitación en el grupo haciendo que el depredador decida buscar comida en otro lugar.

Las orugas de la mosca de sierra, que se alimentan en grupo sobre las ramas, se benefician de la respuesta coordinada del grupo contra los pájaros depredadores. Cuando un pájaro se acerca, las orugas se yerguen y vomitan las hojas de eucalipto parcialmente digeridas (figura 39.15B). Los pájaros depredadores tienden a evitar la masa movediza del fluido de las orugas y prefieren atacar a cada individuo por separado. Cuando les ofrecieron 20 orugas a la vez, los pájaros se comieron un promedio de 4.1 orugas. Cuando se las dieron una por una, el promedio fue de 5.6.

Cuando los animales se agrupan, algunos individuos protegen a otros contra los depredadores (figura 39.15C). La preferencia por estar en el centro de un grupo puede crear una **manada egoísta**, en la cual los individuos se esconden unos detrás de otros. El comportamiento de manada egoísta ocurre en la mojarra de agallas azules. Una mojarra macho construye un nido haciendo un hoyo en el fango en el fondo de un lago y las hembras depositan sus huevos en esos nidos. Los caracoles y los otros peces toman los huevos. La competencia por los lugares más seguros es mayor cerca del centro de un grupo, y son los machos más grandes los que los toman. Los

machos pequeños se agrupan alrededor de ellos y soportan lo más arduo de la depredación de los huevos. Aun así, los machos pequeños están en mejores circunstancias haciendo su nido en la orilla del grupo que por sí solos.

### Oportunidades mejoradas de alimentación

Muchos mamíferos, incluso lobos, leones, perros salvajes y chimpancés, viven en grupos sociales y cooperan en la cacería (figura 39.16). ¿Son los cazadores cooperativos más eficientes que los solitarios? A menudo, no. En un estudio, los investigadores observaron que un león solitario atrapa a su presa cerca de 15 por ciento de las veces. Dos leones cazando cooperativamente atrapan a la presa dos veces más seguido que un león solitario, pero tienen que compartir el botín de la caza, lo cual significa que la cantidad de comida por león es la misma. Cuantos más leones se unen a la cacería, cae la tasa de éxito por león. Los lobos tienen un patrón similar. Entre los carnívoros que cazan cooperativamente, el éxito de la cacería no es la mayor ventaja de la vida del grupo. Los individuos cazan juntos, pero también repelen a los carroñeros, cuidan a las crías y protegen juntos su territorio.

Vivir en grupo también permite la transmisión de características culturales o comportamientos aprendidos por imitación. Por ejemplo, los chimpancés elaboran y usan herramientas simples cortando hojas de las ramas de los árboles. Usan palos gruesos para hacer hoyos en un montículo de termitas e insertan “cañas de pescar” largas y flexibles en los hoyos (figura 39.17). Los palos largos agitan a las termitas, las cuales atacan y se adhieren a los palos. Los chimpancés retiran el palo y lamen las termitas.

**jerarquía de predominio** Sistema social en el cual los recursos y las oportunidades de apareo están distribuidas en forma inequitativa dentro de un grupo.

**manada egoísta** Grupo temporal que se forma cuando los individuos se unen para minimizar su riesgo individual ante los depredadores.



**A** Perrito de la pradera de cola negra dando una llamada de alarma.

**B** Grupos de orugas de mosca de sierra australianas regurgitando el fluido.

**C** Bueyes almizcleros adultos formando un aro de cuernos. Las crías están protegidas en el centro del aro.

**Figura 39.15** Defensas grupales.





**Figura 39.16** Miembros de una manada de lobos (*Canis lupus*). Los lobos cooperan en la cacería, el cuidado de las crías y la defensa del territorio. Los beneficios no están distribuidos equitativamente. La mayoría de las veces sólo los individuos de más alto rango, el macho alfa y la hembra alfa, se aparean.

Diferentes grupos de chimpancés usan formas de herramientas y métodos ligeramente distintos para pescar termitas. Los más jóvenes aprenden imitando a los adultos.

### Jerarquías de predominio

Muchos animales que viven en grupos permanentes forman una **jerarquía de predominio**. En este tipo de sistema social, los animales dominantes obtienen una mayor parte de los recursos y las oportunidades de apareo que los subordinados. En general, el predominio se establece por una confrontación física. En la mayoría de las manadas de lobos, un macho dominante se aparea con una hembra dominante. Los otros miembros de la manada son hermanos y hermanas, tías y tíos. Todos cazan y llevan la comida a los individuos que cuidan a las crías en su guarida.

¿Por qué tendría un subordinado que ceder los recursos y a menudo los privilegios de apareo? Porque sucede que retar a un individuo fuerte puede ser peligroso, tanto como vivir solo. Los subordinados tienen su oportunidad de reproducirse al sobrevivir a un compañero dominante.

### En cuanto a los costos

Relativamente pocos animales pasan la mayor parte del tiempo en grupos sociales. ¿Por qué? Porque en la mayoría de los hábitats los costos de vida social sobrepasan los beneficios. Los individuos que viven en grupos densos compiten más por los recursos (sección 40.5). Los pingüinos y muchas otras aves marinas forman densas colonias de crianza en las que la competencia por el espacio y la comida es intensa (figura 39.18). A la menor oportunidad, un par de gaviotas van a canibalizar los huevos y aun los polluelos de sus vecinos. Los grandes grupos sociales también atraen a más depredadores, y los individuos que viven en grupos densos están en un riesgo mayor de contraer parásitos y enfermedades contagiosas que brincan de hospedero en hospedero.

#### Para repasar en casa ¿Cuáles son los beneficios y los costos de vivir en un grupo?

- Vivir en un grupo social puede traer beneficios, como defensas cooperativas o escudos en contra de los depredadores.
- Vivir en grupo tiene costos como una competencia aumentada y el aumento de la vulnerabilidad a las infecciones.



**Figura 39.17** Los chimpancés (*Pan troglodytes*) usan palos como herramienta para extraer apetitosas termitas de un nido. Este comportamiento es aprendido por imitación.



**Figura 39.18** Una colonia multitudinaria de apareamiento de pingüinos.



- › Los casos extremos de esterilidad y de autosacrificio han evolucionado solamente en dos grupos de insectos y en un grupo de mamíferos. ¿Cómo se perpetúan los genes de los no reproductores?
- ◀ Vínculo a Insectos 23.13

### Insectos sociales

Los insectos sociales incluyen a las abejas, las termitas y las hormigas. Todos estos insectos eusociales se mantienen juntos por generaciones en un grupo que tiene una división del trabajo. Estos grupos tienen obreros estériles que cuidan de manera cooperativa a la descendencia de unos cuantos individuos que se aparean. Tales obreros a menudo están altamente especializados en forma y función (figura 39.19).

Una abeja reina es la única hembra fértil en su colmena (figura 39.20A). La reina es más grande que sus hijas obreras, en parte debido a sus ovarios agrandados. La abeja reina secreta una feromona que hace que las otras abejas hembras en la colmena sean estériles. Las 30000 a 50000 obreras hembras estériles alimentan a las larvas, limpian y mantienen la colmena y construyen el panal hecho de secreciones de cera. Las obreras también colectan el néctar y el polen que alimentan a los habitantes de la colonia. Defienden la colmena y se sacrificarán para repeler a cualquier intruso.

Los machos zánganos sin aguijón se producen estacionalmente y subsisten de la comida que reúnen sus hermanas obreras. Cada día, los zánganos vuelan en busca de una pareja. El que tenga suerte encontrará una abeja virgen alejándose de la colonia en su vuelo. El zángano muere después de aparearse. La reina copula con muchos machos y usa el esperma de los machos almacenado durante años.

Al igual que las abejas, las termitas viven en enormes grupos familiares con una reina que se especializa en la producción de huevos (figura 39.20B). A diferencia de la colmena de las abejas, un montículo de termitas tiene machos y hembras estériles. Un rey abastece a la hembra con esperma. Las termitas aladas reproductivas de ambos sexos se desarrollan estacionalmente.

### Ratas-topo sociales

La esterilidad y el autosacrificio extremo son raros en los vertebrados. Los únicos mamíferos eusociales son dos especies de ratas-topo africanas. El mejor estudiado es *Heterocephalus glaber* o rata-topo desnuda. Los clanes de este roedor casi sin pelo viven en madrigueras en las partes secas del este de África.

La hembra reproductora domina al clan y se aparea con uno, dos y hasta tres machos (figura 39.20C). Los miembros no reproductores viven para proteger y cuidar a la “reina”, al “rey” (o reyes) y a su descendencia. Los excavadores estériles cavan túneles y cámaras. Cuando un excavador encuentra una raíz comestible, la acarrea hasta la cámara principal y chirría. Hace este sonido para reclutar a otros, los cuales ayudan a llevar la comida a la cámara. De esta manera se alimentan la reina, sus parejas y su descendencia. Otros ayudantes estériles cuidan la colonia. Cuando un depredador aparece, lo persiguen y atacan aun a riesgo de sus vidas.

### Evolución del altruismo

Un obrero estéril en una colonia de insectos sociales o un clan de ratas-topo desnudas muestra un **comportamiento altruista**, el cual resalta el éxito reproductivo de otro individuo a expensas de aquél. ¿Cómo evolucionó este comportamiento? De acuerdo a la **teoría de aptitud inclusiva** de William Hamilton, los genes asociados con el altruismo son seleccionados si guían hacia un comportamiento que promueve el éxito reproductivo de parientes cercanos al altruista.

Un padre diploide sexualmente reproductivo que cuida a su descendencia no es de utilidad a las copias genéticas exactas de sí mismo. Cada uno de sus gametos, y cada cría, hereda una mitad de sus genes. Otros individuos del grupo social que tiene los mismos ancestros también comparten genes. Hermanos y hermanas son genéticamente similares a un padre y su descendencia. Sobrinos y sobrinas comparten cerca de un cuarto de los genes de su tío.

Los obreros estériles promueven genes para el “autosacrificio” a través del comportamiento que pueda beneficiar a los parientes más cercanos. En las colonias de las abejas, termitas y hormigas,



**A** Abeja obrera olla de miel australiana, un contenedor viviente para las reservas de alimento de la colonia.



**B** Hormiga soldado con sus formidables mandíbulas.



**C** Termita soldado sin ojos. Bombardea a los intrusos con un chorro de sustancia pegajosa desde su cabeza en forma de boquilla.

**Figura 39.19** Formas especializadas de servir y defender la colonia. Todos estos individuos son estériles.



**Figura 39.20** Tres reinas. **A** Abeja reina con hijas estériles. **B** La reina termita hace que su descendencia y su pareja parezcan diminutas. **C** Reina rata-topo desnuda.

los obreros estériles ayudan a los parientes fértiles con quienes comparten genes. Una abeja guardia muere después de agujonear, pero su sacrificio preserva copias de sus genes en sus compañeras de colmena.

La endogamia aumenta la similitud genética entre parientes y puede jugar un papel importante en la sociabilidad de la rata-topo. Un clan es altamente endógeno, como resultado de muchas generaciones de apareamientos entre hermanos, madre-hijo y padre-hija. Los investigadores ahora están buscando otros factores que seleccionan un comportamiento eusocial en la rata-topo. De acuerdo a una hipótesis, un hábitat árido y una fuente de comida irregular favorecen los genes de la rata-topo que contribuyen a cooperar en cavar madrigueras, la búsqueda de comida y esquivar a los competidores para obtener esos recursos.

**comportamiento altruista** Comportamiento que beneficia a otros a expensas del individuo.

**teoría de aptitud inclusiva** Sostiene que los genes asociados con el altruismo pueden ser ventajosos si el costo de este comportamiento tiene mayor valor para el altruista por el éxito reproductivo de sus parientes.

### Para repasar en casa ¿Cómo puede evolucionar el comportamiento altruista?

- ▶ El comportamiento altruista puede surgir y persistir cuando los altruistas ayudan a los parientes a sobrevivir y reproducirse. Las acciones del altruista aumentan la probabilidad de que las copias de sus genes para altruismo pasen a la siguiente generación.

## Defensa agresiva (una vez más)

Cuando una abeja reina europea se aparea con un zángano africanizado, su descendencia de obreras es tan agresiva como las obreras en una colonia africanizada pura. En contraste, una cruce entre una reina africanizada y un zángano europeo produce obreras con un nivel intermedio de agresión. Desafortunadamente, la pareja de reina europea-macho africanizado ocurre con mucho más frecuencia que la cruce recíproca. Los machos africanizados superan a los machos europeos por el apareamiento.



**¿Cómo votarías?** Las abejas africanizadas continúan aumentando su campo de acción. ¿Debería el estudio de su genética ser de alta prioridad? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## 39.9 Evolución del comportamiento humano

- ▶ Las fuerzas evolutivas conformaron y continúan influyendo sobre el comportamiento humano, pero sólo los humanos pueden hacer elecciones morales sobre sus acciones.
- ◀ Vínculo a Filosofía de la ciencia 1.9

Mucha gente se resiste a la idea de analizar las bases evolutivas del comportamiento humano. Un temor común es que un comportamiento objetable pueda ser definido como “adaptativo”. Para los biólogos evolucionistas, sin embargo, “adaptativo” no significa “moralmente correcto”. Simplemente significa que un comportamiento aumenta su éxito reproductivo. Los estudios científicos no se ocupan de los asuntos morales (sección 1.9).

Por ejemplo, el infanticidio es moralmente repugnante, pero se presenta en muchos grupos animales y en muchas culturas humanas. En su libro sobre comportamiento maternal, Sarah Blaffer Hrdy, experta en primates, cita un estudio en una aldea en Papúa, Nueva Guinea, donde los padres sacrifican a cerca de 40 por ciento de los recién nacidos. Hrdy argumenta que cuando los recursos y el apoyo social son difíciles de conseguir, una madre que no es capaz de criar a un recién nacido hasta la edad adulta puede reducir sus costos sacrificándolo. Entonces, la madre puede enfocar sus limitados recursos hacia sus otros hijos.

¿Es atroz este comportamiento? Sí. ¿Pueden las posibles ventajas evolutivas del comportamiento ayudarnos a evitarlo? Posiblemente. Un análisis de las condiciones bajo las cuales ocurre el infanticidio nos dice esto: cuando las madres no tienen los recursos que necesitan para cuidar a sus descendientes, hay más posibilidades de que opten por hacerles daño. Nosotros, como sociedad, podemos actuar a partir de esta información.

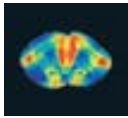
### Para repasar en casa ¿Qué es lo que los estudios de la evolución nos dicen acerca del comportamiento humano?

- ▶ El análisis evolutivo sobre el comportamiento humano nos puede decir por qué algunos comportamientos ocurren en algunas culturas. No nos dicen nada acerca de la moralidad de un comportamiento.

## Resumen



**Sección 39.1** Los científicos estudian las causas próximas del comportamiento animal, como las diferentes respuestas a las **feromonas**. También investigan la causa última del comportamiento y sus raíces evolutivas. El estudio de los efectos ambientales sobre el comportamiento es una faceta de la **ecología**.



**Sección 39.2** El comportamiento se refiere a las respuestas coordinadas que tiene un animal ante los **estímulos**. Empieza con genes que influyen en el desarrollo y la actividad de los sistemas nervioso, endocrino y muscular. Los estudios sobre las diferencias conductuales dentro de una especie o entre especies relacionadas pueden arrojar luz sobre las causas próximas y últimas de un comportamiento.

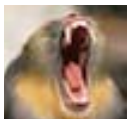


**Sección 39.3** El **comportamiento instintivo** es anterior a cualquier aprendizaje. Un **patrón de acción estable** es una respuesta instintiva hacia un estímulo simple.

El **comportamiento aprendido** surge en respuesta a la experiencia. Un **comportamiento improntado** o **troquelado** es resultado de un aprendizaje sensitivo-temporal. En la **habituación**, un animal aprende a pasar por alto ciertos estímulos. Los animales también forman mapas mentales, reconocen la identidad de otros individuos, desarrollan respuestas condicionadas e imitan comportamientos observados.



**Sección 39.4** Un comportamiento que tenga una base genética está sujeto a la evolución por selección natural. Los experimentos científicos pueden probar nuestras hipótesis acerca del valor adaptativo de un comportamiento específico.



**Sección 39.5** Las **señales de comunicación** químicas, acústicas o táctiles están hechas para cambiar el comportamiento de individuos de la misma especie. La evolución influye sobre las propiedades de las señales, como lo demuestra el hecho de que las llamadas del cortejo se localizan fácilmente, pero no las llamadas de alarma. Algunas veces los depredadores pueden sacar provecho del sistema de comunicación de sus presas.



**Sección 39.6** La selección sexual favorece las características que le dan al individuo un margen competitivo para atraer parejas. Ambos, machos y hembras, se benefician al aparearse con múltiples parejas, pero los machos tienden a ser menos exigentes que las hembras respecto a las características de sus parejas sexuales. Cuando un gran número de hembras se juntan en un área defendible, los machos compiten por el control de tal área. Los machos pueden destacarse para las hembras en un **lek**, o arena de cortejo, o mantener un **territorio** con los recursos que las hembras necesitan. Los sistemas de apareamiento en los cuales algunos machos fungen como padres favorecen un **dimorfismo sexual**. La monogamia es rara; los individuos de especies socialmente monógamas a veces son “infieles”.

El cuidado parental tiene costos reproductivos en términos de una frecuencia de reproducción reducida. Es adaptativa cuando beneficia a un conjunto de crías, al compensar los costos. El cuidado parental del macho suele estar asociado con la monogamia.



**Sección 39.7** Algunos animales van juntos como una **manada egoísta** en respuesta a la amenaza de depredadores. Otros viven en grupos sociales y se benefician al cooperar en la detección de depredadores, en la defensa mutua y cuidando a las crías. En una **jerarquía de predominio**, los recursos y las oportunidades de apareamiento se distribuyen en forma inequitativa entre los miembros del grupo. Las especies que viven en grandes grupos tienen costos como un incremento en las enfermedades y el parasitismo, además de una competencia más intensa por los recursos.



**Sección 39.8** Las hormigas, las termitas y algunos otros insectos, al igual que las ratas-topo, son eusociales: viven en colonias con generaciones superpuestas y tienen una división de labores reproductivas. La mayoría de los miembros de una colonia no se reproducen; en lugar de eso atienden a sus parientes.

La **teoría de aptitud incluyente** manifiesta que el **comportamiento altruista** puede perpetuarse cuando los individuos altruistas ayudan a sus parientes reproductores. Los individuos altruistas ayudan a perpetuar los genes que determinan su altruismo al promover el éxito reproductivo de parientes cercanos que también llevan copias de estos genes.

**Sección 39.9** Un comportamiento humano que sea adaptativo en el sentido evolutivo puede ser juzgado por la sociedad como moralmente equivocado. La ciencia no se pronuncia por la moralidad.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

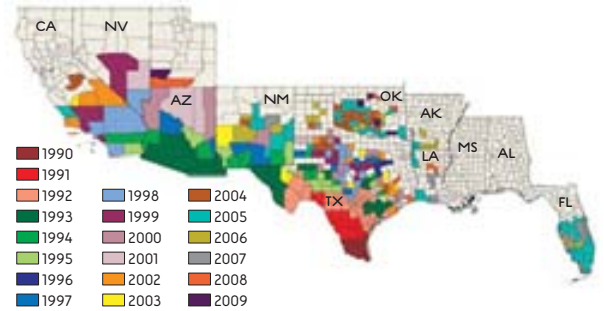
- Los genes afectan el comportamiento de los individuos al \_\_\_\_\_.
  - influir en el desarrollo de los sistemas nerviosos
  - influir en la respuesta de los individuos a las hormonas
  - determinar cuál estímulo puede ser detectado
  - todas las anteriores
- Stevan Arnold ofreció comida de babosas a las culebras listonadas recién nacidas de diferentes poblaciones para probar su hipótesis de que su respuesta hacia las babosas \_\_\_\_\_.
  - fue moldeada por selección indirecta
  - es un comportamiento instintivo
  - está basado en feromonas
  - es adaptativo
- Un comportamiento se define como adaptativo si \_\_\_\_\_.
  - varía entre individuos de una población
  - se manifiesta sin aprendizaje previo
  - aumenta el éxito reproductivo de un individuo
  - se difunde a través de una especie
- La danza de las abejas transmite información acerca de \_\_\_\_\_.
  - depredadores
  - oportunidades de apareamiento
  - localización de la comida
  - la cantidad de miel
- Un (una) \_\_\_\_\_ es una sustancia que lleva información entre individuos de la misma especie.
  - feromona
  - neurotransmisor
  - hormona
  - todas las anteriores



# Actividades de análisis de datos

**Expansión de abejas africanizadas** Las abejas se dispersan formando nuevas colonias. Una reina vieja abandona la colmena junto con un grupo de obreras. Estas abejas encuentran un nuevo sitio para anidar y construir una nueva colmena. Mientras tanto, en la vieja colmena, emerge una nueva reina, se aparea y toma el control. Una nueva colmena puede estar a varios kilómetros de la vieja.

Las abejas africanizadas forman nuevas colonias con mayor frecuencia que las europeas, una característica que contribuye a su expansión. Las abejas africanizadas también se expanden al ocupar las colmenas existentes de las abejas europeas. Además, en las áreas donde las colmenas de las abejas europeas y africanizadas coexisten, las reinas europeas tienden a aparearse más con los machos africanizados, introduciendo así rasgos africanizados dentro de la colonia. La **figura 39.21** muestra los condados en Estados Unidos donde las abejas africanizadas se establecieron entre 1990 y el 2009.



**Figura 39.21** Expansión de las abejas africanizadas en Estados Unidos entre 1990 y el 2009. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos agrega un condado a este mapa sólo cuando el estado declara oficialmente la aparición de abejas africanizadas en ese condado. Las abejas pueden ser identificadas como africanizadas a partir de sus características morfológicas o del análisis de su ADN.

1. ¿Dónde se establecieron por primera vez las abejas africanizadas en Estados Unidos?
2. ¿En qué estados aparecieron las abejas africanizadas por primera vez en el 2005?
3. ¿Por qué podría ser posible que el transporte humano de abejas haya contribuido a la expansión de las abejas africanizadas en Florida?

6. ¿En cuál grupo de animales es más común la monogamia y la cooperación de ambos padres para el cuidado de las crías?
7. Menciona dos posibles beneficios de vivir en grupo.
8. Todas las abejas obreras son \_\_\_\_\_.
  - a. machos
  - b. estériles
  - c. hembras
  - d. b y c
9. Los insectos eusociales \_\_\_\_\_.
  - a. viven en grupos familiares extendidos
  - b. incluyen a las termitas, las abejas y las hormigas
  - c. muestran una división del trabajo reproductiva
  - d. todas las anteriores
10. Ayudar a otros individuos con un costo reproductivo de uno mismo puede ser adaptativo si aquellos que ayudaron son \_\_\_\_\_.
11. Une los términos con su descripción más adecuada.

___ patrón de acción permanente	a. forma de aprendizaje temporal
___ altruismo	b. área comunal de cortejo
___ habituación	c. aprender a ignorar un estímulo
___ lek	d. área defendida con recursos
___ territorio	e. atender a otro individuo a expensas de uno mismo
___ comportamiento improntado	f. distribución inequitativa de beneficios dentro de un grupo
___ jerarquía de predominio	g. la respuesta involuntaria se vincula a un estímulo
___ condicionamiento clásico	h. serie de movimientos instintivos disparados por un estímulo simple

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Pensamiento crítico

1. Durante miles de millones de años, los únicos objetos brillantes en el cielo nocturno eran las estrellas o la Luna. Las palomillas nocturnas las utilizan para navegar en línea recta. Hoy en día, el instinto de volar hacia objetos brillantes, revolotear alrededor del alumbrado público de las calles, golpeándose contra los vidrios de las ventanas que están muy alumbrados, causa a las palomillas un cansancio extenuante. Este comportamiento es claramente no adaptativo, entonces ¿por qué persiste?
2. La hembra del chimpancé sólo se une sexualmente durante su periodo fértil, el cual es anunciado por la inflamación de sus genitales externos. Los bonobos, los parientes más cercanos de los chimpancés, son sexualmente más activos que éstos. Las hembras bonobo se aparean incluso cuando no son fértiles. En ambas especies, el apareo es promiscuo; cada hembra se aparea con muchos machos. Una hipótesis es que la promiscuidad femenina puede ayudar a prevenir el infanticidio practicado por los machos. Se ha observado a los machos chimpancés sacrificando a las crías en los bosques, pero este comportamiento nunca se ha observado entre los bonobos.

Explique por qué sería desventajoso para un macho sacrificar a la cría de una hembra con la que ha tenido sexo. ¿La actividad sexual aumentada de una hembra bonobo reduce la probabilidad del sacrificio de las crías practicado por los machos? ¿Por qué?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

➤ Lenguaje de la danza de las abejas.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Los capítulos anteriores exploraron historia evolutiva y la naturaleza genética de poblaciones, incluso las de los humanos (secciones 1.4, 16.4, 17.2, 24.11). Ahora vas a considerar los factores ecológicos que limitan el crecimiento de una población. La ciencia no puede dirigir aspectos sociales —en este caso, cómo el crecimiento exponencial afecta el crecimiento de las vidas humanas (1.9). Sólo puede llegar a explicar cómo las condiciones y los eventos ecológicos sustentan el crecimiento demográfico, o ponen punto final a esto.



### Estadísticas vitales

Los ecólogos explican el crecimiento de la población en términos de tamaño, densidad, distribución y número de individuos en categorías de edad diferentes, a través de métodos para estimar el tamaño de la población y la densidad en el campo.



### Tasas exponenciales de crecimiento

El tamaño de la población y su base reproductiva influyen en la tasa de crecimiento. Mientras los nacimientos excedan a las muertes, una población va a crecer exponencialmente: cada generación va a ser más grande que la anterior.



# 40 Ecología de poblaciones

## 40.1 Desastres de graznidos

Los gansos canadienses (*Branta canadensis*) fueron cazados casi hasta su extinción a finales de 1800. A principios de 1900, las leyes federales y los tratados internacionales se pusieron en práctica para protegerlos al igual que a otras aves migratorias. En décadas recientes, el número de gansos en Estados Unidos ha crecido. Por ejemplo, en 1970, Michigan tenía cerca de 9000 aves, y actualmente tiene más de 300 000. Estas aves herbívoras a menudo se congregan en campos de golf y en parques (figura 40.1). Están considerados como una peste porque producen heces verdes y viscosas que manchan los zapatos y la ropa. Las heces del ganso que caen dentro del agua agregan nutrientes que estimulan el crecimiento de bacterias y algas.

Los gansos canadienses también son una amenaza para el tráfico aéreo. En enero del 2009, los motores de un avión de US Airways fallaron poco tiempo después de que el avión despegara del aeropuerto de La Guardia, Nueva York. La rápida reacción de piloto hizo que acuatizara en el cercano río Hudson, donde botes cargaron a los 155 pasajeros. Después del choque, los investigadores determinaron que las fallas del motor ocurrieron enseguida de que gansos canadienses fueron succionados dentro de ambos motores.

Controlar el número de gansos canadienses presupone un reto, porque varias poblaciones diferentes de ellos pasan temporadas en Estados Unidos. Una **población** es un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un área particular. Los miembros de una población se aparean unos con otros más de lo que se aparean con miembros de otras poblaciones. En el pasado, casi todos los gansos de Canadá vistos en Estados Unidos eran migratorios. (Una migración es un viaje redondo entre regiones, usualmente en respuesta a los giros o gradientes esperados en recursos ambientales). Los gansos que anidan en el norte de Canadá volaron hacia Estados Unidos para pasar el invierno y después regresaron a Canadá. El nombre común de la especie refleja este vínculo con Canadá.

La mayoría de los gansos canadienses aún emigran, pero algunas poblaciones han perdido esta característica. Los gansos canadienses se aparean donde se criaron, y las aves no migratorias son por lo general descendientes de gansos deliberadamente introducidos a un parque o a una reserva de cacería. Durante el invierno, las aves migratorias a



**Figura 40.1** Problemas con gansos. *Página opuesta*, un parque en Oakland, en California, infestado de gansos canadienses. *Arriba*, el vuelo 1549 de US Airways flota en el río Hudson después de chocar contra gansos que incapacitaron ambos motores.

menudo se mezclan con las no migratorias. Por ejemplo, un ave que se aparea en Canadá y vuela a Virginia (Estados Unidos) para pasar el invierno se va a encontrar junto a gansos que nunca han salido de Virginia. La vida es más difícil para gansos migratorios que para los no migratorios. El volar cientos de millas hacia y desde un área de apareamiento norteña les resta mucha energía, además de ser peligroso. Comparada con un ave migratoria, una que permanece en un lugar puede ocupar más energía para producir crías. Si el animal no migrante vive en un área urbana o suburbana, esto también lo va a beneficiar por una abundancia no natural de comida (pasto) y una igualmente no natural falta de depredadores. Sin sorpresa, el mayor aumento en la población de los gansos canadienses ha sido entre aves no migratorias que viven donde hay más seres humanos.

En el 2006, las quejas crecientes acerca de los gansos canadienses llevaron al Servicio de Vida Silvestre y Pesca de Estados Unidos a animar a los encargados de la vida silvestre a buscar formas para reducir las poblaciones no migratorias de gansos canadienses, sin dañar indebidamente a las aves migratorias. Para hacer esto, los biólogos necesitan saber cuáles rasgos caracterizan a cada población de gansos, al igual que cómo interactúan todas las poblaciones unas con otras, con otras especies y con su ambiente físico. Esta clase de información es el objetivo del campo de la ecología de poblaciones.

**población** Grupo de organismos de la misma especie que viven en la misma área y se aparean entre sí.



### Límites en el aumento de tamaño

Los factores dependientes de la densidad, como la competencia por los recursos, llevan a un crecimiento lógico. Una

población crece exponencialmente al principio, luego el crecimiento disminuye cuando el número se acerca a la capacidad de carga del ambiente.



### Patrones de sobrevivencia y reproducción

Las características del ciclo de vida, como la edad en la primera reproducción y el número de crías por evento

reproductivo, varía y es moldeada por la selección natural. Las características adaptativas del ciclo de vida son aquellas que maximizan el éxito reproductivo en la vida de un individuo.



### Población humana

Las poblaciones humanas han dejado a un lado los límites históricos de crecimiento por el de la expansión global en los nuevos hábitats, las características culturales y las innovaciones tecnológicas, pero ninguna población puede expandirse indefinidamente, y estamos empezando a rebasar nuestros límites.



- › Los factores ecológicos afectan el tamaño, la densidad, la distribución y la estructura de edad de una población.
- ◀ Vínculos a Error de muestreo 1.8, Reproducción asexual en plantas 27.5, Grupos sociales 39.7

Estudiar la ecología de poblaciones, a menudo involucra el uso de la **demografía**, estadísticas que describen a una población. La demografía de una población a menudo cambia con el tiempo.

### Tamaño de la población

El **tamaño de la población** es el número de individuos en una población. A menudo no es práctico contar a todos los individuos, por lo que frecuentemente los biólogos utilizan técnicas de muestreo para estimar el tamaño de la población.

El **muestreo de parcela** estima el número total de individuos en un área, sobre la base de conteo directo en una pequeña porción de un área. Por ejemplo, los ecólogos pueden estimar el número de hierbas en un pastizal, o el número de almejas en un fondo fangoso, al medir el número de individuos en cuadrantes de un metro por un metro. Para estimar el tamaño de la población total, los científicos multiplican el número promedio de individuos en las porciones muestra por el número de porciones que puedan caber en el área donde vive una población. Las estimaciones derivadas de las muestras de la porción por el número de éstas son más exactas cuando los organismos bajo estudio no son demasiado móviles y las condiciones a través del área que ellos ocupan son más o menos uniformes.

Los científicos utilizan el **muestreo de marcado y recaptura** para estimar el tamaño de la población de animales móviles. Los científicos capturan animales y los marcan con un identificador único de alguna clase (figura 40.2), más tarde los liberan. Después de permitir que pase un tiempo suficiente en el que los individuos marcados se reintegraron a la población, los científicos los recapturan. La proporción de animales marcados en la segunda muestra se toma como muestra representativa de toda la población marcada. Por ejemplo, si 100 venados son capturados y marcados, y 50 son recapturados, los científicos suponen que ellos marcaron inicialmente a la mitad de la población. De este modo, la población total se estima en 200 animales.

La información acerca de las características de los individuos en un cuadrante o de un grupo capturado puede usarse para inferir propiedades de la población como un todo. Por ejemplo, si la mitad de los gansos capturados están en edad reproductiva, se da por hecho que la mitad de la población comparte esta característica. Esta clase de extrapolación se basa en la suposición de que los individuos en la muestra son representativos de la población general en términos de edad, sexo y otras características bajo investigación.

### Densidad y distribución de la población

La **densidad de población** es el número de individuos por área o volumen. Ejemplos de densidad de población incluyen el número de dientes de león por metro cuadrado de pasto o el número de euglenas por milímetro de agua en un estanque.



**Figura 40.2** Venado de los Cayos de Florida marcado para un estudio de su población.

La **distribución de la población** describe la ubicación de individuos relacionados unos con otros. Miembros de una población pueden estar aglomerados, estar separados a la misma distancia o estar distribuidos al azar.

**Distribución aglomerada** Muy a menudo los miembros de una población muestran una distribución aglomerada: están más juntos unos de los otros de lo que pudiera predecirse por mera casualidad. Una distribución irregular de recursos alienta la aglomeración. Por ejemplo, los gansos canadienses tienden a congregarse en lugares con comida adecuada, como pasto y un cuerpo de agua cercano. Una ladera fresca y húmeda con orientación al norte puede estar cubierta de helechos, mientras que una ladera contigua, seca y mirando hacia el sur, no tiene ninguno.

Una habilidad de dispersión limitada aumenta la probabilidad de una distribución aglomerada. Como reza el dicho: De tal palo tal astilla. La reproducción asexual es otra fuente de aglomeración: produce colonias de coral (sección 38.2) y vastas extensiones de clones del acebo del rey, o lomata del rey (sección 27.5).

**base reproductiva** De una población, todos los individuos en edad reproductiva o más jóvenes.

**demografía** Estadístico que describe a una población.

**densidad de población** Número de individuos por unidad de área.

**distribución de la población** Donde los individuos están aglomerados, dispersos uniformemente o dispersos al azar, en un área.

**estructura de edad** De una población, el número de individuos en cada una de las categorías de edad.

**muestreo de marcado y recaptura** Método para estimar el tamaño de la población de animales móviles al marcarlos y liberarlos, y entonces comprobar la proporción de marcas entre los individuos recapturados tiempo después.

**muestreo de parcela** Método para estimar el tamaño de la población de organismos que no se desplazan mucho; consiste en contarlos en pequeñas áreas y se extrapola este número a un área más grande.

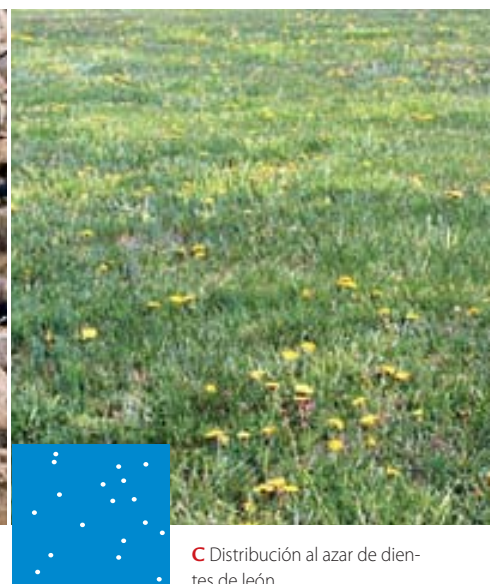
**tamaño de la población** Número total de individuos en una población.



**A** Distribución aglomerada de un cardumen de peces ardilla.



**B** Distribución uniforme de aves marinas anidando.



**C** Distribución al azar de dientes de león.

**Figura 40.3** Patrones de distribución de la población.

Finalmente, como se explicó en la sección 39.7, muchos animales se benefician al agruparse, como cuando los gansos viajan en bandadas o los peces nadan en cardúmenes (figura 40.3A).

**Distribución uniforme** La competencia por los recursos puede producir una distribución uniforme, con individuos espaciados de manera más pareja de lo que pudiera esperarse por casualidad. Los arbustos creosote en los desiertos del suroeste estadounidense crecen típicamente siguiendo este patrón. La competencia por el agua limitada, entre los sistemas de raíces, mantiene a las plantas alejadas unas de otras. De manera similar, las aves marinas en las colonias de apareamiento a menudo muestran una distribución uniforme. Cada ave, al echarse sobre del nido, repele agresivamente a otras que están al alcance de su pico (figura 40.3B).

**Distribución al azar** Miembros de una población se distribuyen al azar cuando los recursos ambientales están uniformemente distribuidos, y la proximidad con otros individuos no los beneficia ni los perjudica. Por ejemplo, cuando las semillas de los dientes de león dispersadas por el viento aterrizan en el ambiente uniforme de un prado suburbano, las plantas crecen en un patrón al azar (figura 40.3C). Los nidos de la araña lobo también están distribuidos relativamente al azar uno de otro. Al buscar un lugar para anidar, las arañas no se evitan una a otra ni se buscan.

### Estructura de edades

La **estructura de edades** de una población se refiere al número de individuos en varias categorías de edad. Los individuos están frecuentemente agrupados como pre-reproductivos, reproductivos o post-reproductivos. Aquellos en la categoría pre-reproductiva tienen la capacidad para producir crías al madurar. Junto con los

individuos del grupo reproductivo forman la **base reproductiva** de la población.

### Efectos del tamaño y distribución

La escala del área muestreada y la distribución de un estudio puede influir en la demografía observada. Por ejemplo, las aves marinas están espaciadas casi uniformemente en el lugar de anidamiento, pero esos nidos están aglomerados a lo largo de la costa. Las aves se arremolinan juntas durante la época de apareamiento, pero se dispersan cuando ésta se termina.

Los directores de vida silvestre usan la información demográfica para decidir cómo manejar de la mejor manera a las poblaciones. Por ejemplo, para establecer un plan del manejo de los gansos canadienses no migratorios, comenzaron evaluando el tamaño, la densidad y la distribución de las poblaciones no migratorias. Basados en esta información, el Servicio de Vida Silvestre y Pesca de Estados Unidos decidió permitir la destrucción de algunos huevos y nidos, e incrementar los permisos de caza en el periodo que los gansos canadienses migratorios están menos presentes.

#### Para repasar en casa ¿Cuáles características utilizamos para describir una población y qué factores afectan estas características?

- Cada población tiene una demografía característica, como su tamaño, densidad, patrón de distribución y estructura de edad.
- Las características de una población como un todo se infieren sobre la base de un estudio de los rasgos de una muestra más pequeña.
- Las condiciones e interacciones ambientales entre los individuos influyen en la demografía de poblaciones, que a menudo cambia con el tiempo.

## 40.3 Tamaño de la población y crecimiento exponencial

- › Con el crecimiento exponencial, el tamaño de la población crece más rápido con el tiempo.
- › Una población crecerá exponencialmente a medida que la tasa de crecimiento sea mayor que la tasa de mortalidad.
- ◀ Vínculo a Fisión binaria 19.6

### Ganancias y pérdidas en el tamaño de la población

Las poblaciones fluctúan continuamente en tamaño. El número de individuos se incrementa por los nacimientos y la **inmigración**, que es el arribo de nuevos residentes de otra población. El número decrece por las muertes y la **emigración**, que es la partida de individuos que van a residir permanentemente en otros lugares.

En muchos animales, las crías de uno o ambos sexos dejan el área donde nacieron y se aparean en alguna otra. Por ejemplo, las crías de tortuga de agua dulce emigran de manera típica de su población parental y se convierten en inmigrantes de otro estanque que está a cierta distancia.

En contraste, las aves marinas típicamente se aparean donde nacieron. Sin embargo, algunos individuos pudieran emigrar y terminar en lugares de apareamiento a miles de kilómetros. La tendencia de los individuos a emigrar a un nuevo lugar de apareamiento está generalmente relacionada con la disponibilidad de recursos y al tamaño de la población. Al declinar los recursos y aumentar la población, crece la probabilidad de emigrar.

### Del crecimiento cero al exponencial

Si separamos los efectos de la inmigración y la emigración, podemos definir el **crecimiento poblacional cero** como un inter-

valo durante el cual el número de nacimientos es igual al número de muertes. Como resultado, el tamaño de la población permanece sin cambio, sin un aumento o decremento netos en el número de individuos.

Podemos medir los nacimientos y las muertes en términos de tasa por individuo o per cápita. *Cápita* significa "cabeza", como en un recuento de individuos. Si restas la tasa de mortalidad per cápita de una población ( $m$ ) su tasa de natalidad per cápita ( $n$ ) obtienes la **tasa de crecimiento per cápita**, o  $t$ :

$$t = n - m$$

(tasa de crecimiento per cápita) = (tasa de nacimientos per cápita) - (tasa de mortalidad per cápita)

Imagina a 2000 ratones viviendo en el mismo maizal. Si 1000 ratones nacen cada mes, entonces la tasa de nacimiento es de 0.5 nacimientos por ratón por mes (1000 nacimientos/2000 ratones). Si 200 ratones mueren de una forma u otra cada mes, entonces la tasa de mortalidad es 200/2000, o 0.1 muertes por ratón por mes. De esta manera,  $t$  es 0.5 - 0.1, o 0.4 por ratón por mes. Mientras  $t$  se mantenga constante y mayor que 0, el **crecimiento exponencial** ocurrirá: el tamaño de la población se incrementará en la misma exacta proporción de su total en cada intervalo sucesivo. Podemos calcular el crecimiento de la población ( $C$ ) por cada intervalo basados en la tasa de crecimiento per cápita y el número de individuos ( $M$ ):

$$C = t \times N$$

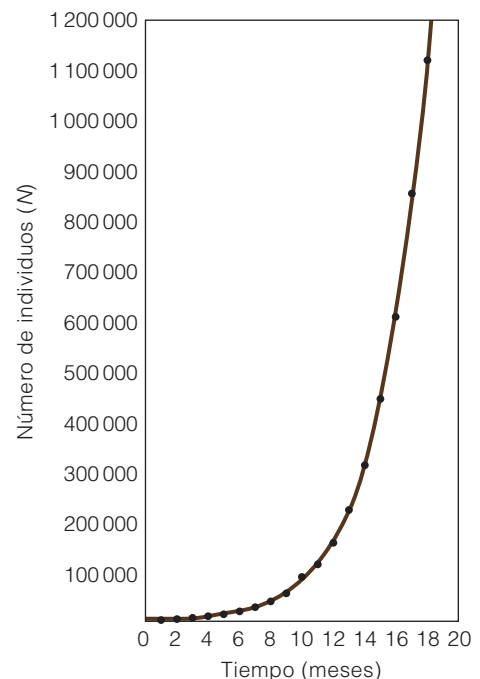
(crecimiento de la población por unidad de tiempo) = (tasa de crecimiento per cápita) × (número de individuos)



**Figura 40.4 Animada**

Crecimiento exponencial en una población hipotética de ratones con una tasa de crecimiento per cápita ( $t$ ) de 0.4 por ratón por mes y un tamaño poblacional de 2000.

	Tamaño de la población inicial	Aumento mensual neto	Nuevo tamaño poblacional
$C = t \times$	2000	= 800	2800
$t \times$	2800	= 1120	3920
$t \times$	3920	= 1568	5488
$t \times$	5488	= 2195	7683
$t \times$	7683	= 3073	10 756
$t \times$	10 756	= 4302	15 058
$t \times$	15 058	= 6023	21 081
$t \times$	21 081	= 8432	29 513
$t \times$	29 513	= 11 805	41 318
$t \times$	41 318	= 16 527	57 845
$t \times$	57 845	= 23 138	80 983
$t \times$	80 983	= 32 393	113 376
$t \times$	113 376	= 45 350	158 726
$t \times$	158 726	= 63 490	222 216
$t \times$	222 216	= 88 887	311 103
$t \times$	311 103	= 124 441	435 544
$t \times$	435 544	= 174 218	609 762
$t \times$	609 762	= 243 905	853 667
$t \times$	853 667	= 341 467	1 195 134



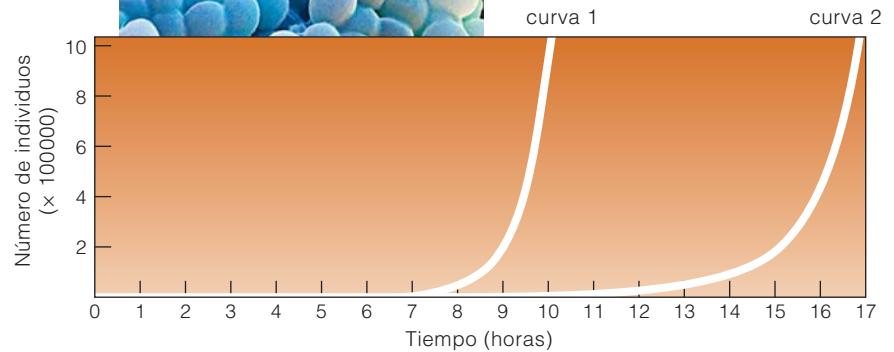
**A** Incremento en el tamaño sobre el tiempo. Nota que el incremento neto se hace más grande con cada generación.

**B** Al graficar los números sobre el tiempo, se produce una curva en forma de "J".





**Figura 40.5** El efecto de las muertes sobre la tasa de incremento en dos poblaciones hipotéticas de bacterias. Traza el crecimiento poblacional de las células de las bacterias que se reproducen cada media hora y obtendrás la curva de crecimiento 1. Después, traza el crecimiento poblacional de las células de las bacterias que se dividen cada media hora, con 25 por ciento de muertes entre las divisiones y obtendrás la curva de crecimiento 2. La mortalidad baja la tasa de crecimiento, pero mientras la tasa de nacimientos exceda a la tasa de mortalidad, el crecimiento exponencial continuará.



Después de un mes, 2800 ratones están en el campo (figura 40.4A). Un aumento neto de 800 ratones fértiles ha hecho más grande la base reproductora. Todos ellos se reproducen, así es que el tamaño de la población se expande por un incremento neto de  $0.4 \times 2800 = 1120$ . El tamaño de la población es ahora de 3920. A esta tasa de crecimiento, el número de ratones crecería de 2000 a ¡más de un millón en menos de dos años! Traza los aumentos respecto al tiempo y terminas en una curva como la mostrada en la figura 40.4B. Tal curva, en forma de “J”, es prueba del crecimiento exponencial.

Con el crecimiento exponencial, el número agregado de nuevos individuos aumenta en cada generación, aunque la tasa de crecimiento per cápita se mantenga igual. El crecimiento de población exponencial es análogo al interés compuesto en una cuenta bancaria. La *tasa* de interés anual se mantiene fija, mientras que cada año aumenta la *cantidad* del interés pagado. ¿Por qué? Porque el interés anual pagado dentro de la cuenta se suma al tamaño del saldo, y el siguiente pago de intereses va a estar basado en ese saldo.

En poblaciones exponencialmente crecientes,  $t$  es como la tasa de interés. Aunque  $t$  permanece constante, el crecimiento poblacional se acelera al aumentar el tamaño de la población. Cuando 6000 individuos se reproducen, el crecimiento poblacional es tres veces más alto de lo que era cuando sólo habían 2000 reproductores. Con el crecimiento exponencial, cada generación es mayor que la anterior.

Como otro ejemplo, piensa en una sola bacteria en un cultivo. Después de 30 minutos, la célula se divide en dos. Esas dos células se dividen sucesivamente cada 30 minutos. Si ninguna célula

mueren entre las divisiones, entonces el tamaño de la población se duplicará en cada intervalo —de uno a dos, luego cuatro, ocho, 16, 32, etc.—. El tiempo que le toma a una población duplicar su tamaño es el doble.

Después de nueve y media horas, o 19 duplicaciones, hay más de 500 000 células. Diez horas (20 duplicaciones después) hay más de un millón. La curva 1 en la figura 40.5 muestra el trazo de este incremento.

Supongamos que 25 por ciento de las células descendientes mueren cada 30 minutos. Requerirá cerca de 17 horas, no 10, para que la población alcance un millón. La mortalidad disminuye la tasa de aumento, pero no detienen el crecimiento exponencial (curva 2 en la figura 40.5). El crecimiento exponencial continuará mientras las tasas de nacimiento excedan las tasas de mortalidad —mientras  $t$  sea mayor que cero.

### ¿Qué es el potencial biótico?

La tasa de crecimiento para una población bajo condiciones ideales es su **potencial biótico**. Éste es un valor teórico que se mantendría si el refugio, la comida y otros recursos esenciales fueran ilimitados y no hubiera depredadores ni patógenos. Los factores que afectan el potencial biótico incluyen la edad a la que comienza la reproducción, cuánto tiempo permanecen reproductivos los individuos y el número de descendientes que se producen con cada evento reproductivo. Los microbios tienen los más altos potenciales bióticos, mientras que los grandes mamíferos tienen los más bajos. Las poblaciones rara vez alcanzan su potencial biótico por los efectos de los factores limitantes, tema que vamos a discutir en detalle en la próxima sección.

**emigración** Movimiento de individuos fuera de una población.

**crecimiento exponencial** Una población crece por un porcentaje fijo en intervalos sucesivos; el tamaño de cada aumento se determina por el tamaño de la población.

**crecimiento poblacional cero** Intervalo en el cual la natalidad es igual a la mortalidad.

**inmigración** Movimiento de individuos de una población.

**potencial biótico** Máximo posible de crecimiento poblacional en condiciones óptimas.

**tasa de crecimiento per cápita** Para algún intervalo, el número agregado de individuos dividido entre el tamaño de la población inicial.

### Para repasar en casa ¿Qué determina el tamaño de una población y su tasa de crecimiento?

- ▶ El tamaño de la población depende de sus tasas de nacimiento, muertes, inmigración y emigración.
- ▶ Resta la tasa de mortalidad per cápita de la tasa de natalidad per cápita para obtener la  $t$ , la tasa de crecimiento per cápita de una población. Mientras  $t$  es constante y mayor que cero, la población crecerá exponencialmente. Con crecimiento exponencial, el número de individuos se incrementa a una tasa acelerada constante.
- ▶ El potencial biótico de una especie es su posible tasa de crecimiento máxima bajo condiciones óptimas.

## 40.4 Límites en el crecimiento de una población

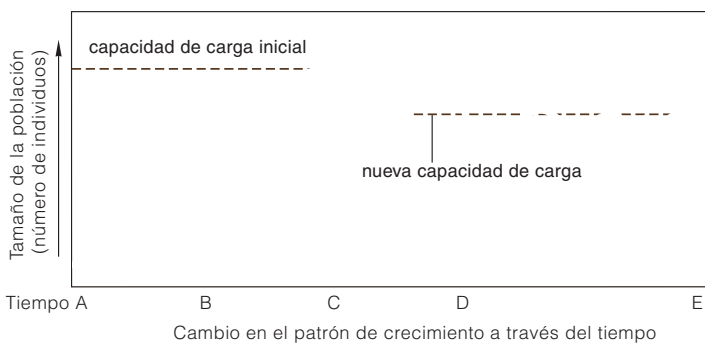
- Muchas de las interacciones complejas tienen lugar dentro de las poblaciones y entre ellas en la naturaleza, y no siempre es fácil identificar todos los factores que pueden restringir el crecimiento de la población.

### Limitantes ambientales sobre el crecimiento

Una población no puede completar al máximo su potencial biótico la mayor parte del tiempo, pues hay factores limitantes. Ésta es la razón por la cual, aún cuando una estrella de mar podría producir 2500000 huevos al año, los océanos no están llenos de ellas.



**Figura 40.6** Un ejemplo de un factor limitante. **A** Los patos del bosque construyen sus nidos sólo dentro de huecos de los árboles que tengan dimensiones específicas. Con la tala de los bosques, el acceso a cavidades naturales del tamaño y la posición correctos es ahora un factor limitante en el tamaño de la población del pato del bosque. **B** Se colocan cajas de nidos artificiales como prevención para ayudar a asegurar la salud de las poblaciones del pato del bosque.



**Figura 40.7** Curva ideal en forma de "S" característica del crecimiento logístico. Después de la fase de crecimiento rápido (tiempo B a C), el crecimiento se hace lento y la curva se aplanan cuando la capacidad de carga se alcanza (tiempo C a D).

En el mundo real, las curvas de crecimiento varían más, como cuando un cambio en el ambiente disminuye la capacidad de carga (tiempo D a E). Eso pasó con la población humana en Irlanda a mediados de 1800. La roya tardía, una enfermedad causada por el moho de agua, destruyó la cosecha de papa, que era el sostén de la dieta irlandesa (sección 20.7).

Un recurso esencial que tiene poco abastecimiento actúa como un **factor limitante** para el crecimiento de una población. La comida, iones minerales, refugio contra depredadores y lugares seguros para anidar, son algunos ejemplos (figura 40.6). Muchos factores pueden limitar el crecimiento potencial de la población. Aun así, en cualquier ambiente, un factor esencial va a ser preponderante y va a actuar como freno al crecimiento de la población.

Para tener una idea de los límites del crecimiento, comienza nuevamente con una célula de una bacteria en un tubo de ensayo, donde puedas controlar las variables. Primero, enriquece el medio de cultivo con glucosa y otros nutrientes requeridos para el crecimiento de las bacterias. Después, permite a muchas generaciones de células reproducirse.

Inicialmente, el crecimiento va a ser exponencial. Después se hace lento, y el tamaño de la población permanece relativamente estable. Después de un corto periodo estable, el tamaño de la población caerá hasta que todas las células de la bacteria estén muertas. ¿Qué pasó? La población más grande necesitó más nutrientes. Con el tiempo, los niveles de nutrientes declinaron, y las células ya no pudieron dividirse. Aún después que la división celular se detuvo, las células existentes seguían absorbiendo y usando nutrientes. Con el tiempo, cuando la reserva de nutrientes se haya acabado, mueren las últimas células.

Si la reserva de nutrientes se renovara, con el tiempo colapsaría la población de todas formas. Como otros organismos, las bacterias generan desechos metabólicos. Con el tiempo, la acumulación de estos desechos va a contaminar el hábitat y detendrá el crecimiento. El agregar nutrientes sólo sustituye un factor limitante por otro. Todas las poblaciones naturales lucharán circunstancialmente contra los límites.

### Capacidad de carga y crecimiento logístico

La **capacidad de carga** se refiere al número máximo de individuos de una población que un ambiente dado puede sostener indefinidamente. Por último, esto quiere decir que la reserva sustentable de recursos determina el tamaño de la población. Podemos usar el patrón de **crecimiento logístico** mostrado en la figura 40.7 para reforzar este punto. Por este patrón, una pequeña población comienza a crecer lentamente en tamaño, luego crece rápido y después se nivela cuando la capacidad de carga se alcanza.

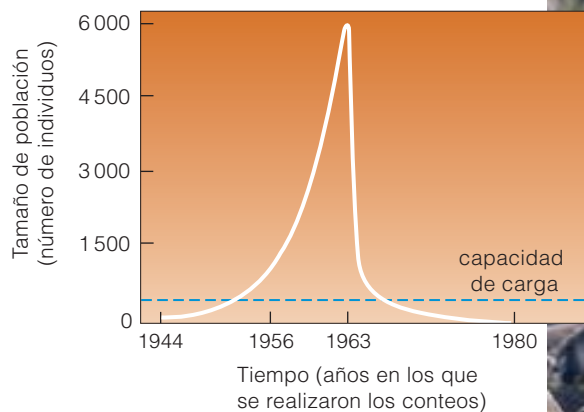
El crecimiento logístico delinea una curva en forma de "S", como se muestra en la figura 40.7 (tiempo A a C). En forma de ecuación:

$$\text{crecimiento de la población por unidad de tiempo} = \text{tasa máxima per cápita de crecimiento de la población} \times \text{número de individuos} \times \text{proporción de recursos no utilizados}$$

### Dos categorías de factores limitantes

Los factores que afectan el crecimiento de la población caen dentro de dos categorías: dependientes e independientes de la densidad.

Los **factores dependientes de la densidad** disminuyen las tasas de natalidad o incrementan las tasas de mortalidad, y esto se empeora con el apiñamiento. La competencia entre miembros de una población por los recursos limitados lleva hacia efectos



**Figura 40.8** Excederse y derrumbarse. Una manada de renos introducidos en una pequeña isla en 1944 incrementó exponencialmente su tamaño, luego éste se derrumbó cuando una reserva con poco recurso alimenticio se unió con un invierno especialmente frío y nevado, en 1963-1964.



dependientes de la densidad, al igual que las enfermedades infecciosas. Los patógenos y parásitos se extienden más fácilmente cuando los huéspedes están aglomerados que cuando la densidad de la población es baja. El patrón de crecimiento logístico resulta de los efectos de los factores dependientes de la densidad sobre el tamaño de la población.

Los **factores independientes de la densidad** también reducen la natalidad o incrementan las muertes, pero la aglomeración no influye en la probabilidad de su ocurrencia o en la magnitud de sus efectos. El fuego, las tormentas de nieve, los terremotos y otros desastres naturales afectan por igual a las poblaciones aglomeradas o no. Por ejemplo, en diciembre del 2004 un poderoso tsunami (una ola gigante causada por un terremoto) golpeó Indonesia y mató a cerca de 250 000 personas. El grado de aglomeración no hizo al tsunami más o menos probable de que ocurriera, o que golpeará cualquier isla en particular.

Los factores dependientes de la densidad y los independientes pueden actuar para determinar la suerte de una población. Como ejemplo, considera qué pasó después de que una manada de 29 renos fue introducida a la isla St. Matthew, en la costa de Alaska, en 1944 (figura 40.8). El biólogo David Klein visitó la isla en 1957

y encontró a 1350 renos bien alimentados, rumiando los líquenes. En 1963, Klein regresó a la isla y contó 6000 renos. La población se elevó desmesuradamente mucho más de la capacidad de carga de la isla. Los líquenes se volvieron más escasos, y el tamaño promedio del cuerpo de los renos había disminuido. Cuando Klein regresó nuevamente, en 1966, los huesos blanqueados de los renos cubrían la isla y sólo 42 renos permanecían vivos. Sólo uno era macho, tenía astas anormales, lo cual lo hacía no apto para reproducirse, y no había cervatillos. Klein se imaginó que miles de renos se habían muerto de hambre durante el invierno de 1963-1964. El invierno había sido inusualmente duro, en cuanto a temperatura y la cantidad de nieve. Los renos ya habían estado en condiciones pobres por el incremento de la competencia por comida, así que la mayoría murió cuando la nieve profunda cubrió su fuente de alimento. Para la década de 1980 no quedaba ningún reno en la isla.

**capacidad de carga** Máximo número de individuos de una especie que puede sostener el ambiente.

**crecimiento logístico** Una población que crece lentamente incrementa rápidamente su crecimiento hasta que la capacidad de carga llega al límite.

**factor dependiente de la densidad** Factor que limita el crecimiento de la población y tiene un efecto mayor en poblaciones densas que en las menos densas.

**factor independiente de la densidad** Factor que limita el crecimiento de la población y se eleva sin importar la densidad de la población.

**factor limitante** Recurso necesario, la reducción que detiene el crecimiento de la población.

### Para repasar en casa ¿Cómo afectan los factores ambientales al crecimiento de la población?

- › La capacidad de carga es el número máximo de individuos de una población que puede sustentarse indefinidamente con los recursos de un ambiente dado.
- › Con el crecimiento logístico, el crecimiento de la población es más rápido durante temporadas de baja densidad y después se hace lento cuando la población se acerca a su capacidad de carga.
- › Los efectos de los factores dependientes de la densidad, como las enfermedades, causan un patrón de crecimiento logístico. Los factores independientes de la densidad, como los desastres naturales, también afectan el tamaño de la población.



## 40.5 Patrones de ciclo de vida

- › La edad de madurez, el número de crías producidas por evento reproductivo y la duración de la vida afectan el crecimiento de la población. La selección natural influye sobre estas características del ciclo de vida.
- ◀ Vínculo a Selección natural 16.4

**Tabla 40.1** Tabla de vida para una cohorte de planta anual\*

Intervalo de edad (días)	Sobrevivencia (cantidad de sobrevivientes al inicio del intervalo)	Cantidad de muertes durante el intervalo	Tasa de mortalidad (cantidad de muertos/cantidad de sobrevivientes)	Tasa de natalidad durante el intervalo (cantidad de semillas por cada planta)
0-63	996	328	0.329	0
63-124	668	373	0.558	0
124-184	295	105	0.356	0
184-215	190	14	0.074	0
215-264	176	4	0.023	0
264-278	172	5	0.029	0
278-292	167	8	0.048	0
292-306	159	5	0.031	0.33
306-320	154	7	0.045	3.13
320-334	147	42	0.286	5.42
334-348	105	83	0.790	9.26
348-362	22	22	1.000	4.31
362-	0	0	0	0
		996		

\**Phlox drummondii*; datos de W. J. Leverich y D. A. Levin, 1979.

**Tabla 40.2** Tabla de vida para humanos en Estados Unidos (basada en condiciones 2006)

Intervalo de edad	Cantidad al comienzo del intervalo	Cantidad de muertes durante el intervalo de edad	Esperanza de vida al inicio del intervalo	Nacimientos con vida reportados
0-1	100 000	671	77.7	
1-5	99 329	113	77.2	
5-10	99 216	69	73.3	
10-15	99 147	81	68.4	6396
15-20	99 065	318	63.4	415 262
20-25	98 747	494	58.6	1 080 437
25-30	98 253	495	53.9	1 181 899
30-35	97 759	546	49.2	950 258
35-40	97 213	718	44.4	498 616
40-45	96 495	1098	39.7	105 539
45-50	95 397	1647	35.2	6480
50-55	93 750	2398	30.7	494
55-60	91 352	3295	26.5	
60-65	88 057	4806	22.4	
65-70	83 251	6591	18.5	
70-75	76 661	9329	14.9	
75-80	67 331	13 130	11.6	
80-85	54 201	16 396	98.7	
85-90	37 806	16 906	6.4	
90-95	20 900	12 908	4.6	
95-100	7 992	6 255	3.2	
100+	1 737	1 737	2.3	

### Patrones de sobrevivencia y reproducción

Los biólogos se refieren a los eventos relacionados con la reproducción que ocurren entre el nacimiento y la muerte como un **patrón del ciclo de vida**. Las características que influyen en este patrón incluyen la edad en la que un organismo comienza a reproducirse, qué tan a menudo lo hace, el número de descendientes producidos por evento reproductivo y la duración de la etapa reproductiva.

Podemos estudiar las características del ciclo de vida dentro de una población al registrar lo que sucede a una **cohorte** específica, un grupo de individuos nacidos más o menos al mismo tiempo. La **tabla 40.1** muestra una tabla de vida para una cohorte de 1000 plantas anuales.

Las tablas de vida humana generalmente no están basadas en una cohorte real. En lugar de eso, la información acerca de condiciones actuales se usa para predecir la esperanza de vida. La **tabla 40.2** muestra la esperanza de vida para personas en Estados Unidos basada en las condiciones de ese país durante el 2006. La tabla también muestra los nacimientos reportados de ese año.

La información acerca de la edad específica en la tasa de mortalidad también puede resumirse en la **curva de sobrevivencia**, que muestra cómo miembros de una cohorte permanecen vivos con el tiempo. Son comunes tres tipos de curvas de sobrevivencia.

Una curva tipo I indica que la sobrevivencia es alta hasta la última etapa de la vida. Las poblaciones de animales grandes que tienen uno o pocos descendientes al mismo tiempo y les proporcionan un cuidado prolongado, muestran este patrón (**figura 40.9A**). Por ejemplo, una hembra elefante tiene un hijo a la vez, al que cuida durante varios años. Las curvas tipo I son típicas de poblaciones humanas con acceso al cuidado para conservar la salud.

Una curva tipo II indica que la tasa de mortalidad no varía mucho con la edad (**figura 40.9B**). En lagartijas, pequeños mamíferos y grandes aves, los individuos viejos tienen la misma posibilidad de morir de enfermedad o de depredación que los miembros más jóvenes.

Una curva tipo III indica que la tasa de mortalidad para una población llega al tope temprano en la vida. Esto es típico en especies que producen muchas crías pequeñas y proporcionan muy poco o ningún cuidado parental. La **figura 40.9C** muestra cómo la curva cae para los erizos marinos. Las larvas de los erizos marinos son suaves y pequeñas, por lo que los peces, caracoles y babosas de mar devoran a la mayoría de las larvas antes de que puedan desarrollarse sus partes duras protectoras. Una curva tipo III es común para invertebrados marinos, insectos, peces, hongos y plantas anuales.

**cohorte** Grupo de individuos nacidos durante el mismo intervalo.

**curva de sobrevivencia** Gráfica que muestra el declive en números de una cohorte en el tiempo.

**patrón del ciclo de vida** Conjunto de características relativas al crecimiento, sobrevivencia y reproducción, como la duración de la vida, la mortalidad a una edad específica, la edad de la primera reproducción y número de eventos de apareamiento.

**selección-K** Individuos que producen crías capaces de competir con otros por los recursos limitados tienen una ventaja selectiva; ocurre cuando una población está cerca de su capacidad de carga.

**selección-r** Individuos que producen el máximo número de crías tan rápido como es posible tienen una ventaja selectiva; ocurre cuando la densidad de población es baja y los recursos son abundantes.

**Figura 40.9** Tres curvas generalizadas de sobrevivencia. La gráfica muestra el número de miembros de una cohorte aún en vida al aumentar la edad.

» **Adivina:** ¿Qué tipo de curva de sobrevivencia tienen las plantas del género *Phlox*? (tabla 40.1)

Respuesta: Tipo III con alta mortalidad a temprana edad

## Distribución de la inversión reproductiva

La selección natural influye en el tiempo de reproducción y cuánto invierten los padres en cada cría. La estrategia reproductiva más adaptativa es aquella en la cual se maximiza el éxito reproductivo en la vida de los padres.

Algunas especies, como el bambú y el salmón del Pacífico, se reproducen una vez, después mueren. Otra, como los robles, ratones y humanos, se reproducen repetidamente. La estrategia de un solo intento está favorecida en términos evolutivos cuando un individuo no tiene una segunda oportunidad de reproducirse. Para el salmón del Pacífico, la reproducción requiere una jornada de amenaza vital desde el mar hasta el arroyo. Para el bambú, las condiciones ambientales que favorecen la reproducción sólo ocurren esporádicamente.

La estrategia reproductiva más eficaz puede variar con la densidad de población. La reproducción involucra un trueque en las crías entre calidad y cantidad. En una población de densidad baja, existe poca competencia por los recursos y predomina la **selección-r**: los individuos que convierten los recursos en crías rápidamente tienen una ventaja selectiva. Las especies que colonizan nuevos hábitats o están adaptados a hábitats donde los cambios ambientales reducen con frecuencia el tamaño de la población, tienden a tener un tamaño pequeño de cuerpo y un tiempo corto de generación.

En contraste, cuando un ambiente estable permite a la densidad de población llegar a su capacidad de carga, los individuos que pueden competir con otros por recursos limitados tienen un margen selectivo. Bajo estas circunstancias, predomina la **selección-K**: los individuos que invierten más recursos en construir su propio cuerpo y producir menos crías, pero más grandes y más competitivas dejan más descendientes.

Las características del ciclo de vida de la mosca de la fruta y las hierbas oportunistas, como los dientes de león, básicamente reflejan la selección-r, mientras que aquellos mamíferos grandes y los robles, reflejan básicamente la selección-K. La mayoría de los organismos son sujetos a ambos tipos de selección en periodos diferentes y tienen características intermedias.

### Para repasar en casa ¿Cómo los investigadores estudian y describen los patrones del ciclo de vida?

- » El seguir la pista a un grupo de individuos de la misma edad desde el nacimiento hasta la muerte, revela patrones de reproducción y sobrevivencia. Estos datos pueden resumirse en tablas de vida o curvas de sobrevivencia.
- » Diferentes condiciones ambientales y densidades de población pueden favorecer diferentes estrategias reproductivas.



Número de sobrevivientes (escala logarítmica)

Población tipo I

Edad



**A** Los elefantes tienen sobrevivencia tipo I, con una baja mortalidad hasta la edad adulta.

Población tipo II

**B** Las garcetas blancas son un tipo de población II, con una tasa de mortalidad claramente constante.



Población tipo III

**C** Los erizos de mar son una población tipo III. La mortalidad es alta para las pequeñas larvas con cuerpos suaves y para los viejos, pero los adultos espinosos sanos tienen una mortalidad baja.



## 40.6 Evidencia de patrones evolutivos del ciclo de vida

- › La evolución es un proceso progresivo. Los organismos se adaptan continuamente a los cambios ambientales, como cuando los cambios en la presión de depredación alteran las características del ciclo de vida.
- ◀ Vínculo a Flujo genético 17.9

### Efecto de depredación en los guppis

Un estudio de largo alcance realizado por los biólogos evolucionistas John Endler y David Reznick ilustra el efecto de la depredación en las características del ciclo de vida del guppi. Endler y Reznick estudiaron poblaciones de guppis (*Poecilia reticulata*), pequeños peces que viven en arroyos de agua dulce poco profundos (figura 40.10) en las montañas de Trinidad.

Para sus lugares de estudio, los científicos se enfocaron en arroyos con muchas cascadas pequeñas. Estas cascadas sirven

como barreras naturales que impiden a los guppis moverse fácilmente de una parte del arroyo a otra. Como resultado, cada arroyo tiene varias poblaciones de guppis que tienen muy poco flujo de genes entre ellos (sección 17.9).

Las cascadas también impiden a los depredadores de los guppis moverse de una parte del arroyo a otra. Los principales depredadores de los guppis son los peces killi y los cíclidos. Los dos difieren en tamaño y en preferencias de presa. Los peces killi son relativamente pequeños y atrapan mayormente a guppis inmaduros y pasan por alto a los adultos grandes. Los cíclidos son peces más grandes, tienden a perseguir a los guppis maduros y dejan pasar a los pequeños. Algunas partes de los arroyos tienen un tipo de depredador, pero no al otro. De este modo, diferentes tipos de poblaciones de guppis se enfrentan a diferentes presiones de depredación.

**A** Derecha, guppi que comparte un arroyo con peces killi (debajo).

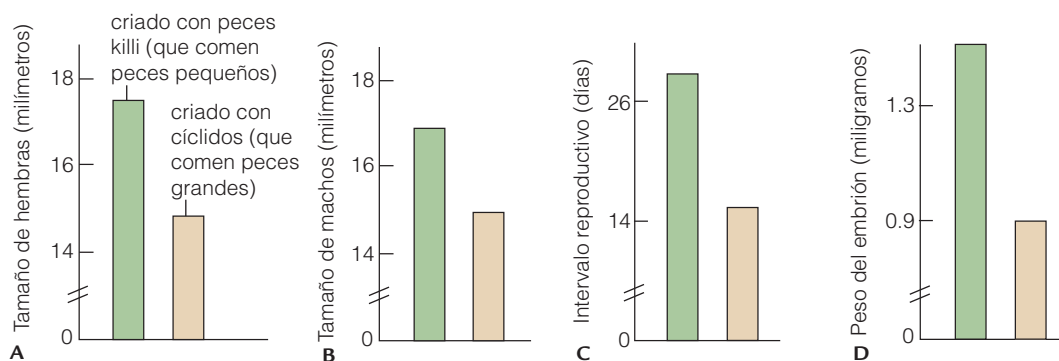


**B** Derecha, guppi que comparte un arroyo con peces cíclidos (debajo).



**Figura 40.10** A,B Guppis y dos comedores de guppis: un pez killi **A** y un cíclido **B**. **C** El biólogo David Reznick contempla las interacciones entre guppis y sus depredadores en un arroyo de agua dulce, en Trinidad.





**Figura 40.11** Evidencia experimental de la selección natural entre poblaciones de guppis sujetos a diferentes presiones de depredación.

Comparados con los guppis criados con los peces killi (barras verdes), los guppis criados con los cíclidos (barras café claro) difieren en el tamaño del cuerpo y en la extensión de tiempo entre crías.

Reznick y Endler descubrieron que los guppis que están en los arroyos junto con los cíclidos crecen más rápidamente, y son más pequeños en la madurez que los que están en los arroyos con los peces killi. También los guppis, capturados por los cíclidos, se reproducen antes, tienen más crías al mismo tiempo y se aparean más frecuentemente (figura 40.11).

¿Fueron estas diferencias en las características genéticas del ciclo de vida o fueron causadas por algunas variaciones ambientales? Para averiguarlo, los biólogos recolectaron guppis de estanques dominados por ambas especies, cíclidos y killis. Los pusieron en acuarios separados, en idénticas condiciones y libres de depredadores. Dos generaciones después, los grupos continuaron mostrando las diferencias observadas en las poblaciones naturales. Los investigadores concluyeron que las diferencias entre guppis atrapados por diferentes depredadores son de orden genético.

Reznick y Endler establecieron la hipótesis de que los depredadores actúan como agentes selectivos que influyen en los patrones del ciclo de vida. Ellos hicieron una predicción: si las características del ciclo de vida evolucionan en respuesta a la depredación, entonces estos rasgos van a cambiar cuando una población esté expuesta a un nuevo depredador que favorezca diferentes características de la presa.

Para probar su predicción, encontraron una región de arroyos arriba de una cascada, donde había cíclidos. Trajeron algunos guppis de la región abajo de la cascada donde había cíclidos, pero no había peces killi. En el sitio del experimento, los guppis que previamente vivieron sólo con cíclidos estaban ahora expuestos a los killi. El sitio de control era la región del arroyo abajo de la cascada, donde los parientes de los guppis trasplantados aún coexistían con los cíclidos.

Reznick y Endler volvieron a visitar el arroyo durante 11 años y 36 generaciones de guppis. Ellos monitorearon las características de los guppis corriente arriba y abajo de la cascada. Los datos registrados mostraban que los guppis estaban evolucionando en el sitio experimental, corriente arriba. La exposición a un depredador desconocido anterior causó cambios en su tasa de crecimiento, la edad de la primera reproducción y otras características en el ciclo de vida. En contraste, los guppis, en el sitio control, no mostraron cambios. Reznick y Endler concluyeron que las características del ciclo de vida de los guppis pueden evolucionar rápidamente en respuesta a la presión selectiva ejercida por la depredación.

## Efecto de la sobreexplotación del bacalao del Atlántico

La evolución de las características del ciclo de vida en respuesta a la presión de depredación no es solamente de interés teórico, sino que también tiene importancia económica. Al igual que los guppis evolucionaron en respuesta a los depredadores, una población de bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*) evolucionó en respuesta a la presión por la pesca humana. El bacalao del Atlántico puede crecer mucho (figura 40.12). Sin embargo, la sobrepesca en la población del Atlántico Norte aumentó desde la mitad de la década de 1980 hasta principios de la década de 1990, lo que cambió la edad de la madurez sexual. La frecuencia de la rápida maduración del pez que se reprodujo mientras era aún joven y pequeño se incrementó. Tales individuos están en ventaja selectiva porque los pescadores comerciales y deportivos atrapan de preferencia a los ejemplares más grandes.

En 1992, la disminución en el número de bacalao hizo que el gobierno de Canadá prohibiera en algunas áreas la pesca de esta especie. Esta prohibición, y las subsecuentes restricciones, llegaron muy tarde para frenar el declive de la población del bacalao del Atlántico. La población aún no se ha recuperado.

Reflexionando, está claro que los cambios en el ciclo de vida fueron una señal temprana de que el bacalao del Atlántico Norte estaba en problemas. De haber reconocido la señal, los biólogos podrían haber salvado a los peces y proteger a los 35 000 pescadores y trabajadores asociados. El monitoreo actual de los datos del ciclo de vida de otros peces económicamente importantes puede ayudar a prevenir desastres similares en el futuro.



**Figura 40.12** Pescadores con una captura valiosa: un gran bacalao del Atlántico.

### Para repasar en casa ¿Qué efecto tiene la depredación sobre las características del ciclo de vida?

- Cuando los depredadores prefieren a la presa grande, el individuo que se reproduce cuando es joven y pequeño está en ventaja selectiva. Cuando los depredadores se enfocan en la presa pequeña, los individuos con rápido crecimiento tienen la ventaja selectiva.

## 40.7 Crecimiento de la población humana

- El tamaño de la población humana sobrepasó 6.8 miles de millones de individuos en el 2009. Ahora echa un vistazo a lo que significa este número.
- ◀ Vínculo a Dispersión humana 24.11, Anticoncepción 38.7

### Historia del crecimiento de la población humana

Durante la mayor parte de su historia, la población humana creció muy lentamente. La tasa de crecimiento comenzó a elevarse hace cerca de 10 000 años, y durante los dos siglos pasados creció en forma desmesurada (figura 40.13). Tres tendencias estimularon los grandes aumentos. Primero, los humanos pudieron emigrar hacia nuevos hábitats y expandirse en nuevas zonas climáticas. Segundo, los humanos desarrollaron nuevas tecnologías que incrementaron la capacidad de carga de los hábitats existentes. Tercero, los humanos dejaron a un lado algunos factores limitantes que restringen el crecimiento de otras especies.

Los primeros humanos evolucionaron en las áreas selváticas de África y después se movieron hacia las sabanas. Grupos de cazadores salieron de África hace cerca de 2 millones de años. Hace 40 000 años, sus descendientes se establecieron en la mayor parte del mundo (sección 24.11).

Algunas especies pueden expandirse dentro de un amplio rango de hábitats, pero los primeros humanos tenían cerebros grandes que les permitieron desarrollar las habilidades necesarias. Aprendieron a encender el fuego, construir refugios, elaborar ropa, manufacturar herramientas y cooperar en la cacería. Con el advenimiento del lenguaje, el conocimiento de esas habilidades no murió con el individuo. Comparado con otras especies, los humanos tienen una mayor capacidad de rápida dispersión sobre vastas distancias y establecerse en una variedad de ambientes.

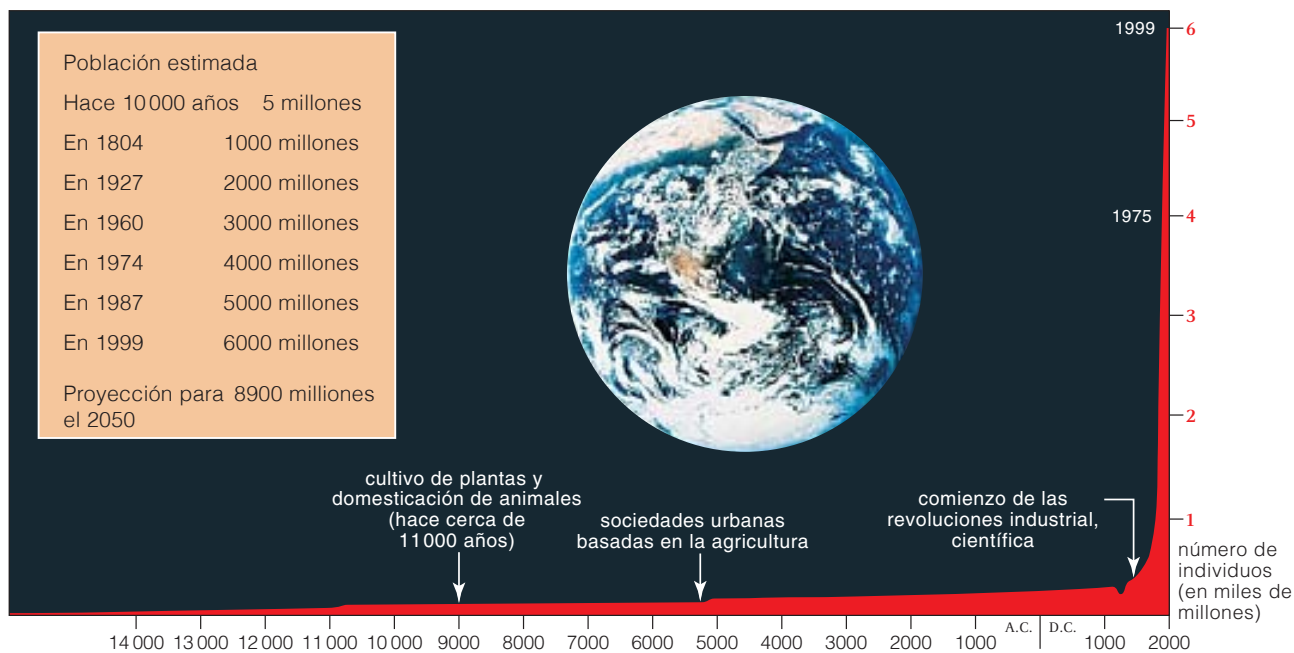
La invención de la agricultura, hace cerca de 11 000 años, proporcionó un abastecimiento seguro de alimento. Un factor fundamental fue la domesticación de plantas silvestres, incluyendo especies ancestrales de arroz y trigo modernos.

Las enfermedades infecciosas son factores dependientes de la densidad que ayudaron a moderar el crecimiento de la población humana. A mitad de la década del 1300, un tercio de la población de Europa se perdió en una pandemia conocida como la Muerte Negra. Enfermedades propagadas por el agua, como el cólera, se extendieron. En los pasados 200 años, las mejoras en la sanidad y los avances médicos, como las vacunas y los antibióticos, disminuyeron la tasa de mortalidad por enfermedad. Los nacimientos sobrepasaron a las muertes y se aceleró el crecimiento exponencial.

En la mitad del siglo XVIII, la gente aprendió a aprovechar la energía de combustibles fósiles, comenzando por el carbón. La agricultura mecanizada con base en combustibles, proporcionó alimento para sostener hasta la población más numerosa.

En suma, al aprender a cultivar alimentos, a controlar los agentes de enfermedades y a extraer combustibles fósiles —una fuente de energía concentrada— la población humana dejó a un lado muchos factores que anteriormente limitaron su tasa de crecimiento.

Visto desde un contexto histórico, la tasa de crecimiento poblacional en los dos siglos pasados ha sido espectacular. Le tomó más de 100 000 años al tamaño de la población humana para alcanzar mil millones. Tomó sólo 123 años alcanzar 2000 millones, 33 años más para alcanzar 3000 millones, 14 años más para alcanzar 4000 millones, y 13 años más para llegar a los 5000 millones, y tomó solamente 12 años más, para llegar a los 6000 millones.



**Figura 40.13** Curva de crecimiento (rojo) para la población mundial humana. Para cotejar los estimados de la población del mundo y de Estados Unidos, visita la página web del Censo de Estados Unidos [www.census.gov/main/www/popclock.html](http://www.census.gov/main/www/popclock.html)

**Figura 40.14 Animada** Diagramas de estructura de edades para los tres países más poblados del mundo. El ancho de cada barra representa el número de individuos en un grupo de 5 años de edad. Las barras verdes representan a las personas en sus años pre-reproductivos. El lugar izquierdo de cada diagrama indica los varones; el lado derecho, las mujeres.

>> **Adivina:** ¿Qué país tiene el mayor número de varones en el grupo de 45-49 años?

Respuesta: China

## Tasas de fertilidad y crecimiento futuro

La mayoría de los gobiernos ahora reconoce que el crecimiento poblacional, la disminución de recursos, la contaminación y la calidad de vida están interconectados. Muchos ofrecen programas de planificación familiar. La división de población de la Organización de las Naciones Unidas estima que a nivel global más de 60 por ciento de las mujeres casadas usan métodos de planificación familiar.

La **tasa total de fertilidad** de una población humana es el promedio del número de hijos nacidos de una mujer durante sus años reproductivos. En 1950, la tasa total de fertilidad mundial promedió 6.5. Para el 2008, había disminuido a 2.6. Se mantiene por arriba de la **tasa de reemplazo de la fertilidad**: el número promedio de hijos que una mujer debe dar a luz para reemplazarse a sí misma con una hija en edad reproductiva. Actualmente, la tasa de reemplazo es de 2.1 para los países desarrollados y tan alto como 2.5 en algunos países en vías de desarrollo (es más alto en países en vías de desarrollo porque más hijas mueren antes de alcanzar la edad reproductiva). Una población crece mientras la tasa total de fertilidad exceda a la tasa de reemplazo.

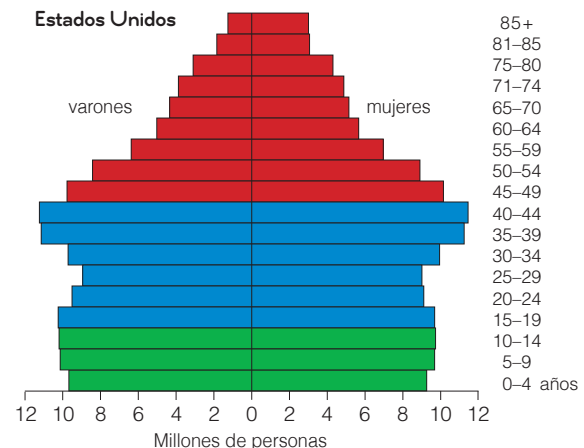
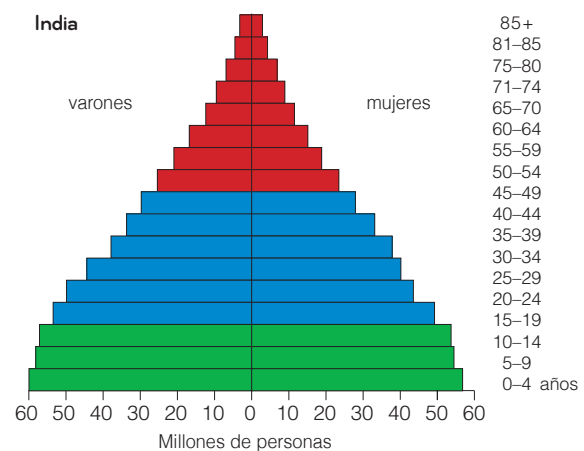
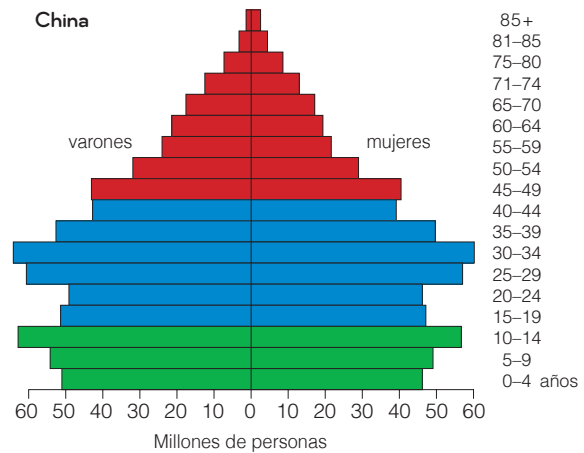
Se espera que la población mundial alcance 8900 millones para el 2050, y posiblemente disminuya al final del siglo. China e India ya tienen más de 1000 millones de personas. Juntas tienen 38 por ciento de la población mundial. El siguiente en la línea es Estados Unidos, con 307 millones.

Los diagramas de estructura por edad muestran la distribución de individuos por grupos de edad. La **figura 40.14** muestra la estructura por edad de los tres países más poblados. Advierte el tamaño de los grupos por edad que van a reproducirse durante los próximos 15 años. Cuanto más ancha es la base de un diagrama de estructura por edad, tanto más grande es la proporción de gente joven, y más grande es el crecimiento esperado. Las políticas gubernamentales que favorecen a las parejas que tienen solamente un hijo han ayudado a China a contraer su base pre-reproductiva.

Aun si cada pareja viva decide actualmente no tener más de dos hijos, el crecimiento de la población mundial no va a detenerse por muchos años, porque 1900 millones de personas están por llegar a su edad reproductiva. Más de un tercio de la población mundial está en la base amplia pre-reproductiva.

**tasa de reemplazo de la fertilidad** Número promedio de hijos que mujeres de una población deben dar a luz para reemplazarse con una hija en edad reproductiva.

**tasa total de fertilidad** Número de hijos promedio que mujeres de una población dan a luz en el curso de su vida reproductiva.



### Para repasar en casa ¿Cuál es la historia del crecimiento de la población humana y cuáles son las perspectivas para un crecimiento futuro?

- > A través de la expansión hacia nuevos hábitats, la agricultura mejorada y las innovaciones tecnológicas, la población humana ha eludido temporalmente la resistencia ambiental al crecimiento.
- > El crecimiento global de la población se ha desacelerado de alguna manera, pero los elevados números de gente joven aseguran que la población va a continuar elevándose en el futuro previsible.



## 40.8 Crecimiento poblacional y los efectos económicos

- El alto crecimiento poblacional está correlacionado con los bajos niveles de desarrollo económico y el bajo consumo de recursos per cápita.

### Desarrollo y demografía

Los factores demográficos varían entre países, con las naciones más altamente desarrolladas que tienen las tasas de natalidad y la mortalidad infantil más bajas, así como la más alta expectativa de vida (figura 40.15). El **modelo de transición demográfica** describe cómo los cambios en el crecimiento demográfico a menudo se desenvuelven en cuatro etapas de desarrollo económico (figura 40.16). Las condiciones de vida son más difíciles durante la etapa preindustrial, antes que los avances tecnológicos y médicos se expandieran. Las tasas de natalidad y mortalidad son igualmente elevadas, por lo que la tasa de crecimiento es baja **1**.

A continuación, en la etapa de transición comienza la industrialización. Mejoran la producción de alimentos y el cuidado de

la salud. La tasa de mortalidad cae rápidamente, pero la tasa de natalidad declina más con mayor lentitud **2**. Como resultado, la tasa de crecimiento poblacional aumenta con rapidez.

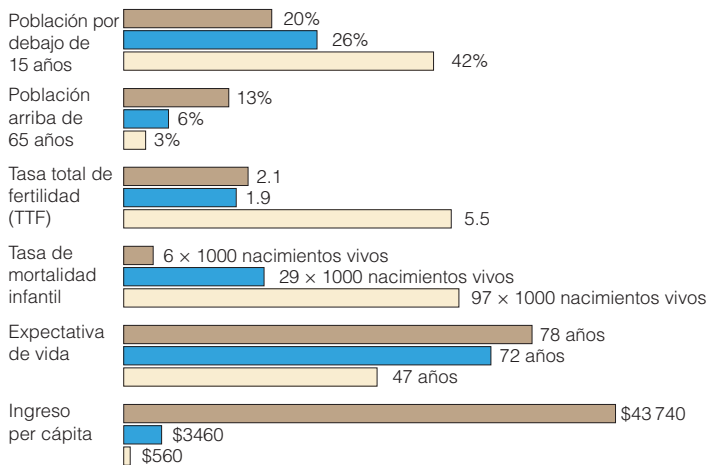
Durante la etapa industrial, cuando la industrialización está en su máximo apogeo, declina la tasa de natalidad. La gente se muda del campo a las ciudades, donde el control de natalidad está disponible, y las parejas tienden a querer familias más pequeñas. La tasa de natalidad se acerca a la tasa de mortalidad y la población crece menos rápidamente **3**.

En la etapa post-industrial, la tasa de crecimiento de una población se convierte en negativa. La tasa de natalidad cae por debajo de la tasa de mortalidad, y el tamaño de la población disminuye lentamente **4**.

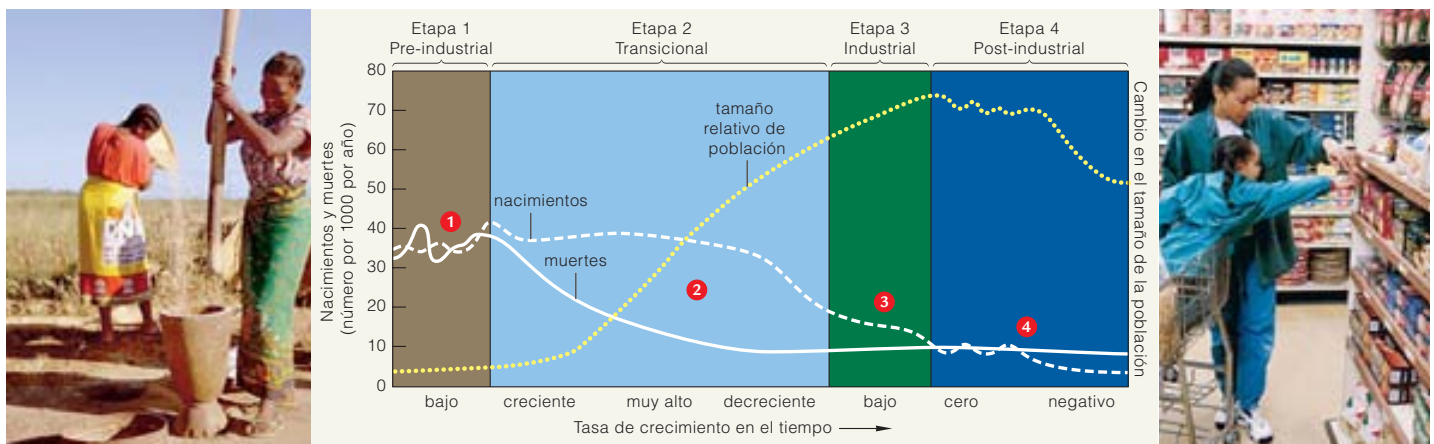
Estados Unidos está en la etapa industrial. Los países en vías de desarrollo, como México, se encuentran en una etapa de transición, con personas que continúan migrando de regiones agrícolas a las ciudades. Japón y algunos países en Europa se encuentran en la etapa post-industrial.

El modelo de transición demográfica se basa en el análisis de lo ocurrido cuando Europa Occidental y Estados Unidos se industrializaron. Está por verse si pueden predecirse exactamente los cambios en los países desarrollados modernos. Los países menos desarrollados reciben ahora ayuda de los países altamente desarrollados, pero deben también competir en contra de estos países en un mercado globalizado.

El crecimiento poblacional fuera de control es problemático, pero el crecimiento negativo también plantea retos. Algunos países en Europa, como algunos miembros de la extinta Unión Soviética, y Japón, actualmente tienen un crecimiento de la población negativa. Su tasa de natalidad ha caído por debajo de la tasa de mortalidad. El crecimiento negativo produce una población con más personas ancianas que jóvenes. En Japón, personas con más de 65 años, constituyen cerca de 20 por ciento de la población. El envejecimiento de la población tiene implicaciones sociales porque tradicionalmente se apoya a los individuos ancianos con una mayor fuerza de trabajo de los más jóvenes.



**Figura 40.15** Los indicadores demográficos clave para los tres países, principalmente en el 2006. Estados Unidos (barra café) está altamente desarrollado, Brasil (barra azul) está moderadamente desarrollado y Nigeria (barra beige) está menos desarrollado.



**Figura 40.16 Animada** Modelo de transición demográfico para cambios en las tasas y tamaño de crecimiento de la población, correlacionados con los cambios a largo plazo en la economía.

Tabla 40.3 Huellas ecológicas\*

País	Hectáreas per cápita
Estados Unidos	9.4
Canadá	7.1
Reino Unido	5.3
Francia	4.9
Japón	4.9
Rusia	3.7
México	3.4
Brasil	2.4
China	2.1
India	0.9
Promedio mundial	2.7

\*Global Footprint Network, datos del 2008

## Desarrollo y consumo

¿Cuál es la capacidad de carga de la Tierra para los humanos? No hay una respuesta simple a esta pregunta. Por una razón, no podemos predecir qué tecnologías nuevas puedan surgir o sus efectos. Por otra razón, los diferentes tipos de sociedades requieren diferentes cantidades de recursos para sustentarlas. Sobre una base per cápita, las personas de los países altamente desarrollados utilizan mucho más recursos que aquellos países menos desarrollados, y ellos también generan más desperdicios y contaminación.

El análisis de la huella ecológica es un método de medición y comparación del uso de recursos ampliamente utilizados. Una **huella ecológica** es la cantidad de superficie terrestre requerida para mantener un nivel particular de desarrollo y consumo en un modo sustentable. Incluye la cantidad de área requerida para desarrollar cultivos, criar animales, producir bienes forestales, pescar, construir edificios y elevar las emisiones de carbono.

En el 2008, la huella global per cápita para la población humana era de 2.7 hectáreas, o cerca de 6.5 acres (tabla 40.3). Los dos países más poblados del mundo, China e India, estaban por debajo del promedio, ya que la huella per cápita de Estados Unidos era más de tres veces el promedio. En otras palabras, el estilo de vida de una persona promedio en Estados Unidos requiere tres veces más recursos sustentables de la Tierra que el estilo de vida de un ciudadano promedio del mundo. Esto requiere más de 10 veces los recursos de una persona en India.

Estados Unidos es incapaz de disminuir el consumo de los recursos para igualar a India. De hecho, miles de millones de personas en India, China, y otras naciones menos desarrolladas sueñan que un día ellos y su descendencia van a disfrutar del mismo estilo de vida que un estadounidense promedio.

**huella ecológica** Área de la superficie terrestre requerida para mantener sustentablemente un nivel particular de desarrollo y consumo.

**modelo de transición demográfica** Modelo que describe los cambios en las tasas de natalidad y mortalidad humanas, que ocurren cuando una región se industrializa.

## Desastres de granzidos (una vez más)

Cuando un avión se estrella o es forzado a aterrizar de manera inesperada, los investigadores del Departamento Federal de Aviación de Estados Unidos tratan de determinar qué fue lo que sucedió. En el 2009, se les solicitó descubrir por qué los dos motores de un avión de pasajeros se detuvieron, de modo que el avión se vio forzado a acuatizar sobre el río Hudson. El piloto había informado el choque con un ave, y entonces la aeronave se cubrió de plumas, huesos y carne en sus alerones y motores (imagen *derecha superior*). Muestras de estos tejidos se enviaron al Instituto Smithsonian, el cual las analizó en busca de ADN. Las secuencias únicas en el ADN identificaron el tejido en ambos motores como el de gansos canadienses. Uno de los motores tenía ADN de una gansa, mientras que el otro tenía tanto ADN de un ganso como de una gansa, indicando con ello que al menos dos aves entraron en el motor.



Los investigadores fueron incluso capaces de indicar a cuáles poblaciones de gansos pertenecían estas desafortunadas aves. Conforme el plumaje se desarrolla, incorpora hidrógeno que el ave toma del ambiente. La mezcla de isótopos de hidrógeno en el ambiente varía con la latitud, de manera que la mezcla de isótopos en el plumaje brinda información acerca de dónde se desarrolló el plumaje. La mezcla de isótopos en los trozos de plumaje de los motores indicaban que estas aves eran migratorias: sus plumas se habían desarrollado en Canadá, no en Nueva York.

**¿Cómo votarías?** Una forma de disminuir el número de gansos canadienses no migratorios es mediante la promoción de la cacería cuando no es probable que las aves migratorias estén presentes. ¿Apoyarías el relajamiento de las restricciones de cacería en las regiones donde los gansos canadienses se han convertido en peste? Para más detalles, visita [CengageNow](http://CengageNow)\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

El análisis de huellas ecológicas nos indica que, con la tecnología actual, la Tierra no va a poder tener suficientes recursos para que esos sueños se vuelvan realidad. Para cada persona viva actualmente, vivir como un estadounidense promedio requerirá cuatro veces los recursos sustentables disponibles en la Tierra. Tal análisis también sugiere que la población humana puede estar viviendo por debajo de sus medios ecológicos. Si dividimos a la Tierra en partes iguales, cada uno de nosotros tiene disponibles para apoyarnos sustentablemente hoy en día 2.1 hectáreas, pero nuestro promedio de huella ecológica per cápita es de 2.7 hectáreas.

### Para repasar en casa ¿Cómo afecta el desarrollo económico al crecimiento de la población y al consumo de recursos?

- ▶ Históricamente, el crecimiento de la población se ha desacelerado a medida que los países se han industrializado. La misma tendencia puede con el tiempo disminuir el crecimiento en los actuales países desarrollados.
- ▶ Los países más altamente desarrollados tienen tasas de crecimiento relativamente bajas, pero consumen una fracción desproporcionadamente más grande de los recursos de la Tierra.
- ▶ El nivel global actual en el uso de recursos es insostenible, y se espera que crezca la presión sobre estos recursos.

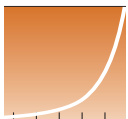
## Resumen



**Sección 40.1** Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que viven en la misma área y que tienden a reproducirse. Los gansos canadienses en Estados Unidos incluyen poblaciones migratorias al igual que residentes.



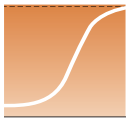
**Sección 40.2** La **demografía** es una forma estadística para describir una población. A menudo estimamos el **tamaño de la población** al usar un método de muestreo, como el **muestreo de cuadrantes** o **parcelas**, o **muestreo de marcado y recaptura**. Otra estadística demográfica incluye la **densidad de población** y la **distribución de población**. La mayoría de las poblaciones tiene una distribución de aglomeración. La **estructura por edades** describe la proporción de individuos en cada categoría de edad. El tamaño de la base reproductiva afecta el crecimiento de la población.



**Sección 40.3** Una tasa de natalidad per cápita de la población menos su tasa de mortalidad per cápita nos da una  $r$ , la tasa de **crecimiento per cápita**. Cuando la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad son iguales, hay un **crecimiento cero de población**.

Una población en la cual  $r$  es más grande que cero experimenta un **crecimiento exponencial**. El aumento en el tamaño de cualquier intervalo se determina por la ecuación  $C = t \times N$ , donde  $C$  es crecimiento de población y  $N$  es el número de individuos. Con el crecimiento exponencial, una gráfica del tamaño de población respecto al tiempo produce una curva de crecimiento en forma de "J". La posible tasa máxima de crecimiento exponencial bajo condiciones óptimas es el potencial **biótico de la población**.

La **emigración** y la **inmigración** de los individuos pueden también afectar el tamaño de la población.

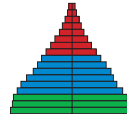


**Sección 40.4** La **capacidad de carga** es el número máximo de individuos de una población dada que pueden estar sustentados indefinidamente con recursos en su ambiente. Los **factores dependientes de la densidad** son condiciones o eventos que pueden disminuir el éxito reproductivo y que se empeora con la aglomeración. Por ejemplo, las enfermedades y la competencia por el alimento. Los **factores independientes de la densidad** son condiciones o eventos que pueden disminuir el éxito reproductivo, pero su efecto no varía con la aglomeración. La capacidad de carga varía entre ambientes y en el tiempo. Una población puede exceder temporalmente su capacidad de carga, entonces desaparece. Los factores dependientes de la densidad llevan al **crecimiento logístico**: una población comienza a crecer exponencialmente, luego los niveles de crecimiento se estabilizan bajo la acción de **factores limitantes** que comienzan a entrar en juego. Con el crecimiento logístico, el tamaño de la población respecto al tiempo se delinea como una curva en forma de "S".



**Secciones 40.5, 40.6** El **patrón del ciclo de vida** tiene como características el tiempo de maduración, número de eventos reproductivos, número de crías por evento y la duración de la vida. Esos patrones pueden estudiarse al seguir una **cohorte**, un grupo de individuos nacidos al mismo tiempo. Son comunes tres tipos de **curvas de sobrevivencia**: la tasa alta de mortalidad tardía, una tasa constante de mortalidad en

todas las edades o una tasa alta de mortalidad en etapas tempranas de la vida. Los ciclos de vida tienen una base genética y están sujetas a la selección natural. En una población con densidad baja, la **selección-r** favorece a una producción rápida de tantas crías como sea posible. En una población con alta densidad, una **selección-K** favorece invertir con más alta calidad más tiempo y energía en menos crías. La mayoría de las poblaciones tienen una mezcla de ambos rasgos, tanto de la selección-r como de la selección-K.



**Sección 40.7** La población humana ha sobrepasado los 6800 millones de personas. La expansión dentro de nuevos hábitats y la agricultura permitieron aumentos tempranos. La medicina y la tecnología han permitido mayores incrementos. Actualmente, la **tasa total de fertilidad** está disminuyendo, pero se mantiene por encima de la **tasa de reemplazo de la fertilidad**. La base muy amplia pre-reproductiva va a causar que los números se incrementen por lo menos durante 60 años.



**Sección 40.8** El **modelo de transición demográfica** predice que el desarrollo económico desacelerará el crecimiento de la población. El crecimiento negativo de la población aumenta la proporción de ancianos en una sociedad. El consumo mundial de recursos probablemente continuará creciendo porque una nación altamente desarrollada tiene una **huella ecológica** mucho más grande que una en vías de desarrollo. Sin embargo, con la tecnología actual, la Tierra no tiene suficientes recursos para sostener a la población existente en el estilo de vida de las naciones desarrolladas.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

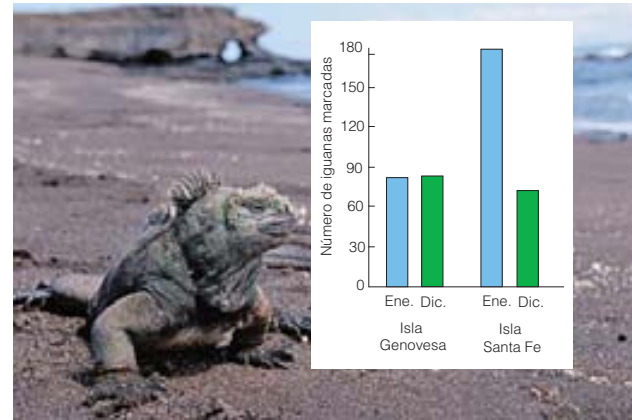
- Por lo general, los individuos de una población muestran una \_\_\_\_\_ distribución a través de su hábitat.
- La tasa en la que el tamaño de la población crece o declina depende de la tasa de \_\_\_\_\_.
  - natalidad
  - mortalidad
  - inmigración
  - emigración
  - a y b
  - todas las anteriores
- Supón que 200 peces son marcados y liberados en un estanque. La siguiente semana se atrapan 200 peces, y 100 de ellos tienen marcas. ¿Cuántos peces hay en el estanque?
- La población de gusanos crece exponencialmente en un recipiente de composta. Treinta días antes, había 400 gusanos y ahora hay 800. ¿Cuántos gusanos habrá dentro de 30 días, suponiendo que las condiciones se mantienen constantes?
- Para una especie dada, la tasa máxima de incremento por individuo bajo condiciones ideales es su \_\_\_\_\_.
  - potencial biótico
  - capacidad de carga
  - resistencia ambiental
  - control de densidad
- \_\_\_\_\_ es (son) un factor dependiente(s) de la densidad que influye(n) en el crecimiento de la población.
  - La competencia de recursos
  - Las enfermedades infecciosas
  - La depredación
  - El clima severo
- Un patrón del ciclo de vida de una población, es un conjunto de características adaptativas, como \_\_\_\_\_.
  - la longevidad
  - la fertilidad
  - la edad de madurez reproductiva
  - todos los anteriores



## Actividades de análisis de datos

**Monitoreo de las poblaciones de iguanas** En 1989, Martin Wikelski comenzó un estudio de largo alcance de las poblaciones de iguanas marinas en las islas Galápagos. Marcó a las iguanas de dos islas —Genovesa y Santa Fe— y recolectó datos del tamaño de su cuerpo, sobrevivencia y tasas reproductivas que variaban en el tiempo. Las iguanas comen algas, y no tiene depredadores, por lo que las muertes resultan típicamente de escasez de alimento, enfermedades o vejez. Sus estudios mostraron que las poblaciones de iguanas disminuyeron durante los eventos de El Niño, cuando el agua alrededor de las islas se calienta.

En enero del 2001, un buque petrolero encalló y derramó una pequeña cantidad de aceite en las aguas cerca de la isla Santa Fe. La **figura 40.17** muestra el número de iguanas marcadas que Wikelski y su equipo contaron justo antes del derrame y alrededor de un año después.



**Figura 40.17** Números cambiantes de las iguanas marinas marcadas en dos islas Galápagos. Un derrame de aceite ocurrió cerca de la Isla Santa Fe justo después del censo de enero del 2001 (barras azules). Un segundo censo fue llevado a cabo en diciembre del 2001 (barras verdes).

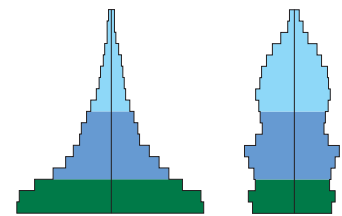
1. ¿Qué isla tuvo más iguanas marcadas en el momento del primer censo?
2. ¿Cuánto cambió la densidad de la población en cada isla entre el primero y el segundo censos?
3. Wikelski concluyó que los cambios en la Isla Santa Fe fueron el resultado del derrame de aceite, en vez de un factor común en ambas islas. ¿Cómo podrían los números de los censos ser diferentes de aquellos que él observó si un evento adverso hubiera afectado ambas islas?

8. La población humana es ahora de más de 6800 millones. Alcanzó 6000 millones en (el) \_\_\_\_\_.  
a. 2007      b. 1999      c. 1802      d. 1350
9. Comparados con los países menos desarrollados, los altamente desarrollados tienen una \_\_\_\_\_ más alta.  
a. tasa de mortalidad      c. tasa total de fertilidad  
b. tasa de natalidad      d. tasa de consumo de recursos
10. Un aumento en la mortalidad infantil va a \_\_\_\_\_ la tasa de reemplazo de la fertilidad de una población.  
a. aumentar      b. disminuir      c. no va a afectar
11. Las especies que generalmente colonizan hábitats vacíos son más capaces de mostrar características que son favorecidas por \_\_\_\_\_.  
a. selección- $r$       b. selección- $K$
12. Todos los miembros de una cohorte son del mismo \_\_\_\_\_.  
a. sexo      b. tamaño      c. edad      d. peso
13. Relaciona cada término con su descripción más adecuada.  
\_\_\_\_ capacidad de carga      a. tasa máxima de incremento por individuo bajo condiciones ideales.  
\_\_\_\_ crecimiento exponencial      b. el crecimiento de la población genera una curva en forma de S.  
\_\_\_\_ potencial biótico      c. máximo número de individuos sustentables por los recursos en un ambiente dado.  
\_\_\_\_ factor limitante      d. el crecimiento de la población genera una curva en forma de "J".  
\_\_\_\_ crecimiento logístico      e. recurso esencial que restringe el crecimiento de la población cuando escasea.

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Cuando los investigadores trasladaron a los guppis de estanques con cíclidos, que comen guppis grandes hacia estanques con peces killi, que comen guppis pequeños, las características de los ciclos de vida no fueron los únicos rasgos que cambiaron. A través de las generaciones, los machos se volvieron más coloridos. ¿Por qué crees que este cambio ocurrió?
2. Cada verano, un cactus saguaro gigante produce decenas de miles de pequeñas semillas negras. La mayoría muere, pero las pocas que aterrizan en un lugar protegido germinan la primavera siguiente. El saguaro es una planta CAM de crecimiento lento (sección 6.8). Después de 15 años, puede ser alta hasta la rodilla, y no florea por otros 15 años. Puede vivir 200 años. Los saguaros comparten su hábitat con plantas anuales, como las amapolas, que germinan de semillas y mueren en unas cuantas semanas. Reflexiona cómo estos ciclos de vida diferentes pueden ambos ser adaptativos en el mismo ambiente desértico.
3. Los diagramas de estructura de edad para dos poblaciones hipotéticas se muestran a la *derecha*. Describe la tasa de crecimiento de cada población y discute los problemas sociales y económicos presentes y futuros que cada una pueda enfrentar.



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Muestreo de marcado y recaptura; Crecimiento exponencial; Crecimiento logístico; Estructura de edad; Transición demográfica.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

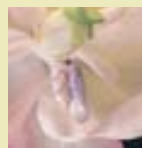
## Conceptos clave

En este capítulo volverás a estudiar la biogeografía y verás más de cerca los patrones globales de la riqueza de especies (secciones 16.2, 16.4). Repasarás los efectos de los patógenos (19.3) y cómo las interacciones de las especies conducen a la selección natural (17.4, 17.13, 21.7). Verás ejemplos de experimentos de campo (1.7) y aplicarás lo que sabes sobre las poblaciones y los factores que afectan su crecimiento (40.2-40.4).



### Características de la comunidad

Una comunidad consiste en todas las especies de un hábitat. La historia de un hábitat, sus características físicas y biológicas y la interacción de las especies en el hábitat afectan el número de especies en la comunidad y su abundancia relativa.



### Formas de interacción de las especies

El comensalismo, el mutualismo, la competencia, la depredación y el parasitismo son interacciones específicas que influyen en el tamaño de la población de las especies participantes, que a su vez influye en la estructura de la comunidad.



# 41 Ecología de comunidades

## 41.1 Combate a las hormigas de fuego invasoras

La hormiga roja de fuego, *Solenopsis invicta*, es una especie invasora de origen sudamericano que ingresó a Estados Unidos en la década de 1930, probablemente como polizones en un barco de carga. Las hormigas se extendieron desde el sureste y con el tiempo establecieron sus colonias en lugares tan al este como California y tan al norte como Kansas y Delaware.

Al igual que la mayoría de las hormigas, la *S. invicta* hace sus nidos en la tierra (figura 41.1). Si pisas uno de estos nidos, pronto te darás cuenta de tu error. Como las abejas, las hormigas de fuego defienden su nido contra las amenazas, inyectando un veneno con su aguijón que provoca sensación de quemadura y da por resultado la formación de ampollas rojas que tardan en sanar.

Los nidos de *S. invicta* son una molestia para la gente, pero son un mayor peligro para la vida silvestre. Por ejemplo, los investigadores han reportado que la presencia de *S. invicta* disminuye el número de codornices cotuí (un tipo de codorniz) y de vireos (un tipo de ave canora). Las hormigas se alimentan de los huevos de las aves y de sus nidos. Las hormigas invasoras vencen en la competencia a las hormigas nativas, que son la principal fuente de alimento de las lagartijas. Las lagartijas no pueden comer *S. invicta*. Además, la *S. invicta* puede hacer presa a los huevos de las lagartijas.

Debido a su resistencia, la *S. invicta* hace honor a su nombre. Los pesticidas no impiden la expansión de esta especie y pueden facilitar las invasiones al eliminar las poblaciones de hormigas nativas. Para combatir a las hormigas, los científicos han optado por los controles biológicos. Un agente de control biológico es un enemigo natural de una plaga que puede disminuir ésta al alimentarse de ella, infectándola o parasitándola.

El control biológico de la *S. invicta* involucra a moscas jorobadas: insectos que se alimentan de *S. invicta* en su hábitat natural. Las moscas jorobadas son parasitoides; es decir, parásitos especializados que matan a su anfitrión en una manera horrenda. Una mosca hembra perfora la cutícula de una hormiga adulta, entonces pone un huevo en los órganos blandos de la hormiga. El huevo se incuba y después nace una larva, que crece y entonces se abre paso comiendo los tejidos de la cabeza de la hormiga. Después de que la larva ya es lo suficientemente grande,

**Figura 41.1** Las hormigas de fuego importadas y sus enemigos. *Página opuesta*, colonia de hormigas *Solenopsis invicta* flotando en el agua; utilizan esta técnica para escapar de las inundaciones.

**A** Mosca jorobada. Esta mosca utiliza las extensiones en forma de gancho en su abdomen para insertar un huevo fertilizado en el tórax de una hormiga.  
**B** Hormiga parasitada que ha perdido su cabeza después de que una larva en crecimiento la ocupó. La larva experimentará metamorfosis hasta alcanzar la forma adulta en la cabeza separada.



secreta una enzima que hace que la cabeza de la hormiga se desprenda. La larva de la mosca se convierte en adulto dentro del refugio de la cabeza desprendida de la hormiga.

Se han introducido varias especies de moscas jorobadas en los estados del sur de la Unión Americana. Parece que las moscas sobreviven, se reproducen y aumentan su dispersión. No se espera que acaben con todas las *S. invicta* en las áreas afectadas. Más bien, se espera que las moscas reduzcan la densidad de las colonias invasoras.

Los ecologistas también exploran otras opciones. Están probando el efecto de hongos patógenos o protistas que infecten a la *S. invicta*, pero no a las hormigas nativas. Otra idea es introducir una hormiga parasitaria de Sudamérica que invade las colonias de *S. invicta* y mata a las reinas que ponen los huevos.

La ecología de comunidades se centra en la interacción de especies, como las que hay entre las hormigas y las moscas o los hongos. Una **comunidad** se compone de todas las especies que viven en una región. Como veremos, la interacción de las especies y los trastornos pueden cambiar la estructura de la comunidad (los tipos de especies y su abundancia relativa) de modos significativo o mínimo, algunos predecibles y otros, inesperados.

**comunidad** Todas las especies que viven en una región particular.



### Cambio a largo plazo en las comunidades

La disposición de las especies en una comunidad cambia con el tiempo, aunque el resultado exacto de estos cambios sea

difícil de predecir. Cuando se forma una nueva comunidad, las especies que llegan primero con frecuencia alteran el hábitat de manera que se facilite su propio reemplazo.



### Efectos de las especies en la estabilidad de la comunidad

Eliminar una especie o agregar otra puede tener un efecto significativo. Algunas

especies se adaptan a las alteraciones, y un cambio en la frecuencia de éstas puede afectar su número.



### Patrones globales en la estructura de una comunidad

Los biogeógrafos identifican los patrones regionales de distribución de las espe-

cies. Ellos han mostrado que las regiones tropicales albergan el mayor número de especies y que las características de las islas pueden utilizarse para predecir cuántas especies ocuparán un área.



› La estructura de la comunidad se refiere al número y abundancia relativa de las especies en un hábitat que cambia con el tiempo.

◀ Vínculo a Coevolución 17.13

El tipo de lugar donde una especie vive normalmente es su **hábitat**, y todas las especies que viven en un hábitat constituyen una comunidad. Con frecuencia, las comunidades se encuentran una dentro de otra. Por ejemplo, encontramos una comunidad de organismos microbianos dentro del intestino de una termita. Esa termita es parte de una comunidad más grande de organismos que viven en un tronco caído. Los habitantes del tronco son parte de una comunidad del bosque mayor.

Incluso las comunidades que son similares en tamaño difieren en su diversidad de especies. Hay dos componentes de la diversidad de especies. La primera, la riqueza de especies, se refiere al número de especies. La segunda es la uniformidad de especies, o la abundancia relativa de cada especie. Por ejemplo, un estanque que aloja cinco especies de peces en casi igual número tiene mayor diversidad de especies que un estanque con una especie de pez abundante y cuatro especies poco comunes.

La estructura de una comunidad es dinámica. La disposición de las especies y su abundancia relativa cambia con el tiempo. Las comunidades cambian en un largo periodo al formarse y madurar. También cambian repentinamente como resultado de alteraciones naturales y de aquellas inducidas por los humanos.

Los factores físicos como el clima y la disponibilidad de recursos influyen en la estructura de la comunidad. Los hábitats que son pobres en nutrientes y que tienen condiciones extremas albergan menos especies que aquellos ricos en nutrientes y con condiciones moderadas.

La interacción de las especies influye igualmente en el tipo de especies de una comunidad y en su abundancia relativa. En



**Figura 41.2** Un árbol con helecho comensal. El helecho se beneficia de crecer sobre el árbol y éste no se ve afectado por la presencia del helecho.

**Tabla 41.1** Tipos de interacción directa de dos especies

Tipos de interacción	Efecto en la especie 1	Efecto en la especie 2
Comensalismo	Benéfico	Ninguno
Mutualismo	Benéfico	Benéfico
Competencia interespecífica	Dañino	Dañino
Depredación, herbivoría parasitismo, parasitoidismo	Benéfico	Dañino

algunos casos, el efecto es indirecto. Por ejemplo, cuando las aves canoras comen orugas, las aves benefician indirectamente a los árboles de los que se alimentan las orugas, al tiempo que reducen directamente la abundancia de orugas.

Podemos agrupar los tipos de interacción directa entre las especies por sus efectos en cada participante (tabla 41.1). Por ejemplo, en el **comensalismo** una especie se beneficia pero no tiene efecto en la otra. Los helechos comensales viven adheridos al tronco o a las ramas de un árbol (figura 41.2). Tener una percha en la luz beneficia al helecho y no afecta al árbol. Las relaciones se consideran comensales cuando una especie se beneficia y la otra no se beneficia ni le daña la relación. Si surgen nuevas evidencias de alguno de estos efectos, entonces se clasifica de nuevo la relación.

Los otros tipos de interacción de especies se estudiarán en detalle en las secciones siguientes. Aquí sólo haremos notar que la interacción puede ser mutuamente benéfica, mutuamente dañina o beneficiar a una especie, mientras perjudica a la otra. La interacción de especies puede ser cambiante o duradera. **Simbiosis** significa “vivir juntos”, y los biólogos usan el término para identificar una relación en la que dos especies tienen una asociación cercana que perdura.

Sin importar si una especie beneficia o daña a otra, dos especies que interactúan de manera cercana por generaciones pueden coevolucionar. Como se explicó en la sección 17.13, la coevolución es un proceso evolutivo en el que cada especie actúa como un agente selectivo que cambia el rango de variación en la otra.

**comensalismo** Interacción de especies que beneficia a una y no ayuda ni daña a la otra.

**hábitat** Tipo de ambiente en el que normalmente vive una especie.

**simbiosis** Una especie vive dentro de otra o sobre ella en una relación comensal, mutualista o parasitaria.

### Para repasar en casa ¿Qué factores afectan los tipos y abundancia de especies en una comunidad?

- › Los tipos y abundancia de especies en una comunidad se ven afectados por factores físicos como el clima y la interacción de las especies.
- › Una especie puede beneficiarse, ser perjudicada o permanecer sin cambio en su interacción con otra especie.

- › En una interacción mutualista, dos especies se benefician al tomar ventaja la una de la otra.
- ◀ Vínculos a Endosimbiosis 18.6, Líquenes y micorriza 22.6, Polinizadores 21.7

El **mutualismo** es una interacción específica que beneficia a ambas especies. Por ejemplo, aves, insectos, murciélagos y otros animales polinizan las plantas con flores. Los polinizadores comen néctar y polen. A cambio, los animales transfieren polen entre plantas de la misma especie. De manera similar, muchos animales que comen frutos dispersan en nuevos sitios las semillas.

En algunos casos de mutualismo, ninguna de las especies completa su ciclo de vida sin la otra. Las plantas de yuca y las mariposas que las polinizan tienen esa interdependencia (figura 41.3). En otros casos, el mutualismo es benéfico, pero no un requisito de vida o muerte. La mayoría de las plantas, por ejemplo, tienen más de un polinizador.

Los microorganismos mutualistas ayudan a las plantas a obtener los nutrientes que necesitan. Las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en las raíces de las legumbres, como los chícharos, proveen de oxígeno extra a la planta. Los hongos micorrízicos que viven dentro de las raíces de las plantas o sobre ellas ayudan a la asimilación de minerales de una planta. Otros hongos interactúan con algas fotosintéticas o con las bacterias, como en los líquenes.

Hay cierto conflicto entre los socios en todos los mutualismos. Por ejemplo, en un líquen, los hongos se beneficiarían al conseguir tanta azúcar como les fuese posible de su socio fotosintético. El fotosintetizador se beneficiaría al almacenar tanta azúcar como le fuese posible para su uso propio. En cada especie, la selección natural favorecerá a los individuos que minimizan los costos y maximizan los beneficios.

Para algunos mutualistas, el beneficio principal es la defensa. Una anémona de mar tiene células punzantes (nematocitos), de modo que la mayor parte de los peces evita sus tentáculos. Sin embargo, un pez anémona puede resguardarse entre los tentáculos (figura 41.4). Una capa mucosa protege al pez anémona de las picaduras, y los tentáculos la protegen de los peces depredadores. El pez anémona paga el favor a su socio alejando a los pocos peces que pueden comerse los tentáculos de la anémona de mar.

Finalmente, vuelve a reflexionar sobre una idea que se presentó en la sección 18.6. Según la teoría de la endosimbiosis, las bacterias aerobias mutualistas que habitaban las primeras células

eucariontes se convirtieron en mitocondrias. Las cianobacterias que vivieron dentro de las células eucariontes desarrollaron cloroplastos mediante un proceso similar. Por lo tanto, todos los eucariontes son producto de mutualismos antiguos.



**Figura 41.3** Mutualismo en una ladera montañosa en el desierto alto de Colorado.

Sólo una especie de mariposa de yuca poliniza plantas de cada una de las especies de *Yucca*; ninguna de las mariposas puede completar su ciclo de vida con otra planta. La mariposa madura cuando brotan las flores de la yuca. La hembra tiene partes del aparato bucal especializadas que recogen y enrollan en una bola el polen pegajoso. La mariposa vuela a otra flor y perfora su ovario, donde las semillas se formarán y desarrollarán, y desova adentro. Al arrastrarse la mariposa hacia fuera, empuja una bola de polen hacia la plataforma receptora de polen de la flor.

Después de que germinan los granos de polen, levantan tubos polínicos que crecen a través de los tejidos del ovario y conducen el esperma a los óvulos de las plantas. Las semillas se desarrollan después de la fertilización.

Mientras tanto, los huevos de la mariposa se convierten en larvas que comen unas cuantas semillas y se abren camino royendo hacia fuera del ovario. Las semillas que las larvas no comen generan nuevas plantas de yuca.



**Figura 41.4** La anémona de mar *Heteractis magnifica* tiene una asociación mutualista con el pez anémona rosa (*Amphiprion perideraion*). Este pez pequeño, pero agresivo, persigue a los peces mariposa depredadores que se comerían las puntas de los tentáculos de una anémona. La anémona no necesita que la proteja un pez, pero le va mejor con uno.

**mutualismo** Interacción de especies que beneficia a ambas.

#### Para repasar en casa ¿Qué es mutualismo?

- › Un mutualismo es una interacción de especies en la que cada especie se beneficia de la asociación con la otra.
- › En cada especie, los individuos que maximizan los beneficios mientras minimizan los costos serán favorecidos.

- › Los recursos son limitados, y los individuos de especies diferentes compiten a menudo por el acceso a ellos.
- › La competencia afecta de manera adversa a ambas especies.
- ◀ Vínculos a Teoría de Darwin 16.4, Selección direccional 17.5

Como Charles Darwin entendió con claridad, la competencia por recursos entre individuos de la misma especie puede ser intensa y llevar a la evolución por selección natural. La **competencia interespecífica**, competencia entre individuos de diferentes especies, generalmente no es tan intensa. Las necesidades de dos especies pueden ser similares, pero nunca tan cercanas como lo son para los miembros de una misma especie.

Cada especie tiene un conjunto único de necesidades y papeles ecológicos a los que denominamos como su **nicho ecológico**. Factores físicos y biológicos definen este nicho. Los aspectos del nicho de un animal incluyen los límites de temperatura que puede tolerar, las especies que come y los lugares donde se aparea. Una descripción del nicho de una planta con flores incluiría su suelo, agua, luz y los requerimientos de polinizador. Cuanto más similares sean los nichos de dos especies, tanto más intensamente competirán.

La competencia toma dos formas. En la competencia por interferencia, una especie impide activamente que otra acceda a los mismos recursos. Por ejemplo, una especie de carroñero con frecuencia alejará a otra de un cadáver (figura 41.5). En otro ejemplo, algunas plantas usan armas químicas contra la competencia potencial. Los químicos aromáticos que exudan los tejidos de las plantas de artemisa, los árboles de nogal negro y los árboles de eucalipto se filtran en el suelo alrededor de estas plantas. Las sustancias impiden que otros tipos de plantas germinen o crezcan.

En la competencia por explotación, las especies no interactúan directamente; al usar el recurso, cada una le reduce a la otra la cantidad de recursos disponibles. Por ejemplo, los ciervos y las

charas azules comen bellotas de los bosques de robles. Cuantas más bellotas comen las aves, menos habrá para los ciervos.

### Efectos de la competencia

Los ciervos y las charas azules comparten el gusto por las bellotas, pero tienen otras fuentes de alimento. Cualquier par de especies tiene necesidades de recursos diferentes. Las especies compiten más intensamente cuando el suministro de un recurso compartido es el principal factor limitante para ambas (sección 40.4).

En la década de 1930, G. Gause condujo experimentos con dos especies de protozoarios ciliados (*Paramecium*) que competían por la misma presa: bacterias. Él cultivó las especies de *Paramecium* aisladas y juntas (figura 41.6). En unas semanas, el crecimiento de la población de una especie superó al de la otra, que se extinguió.

Los experimentos de Gause y otros son el fundamento del concepto de **competencia por exclusión**: cuando dos especies necesitan el mismo recurso limitado para sobrevivir o reproducirse, el mejor competidor llevará a la extinción a la especie menos competitiva en ese hábitat.

Cuando las necesidades de recursos de los competidores no son exactamente las mismas, las especies pueden coexistir, pero la competencia reduce su número. Por ejemplo, Nelson Hairston demostró los efectos de la competencia entre dos especies de salamandra que coexistían en los bosques. Creó lotes experimentales eliminando todos los miembros de una especie o de la otra. Otro grupo de lotes funcionó como controles no alterados. Después de cinco años, el número de salamandras en ambos tipos de lotes de una sola especie se habían incrementado, mientras que el número de lotes de control permaneció sin cambios. Hairston concluyó que donde coexistían estas salamandras, la interacción competitiva suprimía el crecimiento de población de ambas especies.



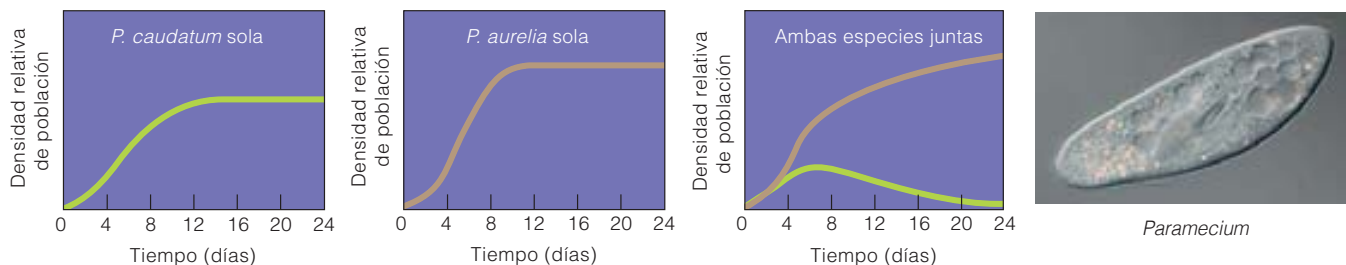
**A** El águila real y el zorro rojo se enfrentan por el cadáver de un alce.



**B** En una demostración espectacular de competencia por interferencia, el águila ataca al zorro con sus garras. Tras el ataque, el zorro se retira y deja que el águila se aproveche del cadáver.

**Figura 41.5** Competencia interespecífica entre carroñeros.





**Figura 41.6 Animada** Resultados de la competencia por exclusión entre dos especies de *Paramecium* que compiten por el mismo alimento. Cuando las dos especies crecieron juntas, *P. aurelia* llevó a *P. caudatum* a la extinción.

## Repartición de recursos

La **repartición de recursos** es un proceso evolutivo por el que las especies se adaptan para usar un recurso compartido que es limitado, de modo que se minimice la competencia. Por ejemplo, tres especies de plantas anuales son comunes en campos abandonados. Todas ellas necesitan agua y nutrientes, pero cada una se ha adaptado de un modo ligeramente diferente a estas necesidades (figura 41.7). Esta variación permite a las plantas coexistir.

De manera similar, ocho especies de pájaro carpintero coexisten en los bosques de Oregón. Todas se alimentan de insectos y hacen sus nidos en troncos huecos, pero los detalles de su comportamiento alimentario y sus preferencias para construir nidos varían. Las diferencias en el tiempo para anidar también ayudan a reducir la interacción de competencia.

La repartición de recursos ocurre porque la selección direccional tiene lugar cuando las especies con necesidades similares comparten un hábitat y compiten por un recurso limitado. Dentro de cada especie, los individuos que difieren más de las especies competidoras tienen la menor competencia y, por ende, dejan mayor descendencia. A través de las generaciones, la selección direccional lleva al **desplazamiento de caracteres**: el rango de variación de uno o más rasgos cambia en una dirección que reduce la intensidad de la competencia por un recurso limitado.

Un cambio direccional observado recientemente en las dimensiones de los picos del pinzón mediano (*Geospiza fortis*) demuestra cómo la competencia puede dar por resultado el desplazamiento de caracteres. El pinzón mediano era la única ave que comía semillas en una de las islas Galápagos, hasta que algunos pinzones grandes (*G. magnirostris*) llegaron. Cuando la sequía causó una escasez de alimentos, los pinzones medianos con los picos más

grandes se vieron en desventaja selectiva. Estas aves de grandes picos y tamaño mediano tenían que competir por las pocas semillas grandes contra las nuevas aves grandes. Las aves de picos pequeños no tenían competencia por las semillas más pequeñas que preferían. Como resultado, era más probable que los pinzones medianos de picos grandes murieran de inanición. Las muertes diferenciales provocaron un cambio en el tamaño promedio de los picos de la población de pinzones medianos; los picos se volvieron significativamente más cortos y menos profundos.



**Figura 41.7** La repartición de recursos entre tres especies de plantas anuales en un campo arado, pero abandonado. Las raíces de cada especie toman agua e iones minerales de una distinta profundidad del suelo. Esta diferencia reduce la competencia entre las especies y les permite coexistir.



**competencia interespecífica** Competencia entre dos especies.

**desplazamiento de caracteres** Resultado de la competencia entre dos especies; los rasgos similares que provocan la competencia se vuelven diferentes.

**exclusión competitiva** Proceso por el que dos especies compiten por un recurso limitado y una lleva a la otra a la extinción local.

**nicho ecológico** Todas las necesidades y roles de una especie en un ecosistema.

**repartición de recursos** Las especies se adaptan de diferentes maneras para tener acceso a diferentes partes de un recurso limitado; lo que permite que las especies con necesidades similares coexistan.

### Para repasar en casa ¿Qué pasa cuando las especies compiten?

- ▶ En algunos tipos de interacción competitiva, una especie controla o bloquea el acceso a un recurso, sin importar si es escaso o abundante. En otros tipos de interacciones, una es mejor que la otra para explotar un recurso compartido.
- ▶ Cuando dos especies compiten, se favorece a los individuos cuyas necesidades son menos parecidas a las de las especies competidoras.

## 41.5 Depredación y herbivoría

- › La depredación y la herbivoría son tipos de interacciones a corto plazo en las que una especie obtiene nutrientes y energía alimentándose de otra.
- ◀ Vínculos a Ricino 9.1, Coevolución 17.13

### Depredador y abundancia de presas

Con la **depredación**, una especie (depredador) captura, mata y digiere otra especie (presa). La abundancia de la especie de presas en una comunidad tiene efecto en cuántos depredadores puede alojar. El número de depredadores reduce el número de presas, pero el grado de este efecto depende, en parte, de cómo el depredador responda a los cambios en la densidad de presas.

Con algunos depredadores, como las arañas tejedoras, la proporción de presas capturadas es constante, de modo que el número atrapado en cualquier intervalo dado depende exclusivamente de la densidad de presas. Al aumentar el número de moscas en una superficie, más y más se quedan atrapadas en las telarañas.

Con más frecuencia, el número de presas capturadas depende en parte del tiempo que le lleva a los depredadores capturarlas, comerlas y digerirlas. Al incrementarse la densidad de presas, se

incrementa de manera marcada la tasa de capturas porque hay más presas que atrapar. Con el tiempo, la tasa de incremento será menor, porque un depredador se expone a más presas de las que puede manejar a la vez. Un lobo que acaba de matar a un caribú no cazará otro hasta que haya comido y digerido al primero.

Las poblaciones de depredadores y de presas a veces aumentan y decaen de manera cíclica. Por ejemplo, la **figura 41.8** muestra información histórica del número de linces y su presa más importante: la liebre ártica. Ambas poblaciones aumentan y decaen en un ciclo de cerca de 10 años, con la abundancia de depredadores a un ritmo menor que la abundancia de presas. Los estudios de campo indican que el número de linces fluctúa principalmente en relación con la cantidad de liebres. Sin embargo, el tamaño de la población de liebres es afectado por la abundancia de comida y por el número de linces. Las poblaciones de liebres continúan creciendo y decayendo incluso cuando los depredadores se excluyeron experimentalmente de la zona.

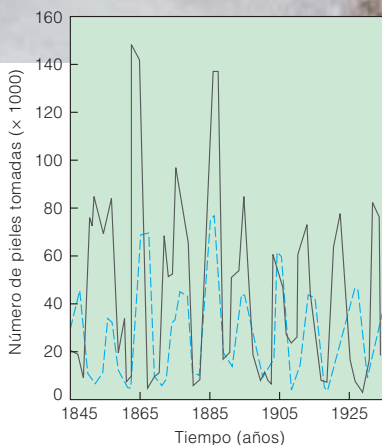
### Coevolución de depredadores y presas

El depredador y la presa ejercen mutua presión selectiva. Supongamos que una mutación da a los miembros de la especie de presas una defensa más eficaz. Tras generaciones, la selección direccional hará que esta mutación se amplíe en la nueva población de presas. Si algunos miembros de una población de depredadores tienen un rasgo que contrarresta fácilmente la nueva defensa, estos depredadores y sus descendientes tendrán ventaja. Por lo tanto, los depredadores ejercen presión selectiva que favorece la mejor defensa de la presa, que a su vez ejerce presión selectiva sobre el depredador, y así durante generaciones.

Has aprendido sobre algunas adaptaciones defensivas. Muchas especies de presas tienen partes duras o filosas que las hacen difíciles de comer. Piensa en la concha de un caracol o en las púas de un erizo de mar. Otras especies contienen químicos que tienen un sabor desagradable o que enferman a los depredadores. La mayor parte de las toxinas de animales vienen de las plantas que comen. Por ejemplo, la oruga de una mariposa monarca ingiere químicos de la planta de *Asclepia* de la que se alimenta. Un ave que después se coma a la mariposa se enfermará a causa de estos químicos.

Las presas con buenas defensas a menudo poseen coloración de advertencia: un patrón de colores ostentosos que los depredadores aprenden a evitar. Por ejemplo, muchas especies de avispas y abejas tienen un patrón de franjas negras y amarillas (**figura 41.9A**). La apariencia similar de abejas y avispas es un ejemplo de **mimetismo**: un patrón evolutivo en el que una especie se asemeja a otra. Las abejas y las avispas se benefician de su apariencia similar. Cuanto más frecuente un depredador sea picado por un insecto de franjas negras y amarillas, lo menos probable será que ataque a un insecto parecido.

En otro tipo de mimetismo, la presa se hace pasar por una especie que tiene un mecanismo de defensa de la que carece. Por ejemplo, algunas



**Figura 41.8** Gráfica del número de linces canadienses (línea de guiones) y de liebres árticas (línea continua), basada en conteos de las pieles vendidas por cazadores a la compañía Hudson's Bayen durante un período de 90 años.



**A** Una avispa que puede infligir un piquete doloroso.

**B** Una mosca, sin aguijón, imita el patrón de colores de la avispa.

**Figura 41.9** Mimetismo. Algunas especies de insectos comestibles se asemejan a especies tóxicas o desagradables al gusto con las que no están relacionadas.

moscas que no pueden picar se asemejan a las abejas o avispas que sí lo hacen (**figura 41.9B**). La mosca se beneficia cuando los depredadores la evitan después de un encuentro con las especies con el mecanismo de defensa que se parecen.

Otra adaptación a la depredación es un último truco que puede asustar a un depredador que lo ataca. La sección 1.7 describía cómo una mancha en forma de ojo o un sonido silbante protegía a algunas mariposas. De manera similar, la cola de una lagartija puede separarse del cuerpo y agitarse un poco como distracción. Los zorrillos pueden expeler un repelente apesoso e irritante.

Muchas presas tienen camuflaje —una forma, patrón, color y con frecuencia comportamiento— que los ayuda a mezclarse con el área circundante y evitar ser detectadas (**figura 41.10A**).

Los depredadores también se benefician del camuflaje (**figura 41.10B,C**). Otras adaptaciones de los depredadores incluyen dientes y garras afilados que pueden perforar las partes duras protectoras. Las presas veloces son preferidas por los depredadores más rápidos. Por ejemplo, el guepardo, el animal terrestre más rápido, puede correr 114 kilómetros por hora. Su presa predilecta, las gacelas Thomson, corren a 80 kilómetros por hora.

## Coevolución de herbívoros y plantas

Con la **herbivoría**, un animal come una planta o partes de una planta. El número y tipo de plantas en una comunidad puede influir el número y tipo de herbívoros presente.

Dos tipos de defensas han evolucionado en respuesta a la herbivoría. Algunas plantas se han adaptado para resistir y recobrar rápidamente de la herbivoría. Por ejemplo, los pastos de la pradera rara vez son destruidos por los animales que pastan, como el bisonte. Los pastos tienen un alta tasa de crecimiento y almacenan suficientes recursos en las raíces, para recuperar los brotes perdidos.

Otras plantas tienen rasgos que disuaden la herbivoría. Tales rasgos incluyen espinas o púas, hojas duras difíciles de masticar o digerir y químicos de sabor desagradable o que enferman a los herbívoros. Ricino, la toxina producida por las plantas de ricino

**herbivoría** Cuando un animal que se alimenta de partes de plantas.

**mimetismo** Especie que desarrolla rasgos que hacen que su apariencia sea similar a otra especie.

**depredación** Cuando una especie captura, mata y se come a otra.



**A** Postura defensiva parecida a un junco de un avetoro. El ave incluso se balancea como un junco.

**C** Las protuberancias carnosas le dan a un cabracho depredador la apariencia de una roca cubierta por algas. Los peces que se alimentan de éstas y que se acercan por un bocado terminan como presas.

**Figura 41.10** Camuflaje en presas y depredadores.

(sección 9.1), enferma a los herbívoros. La cafeína en los granos de café y la nicotina en las hojas de tabaco han desarrollado defensas contra los insectos.

Las defensas de las plantas favorecen a los herbívoros capaces de superar esas defensas. Por ejemplo, las hojas de eucalipto contienen toxinas que las hacen venenosas para la mayor parte de los mamíferos, pero no a los koalas. Sus enzimas hepáticas especializadas permiten a los koalas descomponer las toxinas producidas por unas pocas especies de eucalipto.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los efectos evolutivos de la depredación y la herbivoría?

- ▶ La depredación beneficia a los depredadores y daña a las presas. El número de depredadores algunas veces fluctúa en respuesta a la disponibilidad de presas.
- ▶ Los depredadores pueden coevolucionar con su presa. Los herbívoros coevolucionan con las plantas que comen.
- ▶ Con el mimetismo, una especie se beneficia de su parecido con otra especie.



- › Algunas especies se benefician obteniendo nutrientes de otras especies o engañándolas para que proporcionen cuidado paterno.
- ◀ Vínculos a Lamprea 24.3, Cuco 39.3

### Parasitismo

Con el **parasitismo**, una especie (parásito) se beneficia de alimentarse de otro (hospedero) sin matarlo de inmediato. Los endoparásitos, como los gusanos nemátodos, viven y se alimentan dentro de su hospedero. Un ectoparásito, como la garrapata, se alimenta mientras se encuentra adherida a la superficie externa de un hospedero (figura 41.11).

Un estilo de vida parasitario se ha desarrollado en miembros de una gran variedad de grupos. Los parásitos bacterianos, fúngicos, protistas e invertebrados se alimentan de vertebrados. Las lampreas (sección 24.3) se adhieren y se alimentan de otros peces. Hay incluso algunas plantas parásitas que obtienen nutrientes de otras plantas (figura 41.12).

Por lo general, los parásitos no matan de inmediato a su anfitrión. En términos de evolución adaptativa, matar a un anfitrión muy rápido no es bueno para el parásito. Lo ideal es que el hospedero viva lo suficiente para dar tiempo al parásito para tener descendencia. Cuanto más tiempo sobreviva el hospedero, tanta más descendencia puede tener el parásito. De este modo, los parásitos cuyo efecto no es tan fatal en los hospederos tienen una ventaja selectiva.

Aunque los parásitos no matan por lo común a sus hospederos, pueden tener un impacto significativo en una población de éstos. Muchos parásitos son patógenos: causan enfermedad en los hospederos. Incluso cuando un parásito no causa síntomas obvios puede debilitar a un hospedero, de modo que lo hace más vulnerable a la depredación o menos atractivo a las posibles parejas. Algunos parásitos pueden volver estériles a sus hospederos. Algunos cambian la proporción de cada sexo en los nacimientos en la descendencia del hospedero.



**Figura 41.11** Garrapatas endoparásitas adheridas y chupando la sangre de un pinzón.



**Figura 41.12** Cuscuta, también conocida como bejuquillo o bejuco fideo. Esta planta parásita casi no tiene clorofila. Los tallos sin hojas envuelven una planta anfitriona, y las raíces modificadas absorben agua y nutrientes del tejido vascular del anfitrión.

Las adaptaciones a un estilo de vida parasitario incluyen los rasgos que permiten a los parásitos localizar a los hospederos y alimentarse sin ser detectados. Por ejemplo, las garrapatas que se alimentan de mamíferos o aves se moverán hacia una fuente de calor y de dióxido de carbono, que puede ser un hospedero potencial. Un químico en la saliva de las garrapatas actúa como anestésico local y evita que el hospedero note a la garrapata que se alimenta. Los endoparásitos a menudo tienen características que los ayudan a evadir las defensas inmunes de un hospedero.

Entre los hospederos, las características que minimizan los efectos negativos de los parásitos confieren una ventaja selectiva. Por ejemplo, el alelo que causa la anemia falciforme, persiste en grandes cantidades en algunas poblaciones de humanos, porque tener una copia del alelo incrementa las expectativas de sobrevivir a la malaria. Acicalarse y lamerse son adaptaciones que minimizan el impacto de ectoparásitos. Algunos animales producen químicos que interfieren con la actividad parasitaria. Por ejemplo, el mérgulo empenachado (un tipo de ave marina) produce una secreción de esencia cítrica que repele a las garrapatas.

### Extraños en el nido

Mediante el **parasitismo de cría**, una especie que pone huevos se beneficia al hacer que otra cuide de su descendencia. Los cucos europeos descritos en la sección 39.3 son parásitos de cría como los tordos de Norteamérica (figura 41.13). Al no tener que preo-



**Figura 41.13** Un tordo con su padre adoptivo. Una hembra de tordo minimiza el costo del cuidado materno poniendo sus huevos en los nidos de otras especies de aves.

cuparse decuidar a sus crías, permite a una hembra de tordo poner un gran número de huevos, en algunos casos hasta 30 en una sola temporada reproductiva.

Los parásitos de cría disminuyen la tasa reproductiva de la especie hospedero y favorece a los individuos hospederos que pueden detectar y expulsar a las crías extrañas. Algunos parásitos de crías evaden esta defensa del hospedero al producir huevos que se parecen mucho a los de la especie anfitriona. En los cucos, diferentes subpoblaciones tienen distintas preferencias de hospederos y coloración de huevos. Las hembras de cada subpoblación ponen huevos que se parecen mucho a los de su hospedero preferido.

El parasitismo de cría también se desarrolló en algunas especies de abejas. Hembras de algunas especies ponen huevos en el nido de una especie de abeja diferente. Las larvas de la abeja parásita se comen la comida almacenada por el hospedero para sus larvas así como a las larvas del anfitrión.

## Parasitoides

Los **parasitoides** son insectos que ponen sus huevos en otros insectos. Las larvas se incuban, se desarrollan en el cuerpo del hospedero, comen sus tejidos y, con el paso del tiempo, lo matan. Las moscas jorobadas que matan hormigas de fuego, descritas en la sección 41.1 son un ejemplo. Hasta 15 por ciento de todos los insectos pueden ser parasitoides.

Los parasitoides reducen de dos maneras el tamaño de la población de un anfitrión. Primera, al crecer las larvas parasitoides dentro de su hospedero, obtienen nutrientes y evitan que se reproduzca. Segunda, estas larvas incidentalmente llevan al hospedero a la muerte.

**parasitismo** Relación en la que una especie obtiene nutrientes de otra especie, sin matarla de inmediato.

**parasitismo de cría** Especie que pone huevos y se beneficia haciendo que otra cuide de su descendencia.

**parasitoide** Insecto que pone huevos en otro insecto y cuyas crías devoran a su anfitrión desde el interior.



**Figura 41.14** Agente de control biológico: una avispa parasitoide criada comercialmente a punto de depositar un huevo fertilizado en un áfido. Esta avispa reduce las poblaciones de áfidos. Después de que se incubó el huevo, la larva de la avispa devora al áfido desde dentro.

## Controles biológicos

Los parásitos y parasitoides se crían comercialmente y se liberan en áreas escogidas como agentes de control biológico. Se los promueve como alternativa ecológica a los pesticidas. La mayor parte de pesticidas químicos matan una amplia variedad de insectos. En contraste, los agentes de control biológico generalmente tienen como objetivo un limitado número de especies. Las moscas jorobadas que atacan hormigas de fuego y la avispa parasitoide en la **figura 41.14** son ejemplos de agentes de control biológico.

Para que una especie sea un agente de control biológico eficaz, debe adaptarse para tomar ventaja de una especie específica de hospedero y para sobrevivir en el hábitat de esa especie. El agente de control biológico ideal puede encontrar fácilmente un hospedero, tiene una tasa de crecimiento de población comparable a la de su hospedero y tiene descendencia que puede dispersarse muy bien.

El introducir una especie en una comunidad como un control biológico implica algunos riesgos. Los parásitos introducidos a veces atacan especies que no se planeaba, además o en vez de las que se esperaba controlar. Por ejemplo, se introdujeron parasitoides en Hawái para controlar las pudentas que se alimentaban de algunos cultivos. En vez de eso, los parasitoides diezmaron la población de *Coleotichus*, el más extendido insecto nativo. Los parasitoides introducidos también han estado implicados en el declive de muchas poblaciones de mariposas y polillas nativas de Hawái.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los efectos de los parásitos, parásitos de cría y parasitoides?

- » Los parásitos reducen la tasa reproductiva de individuos hospederos al tiempo que obtienen nutrientes de ellos.
- » Los parásitos de cría reducen el índice reproductivo de los hospederos al engañarlos para que cuiden de crías que no son las propias.
- » Los parasitoides reducen el número de organismos hospederos al evitar que se reproduzcan y, finalmente, matando al hospedero.



- › La variedad de especies en una comunidad depende de factores físicos (como el clima), factores biológicos (como qué especies llegaron primero) y frecuencia de las alteraciones.
- ◀ Vínculos a Musgos 21.3, Líquenes 22.6



**Figura 41.15** En la región de Glacier Bay en Alaska, un camino conocido de sucesión primaria. **A** Al retirarse el glaciar, el agua del glaciar derretido filtra minerales de las rocas y la grava que han quedado atrás. **B** Las especies pioneras incluyen líquenes, musgos y algunas plantas con flores como *Dryas octopetala*, que se asocian con bacterias fijadoras de nitrógeno. En 20 años, semillas de aliso, álamo y sauce se arraigarán. Los alisos también tienen simbiosis que fijan nitrógeno. **C** En 50 años, los alisos forman matorrales densos y maduros. **D** Después de 80 años, la cicuta occidental y los abetos desplazarán a los alisos. **E** En las áreas abandonadas por el glaciar por más de un siglo, el abeto Sitka dominará.

## Cambios en la sucesión

La composición de especies en una comunidad puede cambiar con el tiempo. Las especies a menudo alteran su hábitat de forma que permiten que otras especies lleguen y las reemplacen. Llamamos a este tipo de cambio sucesión ecológica.

El proceso de sucesión empieza con la llegada de **especies pioneras**, especies que son colonizadores oportunistas de hábitats nuevos o recién abandonados. Las especies pioneras tienen altas tasas de dispersión, crecen y maduran con rapidez y producen mucha descendencia. Más tarde, otras especies reemplazan a los pioneros. Luego, los reemplazos son reemplazados, y así sucesivamente.

La **sucesión primaria** es un proceso que comienza cuando las especies pioneras colonizan un hábitat inhóspito sin suelo, como una isla volcánica o la tierra expuesta por la retirada de un glaciar (figura 41.15). Los primeros pioneros que colonizan un hábitat son a menudo musgos y líquenes (sección 21.3 y 22.6), que son pequeños, tienen un ciclo de vida corto y pueden tolerar luz de sol intensa, cambios extremos de temperatura y suelo escaso o nulo. Algunas plantas con flores y con semillas que dispersa el viento también son típicos pioneros primarios.

Los pioneros ayudan a formar y mejorar el suelo. Al hacerlo, con frecuencia preparan el camino para su nuevo reemplazo. Muchas especies pioneras se asocian con bacterias fijadoras de nitrógeno, de modo que puedan crecer en hábitats pobres en nitrógeno. Las semillas de especies posteriores encuentran refugio dentro de los tapetes de los pioneros. Los desechos y restos orgánicos se acumulan y, al agregar volumen y nutrientes al suelo, este material ayuda a otras especies a arraigarse. Las posteriores especies sucesivas a menudo opacan y desplazan a las primeras con el tiempo.

En la **sucesión secundaria**, un área alterada dentro de una comunidad se recupera. Si hay suelo mejorado, la sucesión secundaria puede ocurrir rápidamente. Ocurre por lo común en campos agrícolas abandonados y bosques quemados.

## Factores que influyen en la sucesión

Cuando apareció el concepto de sucesión ecológica a finales del siglo XIX, se pensaba que era un proceso predecible y direccional. Los factores físicos como el clima, la altitud y el tipo de suelo se consideraban los principales factores determinantes de qué tipo de especie aparecería y en qué orden en la sucesión. Dentro de esta perspectiva, la sucesión culmina en una “comunidad de clímax”: un arreglo de especies que persistirá con el tiempo y se reconstituirá en caso de alteraciones.

Los ecólogos ahora saben que la composición de especies de una comunidad cambia con frecuencia y de modos impredecibles. Las comunidades no transitan sobre un camino bien recorrido a estados de clímax predeterminados.

Eventos azarosos pueden determinar el orden en que las especies llegan a un hábitat y afectar, entonces, el curso de la sucesión. La llegada de cierta especie puede hacer más fácil o difícil para otras arraigarse. Por ejemplo, la *Phyllospadix scouleri* puede crecer a lo largo de la costa sólo si las algas han

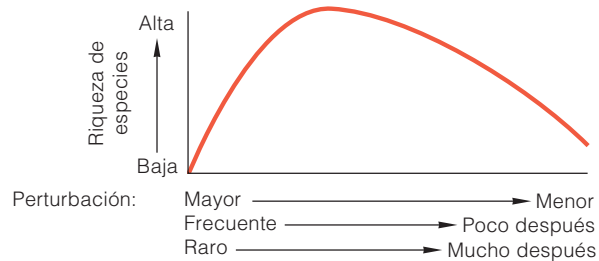


**Figura 41.16** Un laboratorio natural para la sucesión después de la erupción del Monte Santa Elena. **A** La comunidad en la base de este volcán en las Cascadas se destruyó. **B** En menos de una década habían brotado especies pioneras. **C** Doce años después, las semillas de la especie dominante, el abeto de Douglas, se habían arraigado.

colonizado esa área. Las algas actúan como un lugar de anclaje para el pasto. En contraste, cuando la artemisa se establece en un hábitat seco, las sustancias que secreta en el suelo alejan a la mayor parte de las otras plantas.

Los ecólogos tuvieron la oportunidad de investigar estos factores después de que la erupción del Monte Santa Elena en 1980 arrasó cerca de 60 kilómetros cuadrados de bosques en el estado de Washington (figura 41.16). Los ecólogos registraron el patrón natural de colonización y llevaron a cabo experimentos en lotes de terreno dentro de la zona de explosión. Los resultados mostraron que algunos pioneros ayudaron a plantas que llegaron después a establecerse. Otros pioneros alejaron a esas mismas otras especies.

Las alteraciones también tuvieron influencia en la composición de las especies en las comunidades. De acuerdo con la **hipótesis de perturbación intermedia**, la riqueza de las especies es mayor en las comunidades donde las alteraciones son moderadas en intensidad y frecuencia. En tales hábitats hay tiempo suficiente para que los nuevos colonos lleguen y se establezcan, pero no suficiente para que la exclusión competitiva cause la extinción



En resumen, la perspectiva actual sobre la sucesión mantiene que la composición de especies de una comunidad se ve afectada por 1) los factores físicos como el suelo y el clima, 2) eventos azarosos como el orden en que llegan las especies y 3) la extensión de las alteraciones en el hábitat. Ya que los factores dos y tres varían a menudo, incluso entre dos áreas geográficamente cercanas, es por lo común difícil predecir con exactitud cómo se verá una comunidad específica en el futuro.

**especies pioneras** Especies que pueden colonizar un nuevo hábitat.

**hipótesis de perturbación intermedia** La riqueza de las especies es mayor en las comunidades donde las alteraciones son moderadas en intensidad y frecuencia.

**sucesión primaria** Una nueva comunidad se establece en un área donde no había suelo antes.

**sucesión secundaria** Una nueva comunidad se desarrolla en un lugar donde el suelo que sostenía a una antigua comunidad permanece.



### Para repasar en casa ¿Qué es la sucesión ecológica?

- La sucesión es un proceso en el que un grupo de especies reemplaza a otro con el tiempo. Puede ocurrir en un hábitat inhóspito (sucesión primaria) o en una región donde hubiese existido una comunidad antes (sucesión secundaria).
- Los factores físicos afectan la sucesión al igual que la interacción y alteraciones entre las especies. Como resultado, el curso que tomará la sucesión en una comunidad en particular es difícil de predecir.

- › La pérdida o arribo de una especie puede desestabilizar el número y abundancia de especies en la comunidad.
- › Algunas especies que se adaptaron a la perturbación se encuentran en desventaja competitiva si no ocurre la alteración.

### El papel de las especies clave

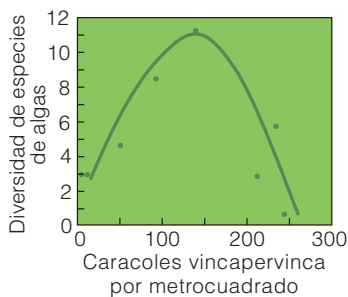
Una **especie clave** es una especie que tiene un efecto desproporcionadamente grande en una comunidad en relación con su abundancia. Robert Paine fue el primero en describir el efecto de una especie clave después de sus estudios en las costas rocosas de California. Las especies de la zona intermareal rocosa resisten las fuertes olas mientras se aferran a las rocas. Una roca a la que asirse es un factor limitante. Paine estableció lotes de control con la estrella de mar *Pisaster ochraceus* y su presa principal —quitones, lapas, percebes y mejillones—. Luego removió todas las estrellas de mar de sus lotes experimentales.

Las estrellas de mar hacen presa principalmente a los mejillones. Al retirarse las estrellas de mar de los lotes experimentales, los mejillones predominaron, sin dejar lugar para otras siete especies de invertebrados. Paine concluyó que las estrellas de mar eran una especie clave. Ellas generalmente mantienen un gran número de especies de presas en la zona intermareal al prevenir la exclusión competitiva de los mejillones.

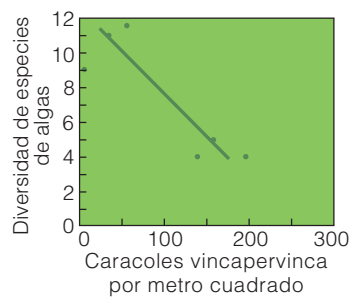
El impacto de una especie clave puede variar entre hábitats que difieran en el arreglo de sus especies. Por ejemplo, Jane Lubchenco descubrió que los caracoles vincapervinca (figura 41.17A) pueden incrementar o disminuir la diversidad de especies de algas



**A** Los caracoles vincapervinca (*Littorina littorea*) son una especie clave que afecta el número de especies de algas de maneras diferentes en distintos hábitats de marea.



**B** En las pozas, los caracoles vincapervinca comen las algas que son los competidores más eficaces y entonces ayudan a la supervivencia de especies de algas menos competitivas que de otra manera se verían superadas.



**C** En las rocas expuestas sólo a la marea alta, los caracoles vincapervinca comen a las algas que son los competidores menos eficaces, y de esa manera ayudan al crecimiento de las especies más competitivas.

**Figura 41.17** El efecto de la competencia y la depredación en una zona intermareal.

dependiendo del hábitat. En las pozas los caracoles vincapervinca prefieren consumir algas que pueden crecer más que otras especies de algas. Al mantener en línea al alga que compite mejor, los caracoles vincapervinca ayudan a otras algas, menos competitivas, a sobrevivir (figura 41.17B). En las rocas de la zona intermareal baja domina un alga roja. Aquí, los caracoles vincapervinca se alimentan de algas menos competitivas y le dan al competidor dominante mayor ventaja (figura 41.17C). Entonces, los caracoles vincapervinca promueven la diversidad de especies en las pozas, pero la reducen en las rocas intermareales.

Las especies clave no tienen que ser depredadores. Por ejemplo, los castores pueden ser una especie clave. Estos grandes roedores cortan árboles royendo sus troncos. Los castores usan los árboles caídos para construir una presa, que crea una piscina honda donde no habría mucha corriente. Al alterar las condiciones físicas en una sección de la corriente, el castor afecta los tipos de peces e invertebrados acuáticos que pueden vivir ahí.

### Adaptación a las perturbaciones

En las comunidades sujetas repetidamente a tipos particulares de perturbaciones, los individuos que soportan o se benefician de esas perturbaciones tienen una ventaja selectiva. Por ejemplo, algunas plantas en áreas sujetas a incendios periódicos producen semillas que germinan sólo después de un incendio. Las semillas de estas plantas se benefician de la falta de competencia de los recursos. Otras plantas tienen la capacidad de brotar nuevamente después de un fuego (figura 41.18).

Ya que diferentes especies responden de manera diferente al fuego, la frecuencia del incendio afecta la interacción competitiva. Cuando los incendios ocurridos de manera natural se apagan, las especies adaptadas al fuego pierden su ventaja competitiva y pueden ser superadas por especies que dedican toda su energía



**Figura 41.18** Adaptados a las perturbaciones, algunos arbustos perennes, como esta planta de *Heteromeles arbutifolia*, vuelven a brotar de sus raíces después de un incendio. En ausencia de incendios ocasionales, estas plantas pierden la competencia y son desplazadas por especies que crecen más rápido, pero son menos resistentes al fuego.





**A** Kudzu, nativa de Asia, está cubriendo los árboles del sureste de Estados Unidos.



**B** Las polillas gitanas, nativas de Europa y Asia, se alimentan de los robles a lo largo de buena parte de Estados Unidos.



**C** Las nutrias, nativas de Sudamérica, abundan en los pantanos de agua dulce en los estados que limitan con el Golfo de México.

**Figura 41.19** Tres especies exóticas que están perturbando comunidades naturales en Estados Unidos. Para aprender más sobre las especies invasoras de ese país, visita el Centro de Información Nacional sobre Especies Invasoras en línea disponible en: [www.invasivespecies.info.gov](http://www.invasivespecies.info.gov).

a hacer crecer brotes, en vez de almacenar algunos bajo tierra para alistarse en un intento de volver a crecer.

Algunas especies son sensibles específicamente a las perturbaciones del ambiente. Estas **especies indicadoras** son las primeras en disminuir sus poblaciones cuando las condiciones cambian, por lo que pueden dar una advertencia temprana de degradación ambiental. Por ejemplo, la declinación de la población de truchas puede ser un signo temprano de problemas en una corriente porque las truchas son muy sensibles a los contaminantes y no pueden tolerar niveles bajos de oxígeno.

### Especies introducidas

El arribo de una nueva especie a una comunidad puede también causar cambios extremos. Cuando se escucha hablar de modo muy entusiasta sobre especies exóticas, se puede apostar con confianza de que no se trata de un ecologista. Una **especie exótica** es un residente de una comunidad establecida que se dispersa más allá de los límites de su hogar y se establece en otra parte. A diferencia de la mayor parte de las importaciones, que nunca se arraigan fuera de casa, una especie exótica se convierte en un miembro permanente de su nueva comunidad.

En Estados Unidos se han establecido más de 4500 especies exóticas. Se estima que 25 por ciento de las especies de plantas y animales de Florida son exóticos. En Hawái, 45 por ciento son exóticos. Algunas especies se llevaron para uso como alimento, para embellecer los jardines o para obtener telas. Otras especies,

incluidas las hormigas de fuego importadas, llegaron como polizas con la carga de regiones distantes.

Una de las más notables especies exóticas es una enredadera llamada kudzu (*Pueraria lobata*). Nativa de Asia, se introdujo al sureste de Estados Unidos como comida para ganado y para controlar la erosión. Pronto se volvió una hierba invasiva. La kudzu creció sobre los árboles, los postes de teléfono, las casas y casi todo en su camino (**figura 41.19A**).

Las polillas gitanas (*Lymantria dispar*) son una especie exótica nativa de Europa y Asia. Llegaron al noreste de Estados Unidos a mediados del siglo XVIII y ahora ocupan el sureste, el medio oeste y Canadá. Las orugas de la polilla gitana (**figura 41.19B**) se alimentan preferentemente de robles. Las hojas que pierden los árboles por las polillas gitanas los hacen competidores menos eficientes y más susceptibles a los parásitos.

Grandes roedores semiacuáticos llamados nutrias roedoras o coipú (*Myocastor coypus*) se importaron desde Sudamérica por su piel y se les liberó en la naturaleza en 1940. En los estados que limitan con el Golfo de México, las nutrias proliferan en pantanos de agua dulce (**figura 41.19C**). Su apetito voraz amenaza a la vegetación nativa. Además, sus madrigueras contribuyen a la erosión de los pantanos

**especie clave** Especie que tiene un efecto desproporcionadamente grande en la estructura de una comunidad.

**especie exótica** Especie que se desarrolló en una comunidad y después se estableció en una comunidad diferente.

**especie indicadora** Especie que es especialmente sensible a las perturbaciones y puede monitorearse para evaluar la salud de un hábitat.

### Para repasar en casa ¿Qué tipo de cambios alteran la estructura de una comunidad?

- › Eliminar una especie clave puede alterar la diversidad de especies en una comunidad.
- › Cambiar la frecuencia de una alteración puede favorecer a algunas especies sobre otras.
- › Introducir una especie exótica puede amenazar a las especies nativas.



## 41.9 Patrones biogeográficos en la estructura de la comunidad

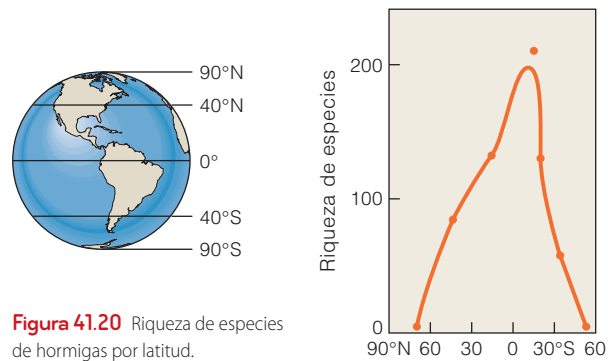
- › La riqueza y relativa abundancia de las especies es diferente de una región del mundo a otra.
- ◀ Vínculo a Biogeografía 16.2

La biogeografía es el estudio de cómo se distribuyen las especies en el mundo natural (sección 16.2). La **riqueza de especies**, el número de especies en un área, se correlaciona con diferencias en la luz del sol, la temperatura, la precipitación pluvial y otros factores que varían con la latitud, elevación o profundidad del agua. La historia de un hábitat también afecta a la riqueza de especies.

### Patrones de latitud

Tal vez el más impresionante patrón de la riqueza de especies corresponde a la distancia con el ecuador. Para la mayor parte de los grandes grupos de plantas y animales, el número de especies es mayor en el trópico y decae del ecuador a los polos. La **figura 41.20** ilustra un ejemplo de este patrón.

Considera sólo algunos factores que ayudan a crear este patrón latitudinal y mantenerlo. Primero, las latitudes tropicales interceptan luz solar más intensa y reciben más precipitación pluvial, y su temporada de crecimiento es más larga. En esta forma, la disponibilidad de recursos tiende a ser mayor y más confiable en los trópicos que en otras partes. Un resultado es que las interrelaciones especializadas no son posibles donde las especies están activas en periodos más cortos. Segundo, las comunidades tropicales han estado desarrollándose por largo tiempo. Algunas comunidades templadas no se empezaron a formar hasta el fin de la Era de Hielo. Tercero, la riqueza de las especies puede auto-reforzarse. El número de especies en los bosques tropicales es mucho mayor que en los bosques comparables en latitudes mayores. Donde más especies de plantas compitan y coexistan, más especies de herbívoros pueden coexistir, en parte porque ninguna especie de herbívoro puede superar todas las defensas químicas de todas las plantas. Además, se desarrollan más depredadores y parásitos en respuesta a más tipos de presas y anfitriones. Los mismos principios aplican a los arrecifes tropicales.



**Figura 41.20** Riqueza de especies de hormigas por latitud.

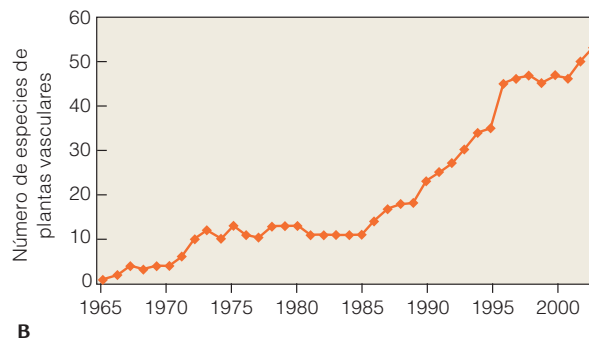
›› **Adivina:** Houston, Texas, está 30 grados latitud norte y Minneapolis, Minnesota, está 45 grados latitud norte. ¿Dónde esperarías encontrar más especies de hormigas?

Respuesta: Houston

### Patrones de islas

Las islas son laboratorios naturales para los estudios de poblaciones y comunidades. Por ejemplo, a mediados de la década de 1960, erupciones volcánicas formaron una nueva isla a 33 kilómetros de la costa de Islandia. Se llamó a la isla Surtsey. Los primeros colonos fueron bacterias y hongos. La primera planta vascular se estableció en la isla en 1965. Los musgos aparecieron dos años después y prosperaron (**figura 41.21A**). Se encontraron los primeros líquenes cinco años más tarde. La tasa de nuevos arribos de plantas vasculares aumentó después de que una colonia de gaviotas se estableció en 1986 (**figura 41.21B**).

El número de especies en Surtsey no continuará creciendo por siempre. ¿Cuántas especies habrá cuando el número se estabilice? El **modelo de equilibrio de biogeografía de islas** enfrenta esta cuestión. De acuerdo con este modelo, el número de especies que vive en una isla refleja un equilibrio entre tasas de inmigración de nuevas especies y tasas de extinción de las establecidas. La distancia entre una isla y una fuente de especies de tierra firme afecta las tasas de inmigración. El tamaño de una isla



**Figura 41.21** Colonizaciones de islas. **A** Surtsey, una isla volcánica, en 1983.

**B** Gráfica del número de especies de plantas vasculares encontradas en los estudios anuales. Las gaviotas empezaron a anidar en la isla en 1986.

afecta tanto las tasas de inmigración como las tasas de extinción.

Considera primero el **efecto de distancia**: las islas lejos de una fuente de especies reciben menos inmigrantes que las que están cerca de la fuente de especies. La mayor parte de las especies no puede dispersarse muy lejos, de modo que no aparecerán lejos de tierra firme.

La riqueza de especies también está modelada por el **efecto de área**: las islas grandes tienden a alojar más especies que las pequeñas, por lo que aparecerán más en una isla más grande simplemente por el tamaño de ésta, como también en las islas grandes con una variedad de hábitats como elevaciones altas y bajas. Estas opciones hacen que sea más probable que una nueva especie encuentre un hábitat adecuado. Finalmente, las islas grandes pueden alojar poblaciones más numerosas de especies que las islas pequeñas. Cuanto más grande sea una población, tanto menos probable es que se extinga localmente como resultado de algún evento azaroso.

La **figura 41.22** ilustra cómo la interacción entre el efecto de distancia y el efecto de área pueden influenciar el número de equilibrio de especies en las islas.

Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson fueron los primeros en desarrollar el modelo de equilibrio de biogeografía de islas a finales de la década de 1960. Desde entonces el modelo se ha modificado, y su uso se ha extendido para ayudar a los científicos a pensar acerca de islas hábitat —escenario natural rodeado por “mar” de hábitat que ha sido perturbado por humanos—. Muchos parques y reservas naturales entran en esta descripción. Los modelos con base en islas pueden ayudar a estimar el tamaño de un área que debe ser reservada como reserva protegida para asegurar la sobrevivencia de una especie o una comunidad.

**efecto de área** Islas más grandes tienen más especies que las pequeñas.

**efecto de distancia** Islas cercanas a tierra firme tienen más especies que las lejanas.

**modelo de equilibrio de biogeografía de islas** Modelo que predice el número de especies en una isla con base en el área de la isla y la distancia a tierra firme.

**riqueza de especies** El número de especies dentro de un área.

**Figura 41.22 Animada** Patrones de biodiversidad de islas.

Efecto de distancia: la riqueza de especies en islas de un determinado tamaño declina al aumentar la distancia a una fuente de especies. Los círculos *verdes* son valores para las islas a menos de 300 kilómetros de una fuente de especies. Los triángulos *anaranjados* son los valores para las islas que se encuentran a más de 300 km de la fuente de especies.

Efecto de área: entre las islas con la misma distancia a una fuente de especies, las islas más grandes tienden a alojar más especies que las pequeñas.

» **Adivina:** ¿Cuál tiene más probabilidad de tener más especies, una isla de 100 km<sup>2</sup> a más de 300 km de una fuente de especies o una isla de 500 km<sup>2</sup> a menos de 300 km de una fuente de especies?

Respuesta: la isla de 500 km<sup>2</sup>

## Combate a las hormigas de fuego invasoras (una vez más)

Ahora que has aprendido un poco acerca de cómo las comunidades y los ecosistemas funcionan, veamos de nuevo esas hormigas de fuego importadas (HFI) de las que hablamos al principio de este capítulo. Estas hormigas son un depredador introducido que tiene un efecto negativo en las hormigas competidoras y en las especies de presa. Las HFI no son nativas de Norteamérica, por lo que hay pocos depredadores, parásitos o patógenos que las restringen. Libres de estas restricciones naturales, para las HFI es más fácil superar a las hormigas nativas. Al aumentar las poblaciones de HFI, las poblaciones de organismos que son sus presas declinan.

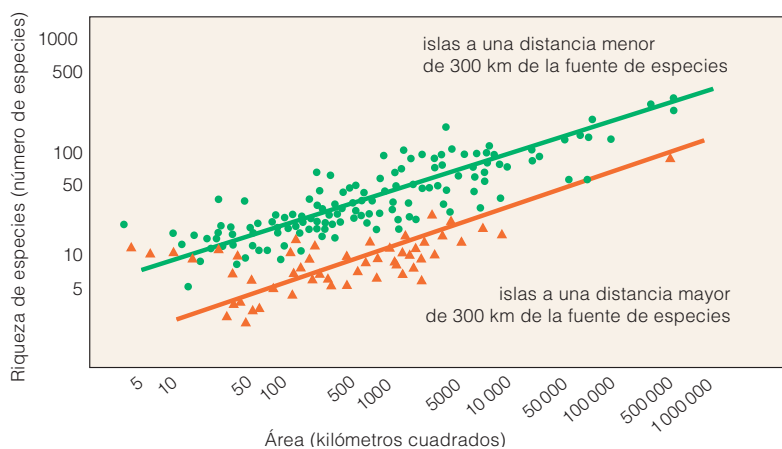
Se espera que el cambio climático global ayude a las HFI a expandirse. Por ejemplo, las HFI requieren inviernos moderados y relativamente alta precipitación pluvial para estar bien. Al volverse los inviernos más moderados, se espera que las hormigas se muevan más rápido hacia el norte y asciendan a altitudes más altas. Si las predicciones presentes sobre el clima son correctas, se espera que la cantidad de hábitat disponible para las hormigas de fuego importadas en Estados Unidos se incremente cerca de 20 por ciento antes de que termine este siglo.

¿**Cómo votarías?** El mayor comercio global y naves más rápidas contribuyen al aumento de nuevas especies en Norteamérica. Naves más rápidas implican viajes más cortos, incrementan la probabilidad de que las plagas sobrevivan a un viaje. Los insectos xilófagos de Asia de embalajes y en las bobinas de cable de acero aparecieron con alarmante frecuencia en el bosque de madera. Algunos de estos insectos, como el escarabajo asiático de antenas largas, representan una serie amenaza a los bosques de Norteamérica. Ahora, sólo una pequeña fracción de los embalajes importados a Estados Unidos se inspecciona en busca de especies exóticas. ¿Deben aumentar las inspecciones? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son algunos patrones biogeográficos en la riqueza de especies?

- » Generalmente, la riqueza de las especies es mayor en el trópico y menor en los polos. Los hábitats tropicales ofrecen condiciones que más especies pueden tolerar y las comunidades tropicales han estado a menudo desarrollándose por más tiempo que las templadas.
- » Cuando se forma una nueva isla, se incrementa con el tiempo la riqueza de especies y luego se estabiliza. El tamaño de una isla y su distancia a una fuente de especies afecta la riqueza de especies.



## Resumen



**Sección 41.1** Todas las especies que viven en un área constituyen una **comunidad**. La introducción de una nueva especie a una comunidad puede tener efectos negativos en la especie que se desarrolla en esa comunidad.



**Sección 41.2** Cada especie ocupa un cierto **hábitat** caracterizado por rasgos físicos y químicos y por la disposición de otras especies que viven en él. La interacción de las especies afecta la estructura de la comunidad. El **comensalismo** es una interacción común en la que una especie se beneficia y la otra no se afecta. La **simbiosis** es una interacción en la que una especie vive dentro o sobre otras.



**Sección 41.3** En el **mutualismo**, ambas especies se benefician de una interacción. Algunos mutualistas no pueden completar su ciclo de vida sin la interacción. Los mutualistas que maximizan sus propios beneficios y limitan el costo de cooperación tienen una ventaja selectiva.



**Sección 41.4** Las funciones y requerimientos de una especie definen su único **nicho ecológico**. En la **competencia interespecífica**, dos especies con requerimientos de recursos similares se ven dañadas por la presencia de la otra. Cuando un competidor lleva al otro a la extinción local, llamamos al proceso **exclusión competitiva**. Las especies competidoras con requerimientos similares se vuelven menos similares cuando la selección direccional causa **desplazamiento de caracteres**. Este cambio en las características permite el **repartimiento de recursos**.



**Sección 41.5** La **depredación** beneficia al depredador a expensas de la presa que captura, mata y come. Los depredadores y su presa ejercen presión selectiva mutua. Las defensas evolucionadas de la presa incluyen camuflaje y **mimetismo**. Los depredadores tienen rasgos que les permiten superar las defensas de la presa. En la **herbivoría**, un animal come plantas o algas. Las plantas tienen rasgos que desaniman la herbivoría o que permiten una rápida recuperación.



**Sección 41.6** El **parasitismo** involucra alimentarse de un hospedero sin matarlo. Los **parásitos de cría** roban el cuidado materno de otra especie. Los **parasitoides** son insectos que ponen huevos en un insecto hospedero y luego su larva se come al anfitrión.



**Sección 41.7** La sucesión ecológica es el reemplazo secuencial de un conjunto de especies por otro en el tiempo. La **sucesión primaria** sucede en hábitats nuevos. La **sucesión secundaria** ocurre en los perturbados. Las primeras especies de una comunidad son **especies pioneras** que pueden ayudar, dañar o no afectar a colonos posteriores.

Los modelos modernos de sucesión enfatizan la imprevisibilidad del resultado como producto de eventos azarosos, cambios y alteraciones. La **hipótesis de perturbación intermedia** predice que un nivel moderado de perturbación mantiene a una comunidad diversa.



**Sección 41.8** . Las **especies clave** son especialmente importantes al determinar la composición de una comunidad. Una **especie indicadora** puede proporcionar información sobre la salud del ambiente. La remoción de una especie clave o la introducción de una **especie exótica** pueden alterar la estructura de la comunidad.

**Sección 41.9** La **riqueza de especies**, el número de especies en un área determinada, varía con la latitud. El **modelo de equilibrio de biogeografía de islas** predice el número de especies que una isla pueda alojar con base en el **efecto de área** y el **efecto de distancia**. Los científicos pueden usar este modelo para predecir el número de especies que las islas hábitat, como los parques, pueden alojar.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El tipo de lugar donde una especie vive por lo común se llama su \_\_\_\_\_.
  - nicho
  - hábitat
  - comunidad
  - población
- ¿Cuál no puede considerarse una simbiosis?
  - mutualismo
  - parasitismo
  - comensalismo
  - competencia interespecífica
- Las lagartijas que comen moscas y que cazan en el suelo, y las aves que atrapan y comen moscas en el aire están involucrados en competencia \_\_\_\_\_.
  - explotadora
  - de interferencia
  - intraespecífica
  - interespecífica
  - a y d
  - b y c
- \_\_\_\_\_ puede llevar a repartición de recursos.
  - El mutualismo
  - El parasitismo
  - El comensalismo
  - La competencia interespecífica
- Relaciona los términos con las descripciones más apropiadas.

___ mutualismo	a. una especie se alimenta de otra y por lo común la mata
___ parasitismo	b. dos especies interactúan y ambas se benefician por la interacción
___ comensalismo	c. dos especies interactúan y una se beneficia mientras la otra no se daña ni se beneficia
___ depredación	d. una especie se alimenta de la otra, pero por lo común no la mata
___ competencia interespecífica	e. dos especies acceden a un recurso
- Una garrapata es un \_\_\_\_\_.
  - parásito de cría
  - ectoparásito
  - endoparásito
- En una hipótesis favorecida en la actualidad, la riqueza de especies de una comunidad es mayor entre perturbaciones físicas de intensidad y frecuencia \_\_\_\_\_.
  - bajo
  - intermedio
  - alto
  - variable



## Actividades de análisis de datos

**Control biológico de hormigas de fuego** Las moscas jorobadas que decapitan hormigas son sólo uno de los agentes de control biológico usados para combatir a las hormigas de fuego importadas. Los investigadores también han agregado a la lista un parásito fúngico que infecta a las hormigas y retrasa su producción de descendencia. Una colonia infectada mengua e incidentalmente se extingue.

¿Son estos controles biológicos útiles contra las hormigas de fuego importadas? Para averiguarlo, los científicos del Departamento de Agricultura de Estados Unidos trataron áreas infectadas con pesticidas tradicionales o con pesticidas y controles biológicos (moscas y parásitos). Los científicos dejaron algunas plantas sin tratar como controles. La **figura 41.23** muestra los resultados.

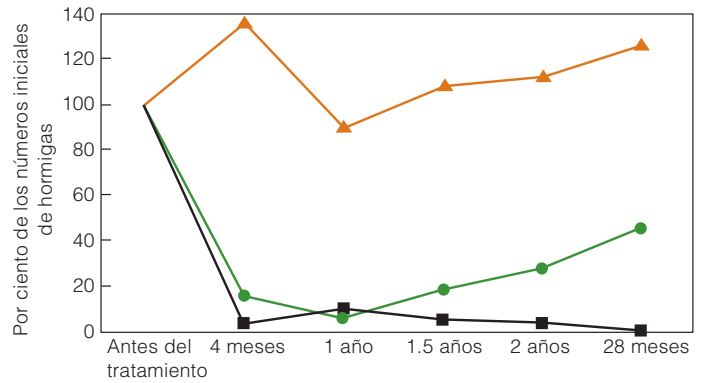
1. ¿Cómo cambió el tamaño de la población en los lotes de control durante los primeros cuatro meses del estudio?
2. ¿Cómo cambió el tamaño de la población en los dos tipos de lotes tratados durante el mismo periodo?
3. Si este estudio hubiera terminado después del primer año, ¿concluirías que los controles biológicos tuvieron un efecto importante?

8. Las especies \_\_\_\_\_ son las primeras en colonizar un nuevo hábitat.
9. El crecimiento de un bosque en un campo de maíz abandonado es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - a. sucesión primaria
  - b. repartición de recursos
  - c. sucesión secundaria
  - d. exclusión competitiva
10. La riqueza de especies es mayor en comunidades \_\_\_\_\_.
  - a. cerca del ecuador
  - b. en regiones templadas
  - c. cerca de los polos
  - d. que se formó recientemente
11. Si remueves a una especie de su comunidad, el tamaño de la población de su \_\_\_\_\_ principal probablemente se incremente.
  - a. parásito
  - b. competidor
  - c. depredador
12. Los mamíferos tienen menos probabilidad de ser \_\_\_\_\_.
  - a. mutualistas
  - b. comensal
  - c. parásitos de cría
  - d. depredadores
13. La herbivoría beneficia a \_\_\_\_\_.
  - a. los herbívoros
  - b. la planta
  - c. a y b
  - d. ni a ni b
14. Relaciona los términos con las descripciones más adecuadas.
 

___ efecto de área	a. afecta mucho a otras especies
___ especie pionera	b. la primera especie establecida en un nuevo hábitat
___ especie indicadora	c. más especies en islas grandes que en pequeñas a la misma distancia de una fuente de especies
___ especie clave	d. especies que son particularmente sensibles a cambios en el medio ambiente
___ especie exótica	e. permite a los competidores coexistir
___ repartición de recursos	f. a menudo supera en la competencia y desplaza a las especies nativas de una comunidad establecida

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



**Figura 41.23** Efectos de dos métodos de controlar las hormigas de fuego rojas importadas. La gráfica muestra el número de hormigas de fuego rojas importadas en un periodo de 28 meses. Los triángulos anaranjados representan lotes de control no tratados. Los círculos verdes son los lotes tratados con sólo pesticidas. Los cuadros negros son lotes tratados con pesticidas y agentes de control biológico (moscas jorobadas y parásitos fúngicos).

4. ¿Cuánto difirieron los dos tipos de tratamiento (sólo pesticida frente a pesticida más controles biológicos) en sus efectos a largo plazo? ¿Cuál es el más eficaz?

## Pensamiento crítico

1. Al aumentar la resistencia a los antibióticos, los investigadores buscan formas de reducir el uso de estos fármacos. El ganado que se alimentó alguna vez con antibiótico mezclado con comida ahora se alimenta de manera probiótica con bacteria cultivada que pueda establecer o fortalecer las poblaciones de bacteria benéfica en el intestino del animal. La idea es que si una población grande de alguna bacteria benéfica se establece, la bacteria dañina no puede establecerse o proliferar. ¿Qué principio biológico guía esta investigación?
2. Los fásmidos son insectos herbívoros que imitan las hojas o las varas, como se muestra a la *derecha*. La mayor parte descansa durante el día y se alimenta de noche. Si se mueven durante el día, lo hacen lentamente. Si se le perturba, un fásmidos caerá al suelo y se quedará inmóvil. Especula sobre las presiones selectivas que pudieron haber moldeado la morfología y el comportamiento del fásmidos. Sugiere un experimento para probar una hipótesis sobre cómo su apariencia y comportamiento puede ser adaptativo.



Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

➤ Exclusión competitiva; Patrones de biodiversidad en islas.



◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo retoma el concepto de flujo de energía unidireccional en la naturaleza (secciones 1.3, 5.2) y trata de los microbios fijadores de nitrógeno, la erosión del suelo y la lixiviación (19.7, 26.2) en el contexto del ciclo del nitrógeno. Volverás a ver las propiedades de los enlaces químicos (2.4), y las diferentes rutas de la fotosíntesis (6.4) y la respiración aerobia (7.2). Verás cómo los movimientos lentos de la corteza terrestre (16.7) influyen en el ciclo de algunos nutrientes.



### Organización de ecosistemas

El flujo unidireccional de energía y el ciclo de materias primas entre las especies mantiene un ecosistema. Los nutrientes y la energía se transfieren de forma gradual a través de las cadenas alimenticias que se interconectan como complejas redes alimenticias.



### Ciclos biogeoquímicos

En un ciclo biogeoquímico, un nutriente se mueve de manera relativamente lenta entre sus reservas ambientales. Las reservas pueden incluir aire, agua y rocas. Los nutrientes se mueven más rápido a través y hacia fuera de las redes alimenticias.

# 42 Ecosistemas

## 42.1 Demasiado de lo bueno

Todos los organismos necesitan ciertos elementos para desarrollar sus cuerpos y llevar a cabo los procesos metabólicos. El fósforo es uno de estos nutrientes esenciales. Es parte del adenosín trifosfato (ATP), los fosfolípidos, los ácidos nucleicos y otros componentes biológicos. Las plantas completan sus requerimientos de fósforo absorbiendo fosfatos disueltos en el agua del suelo. Los animales toman fósforo comiendo plantas u otros animales. De esta forma, el fósforo absorbido del ambiente pasa de un organismo a otro. Cuando una planta o animal muere y se descompone, el fósforo de su cuerpo regresa al ambiente. Como resultado, el fósforo se mueve de manera continua desde el ambiente, a través de los organismos, volviendo al ambiente.

Todos los organismos de una comunidad y su ambiente constituyen un ecosistema; el estudio de los ciclos de nutrientes en un ecosistema es un aspecto de la ciencia de la ecología. La ecología no es lo mismo que el ambientalismo, que es la lucha por la protección del ambiente. Sin embargo, los ambientalistas a menudo recurren a los resultados de los estudios ecológicos cuando quieren llamar la atención hacia un problema ambiental en particular.

Por ejemplo, los ambientalistas de muchas partes de Estados Unidos están presionando por leyes que prohíban los detergentes para ropa, lavatrastes y el abono de césped con alto contenido de fósforo. Su deseo de reducir el contenido de fosfato de estos productos se basa en la evidencia de que el enriquecimiento de fósforo en el agua puede alterar los ecosistemas acuáticos (figura 42.1).

Agregar nutrientes a un ecosistema acuático se llama **eutrofización**. Puede ocurrir de forma lenta por procesos naturales o muy rápido como resultado de actividades humanas. El fósforo es a menudo un factor limitante para los productores acuáticos. Una rápida adición de fósforo remueve esta limitación y permite una explosión en la población de algas y cianobacterias. La floración de algas resultante (sección 20.1) enturbia el agua y amenaza otras especies acuáticas.

Comenzamos a utilizar productos ricos en fosfatos cuando no teníamos idea de sus efectos más allá de casas más limpias y céspedes más verdes. Hoy enfrentamos la simple verdad de que las acciones de millones de individuos pueden alterar los ciclos de nutrientes que han



**Figura 42.1** Arriba, resultados de un experimento de campo en el que se agregaron diferentes tipos de nutrientes a dos partes de un lago separadas de modo artificial. Incluyeron fósforo en la mezcla (región inferior) lo que causó un rápido sobrecrecimiento de algas.

*Página anterior.* Imagen gráfica de una campaña del Departamento de Ecología del estado de Washington para recordar a la gente que el abono de césped a menudo termina en los lagos.

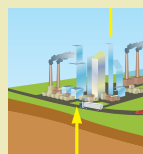
operado desde mucho antes de que existieran los humanos. Nuestra especie tiene una capacidad única de moldear el ambiente como lo desee. Al hacerlo, nos hemos convertido en participantes relevantes en el flujo global de energía y nutrientes antes de comprender cómo funcionan los ecosistemas. Las decisiones que tomamos hoy acerca de asuntos ambientales tal vez moldearán la calidad de vida y el ambiente en el futuro.

**eutrofización** Enriquecimiento de nutrientes de un ecosistema acuático.



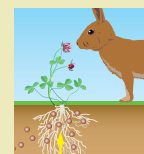
### Ciclo del agua

La mayor parte del agua de la Tierra está en los océanos. Sólo una minúscula fracción es agua dulce. La evaporación, la condensación, la precipitación y el flujo de ríos y corrientes mueven el agua. El agua juega también un papel en otros ciclos de nutrientes al transportarlos en formas solubles.



### Ciclo del carbono

La mayor parte del carbono de la Tierra se encuentra en las rocas, pero los organismos toman carbono del agua o del aire. El dióxido de carbono es uno de los gases atmosféricos de invernadero que ayudan a la superficie de la Tierra a mantenerse caliente. El incremento de dióxido de carbono en el aire es probable que cause un cambio climático.



### Ciclos del nitrógeno y del fósforo

Las plantas absorben formas disueltas del nitrógeno y el fósforo del agua del suelo. El nitrógeno abunda en el aire, pero sólo ciertas bacterias pueden utilizar su forma gaseosa. El fósforo no tiene una forma gaseosa; la mayor parte de él se encuentra en rocas.



- › Toda la energía capturada por los productores de un ecosistema al final regresa al ambiente como calor.
- › Los nutrientes tomados por los productores regresan al ambiente a través de descomponedores, y luego son tomados de nuevo.
- ◀ Vínculos a Adquisición de energía y nutrientes 1.3, Transferencias de energía 5.2, Fotosíntesis 6.4, Modos de nutrición 19.5

Cada ecosistema es un conjunto de organismos y un ambiente físico, todos interactuando a través de un flujo de energía unidireccional y un ciclo de nutrientes (figura 42.2). Esto es un sistema abierto porque requiere de alimentación continua de energía. La mayor parte de los ecosistemas gana también nutrientes y los pierde de otros ecosistemas.

### Productores primarios y producción

Un ecosistema funciona con la energía capturada por los **productores primarios**. Estos autótrofos consiguen energía y carbono de un recurso abiótico para desarrollar compuestos orgánicos. En la mayor parte de los ecosistemas los fotoautótrofos como las plantas, las algas y las bacterias fotosintéticas son los productores primarios. En algunos ambientes oscuros, como en los ecosistemas de mar profundo, los quimioautótrofos juegan este papel.

La **producción primaria** es la tasa en que los productores capturan y almacenan energía. La duración del día, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes, incluyendo fosfatos, afectan el crecimiento del productor y, por lo tanto, influyen en la producción primaria. Por esto, la producción primaria puede variar con las estaciones dentro de un ecosistema y también ser diferente entre ecosistemas. Por unidad de área, la producción primaria en tierra tiende a ser más alta que en los océanos. Sin embargo, debido a que los océanos cubren cerca de 70 por ciento de la superficie terrestre, los productores marinos contribuyen con cerca de la mitad de la producción primaria neta de la Tierra.

### Papel de los consumidores

Como se explicó en la sección 1.3, los **consumidores** obtienen energía y carbono alimentándose de los tejidos y restos de productores y de otros consumidores. Describimos a los consumidores por sus dietas. Los herbívoros comen plantas. Los carnívoros comen la carne de los animales. Los parásitos viven dentro o sobre un anfitrión vivo y se alimentan de sus tejidos. Los omnívoros comen tanto animales como plantas. Los **detritívoros**, como los gusanos de tierra, comen pequeños pedazos de materia orgánica en

**consumidor** Organismo que obtiene energía y carbono alimentándose de tejidos, desechos y restos de otros organismos.

**descomponedor** Organismo que se alimenta de restos biológicos y descompone material orgánico en sus subunidades inorgánicas.

**detritívoro** Consumidor que se alimenta de pequeños pedazos de material orgánico.

**producción primaria** Tasa en que los productores de un ecosistema capturan y almacenan energía.

**productor primario** Organismo que obtiene energía y nutrientes de fuentes inorgánicas; un autótrofo.



**Figura 42.2 Animada** Flujo de energía unidireccional (flechas amarillas) y ciclo de nutrientes (flechas azules) en el tipo más común de ecosistema. Toda la energía luminica que entra en el sistema al final regresa al ambiente como energía calorífica que no se reutiliza. En contraste, los nutrientes se reciclan de forma continua.

descomposición o detritus. Los **descomponedores** se alimentan de desechos y restos, descomponiéndolos en bloques de construcción inorgánicos. Las bacterias, las arqueas y los hongos funcionan como descomponedores.

### Flujo de energía y ciclo de nutrientes

La energía capturada por los productores se convierte en energía de enlace en moléculas orgánicas. Esta energía se libera con reacciones metabólicas que emiten calor. El flujo de energía a través de organismos vivos es un proceso unidireccional porque la energía calorífica no se recicla, ya que los productores no usan energía calorífica para formar enlaces químicos.

En contraste, los nutrientes tienen su ciclo dentro de un ecosistema. Los productores toman hidrógeno, oxígeno y carbono de fuentes inorgánicas como el aire y el agua. También disuelven nitrógeno, fósforo y otros minerales necesarios. Los nutrientes se mueven de los productores a los consumidores que los comen. La descomposición regresa los nutrientes al ambiente, de donde los productores los vuelven a tomar.

#### Para repasar en casa ¿Qué factores caracterizan a los ecosistemas?

- › Un ecosistema es una comunidad de productores autótrofos y consumidores heterótrofos que interactúan entre ellos y el ambiente por un flujo de energía unidireccional y un ciclo de materiales.
- › Los ecosistemas varían en su producción primaria. Los ecosistemas marinos por lo general tienen una producción primaria por área menor que los ecosistemas terrestres.

## 42.3 Cadenas alimenticias

- › Las cadenas alimenticias describen cómo se transfiere la energía y los materiales de un organismo a otro. Las transferencias ineficientes limitan la longitud de la cadena alimenticia.
- ◀ Vínculos a Transferencias de energía 5.2, Lignina 4.11, Ectotermos y endotermos 24.6

La jerarquía de relaciones alimenticias dentro de un ecosistema es la estructura trófica del ecosistema (*trof* significa “alimentación”). Todos los organismos en el mismo **nivel trófico** están en el mismo número de transferencia de la alimentación de energía en el sistema. Los productores primarios se encuentran en el primer nivel trófico. Los consumidores primarios que los comen están en el segundo nivel trófico, y así sucesivamente.

Una **cadena alimenticia** es una secuencia de pasos por los que la energía capturada por los productores primarios se transfiere a niveles tróficos más altos. Por ejemplo, en la cadena alimenticia de una pradera de pastos altos, la energía fluye de los pastos a los saltamontes, a los gorriones y, por último, a los coyotes (figura 42.3). En el primer nivel trófico en esta cadena alimenticia, los pastos y otras plantas son los productores primarios. En el segundo nivel trófico, los saltamontes son los consumidores primarios. En el tercer nivel trófico, los gorriones que comen saltamontes son consumidores de segundo nivel. En el cuarto nivel trófico, los coyotes que comen gorriones son consumidores de tercer nivel.

La energía capturada por los productores a menudo pasa a través de no más de cuatro o cinco niveles tróficos. Incluso en ecosistemas con muchas especies, el número de participantes en cada cadena alimenticia es limitado. La longitud de las cadenas alimenticias está limitada por la ineficiencia de las transferencias de energía. Sólo de 5 a 30 por ciento de la energía en tejidos de un organismo a un nivel trófico termina en tejidos de un organismo en el siguiente nivel trófico.

¿Por qué no toda la energía que un organismo toma está disponible para el organismo que lo come? Primero, no toda la energía que un organismo absorbe se usa para desarrollar partes del cuerpo. La energía que un organismo invierte en producir descendencia o pierde como calor metabólico no está disponible para un consumidor. Entre más calor produce un organismo, menos energía se utiliza para construir tejidos. Por lo tanto, las cadenas alimenticias que involucran animales ectotermos son, en general, más largas que aquellas que involucran animales endotermos.

Segundo, el aprovechamiento de la energía de algunas partes del cuerpo puede no ser accesible por los consumidores. Por ejemplo, pocos herbívoros tienen la capacidad de descomponer la lignina que refuerza los cuerpos de la mayor parte de las plantas leñosas. De manera similar, muchos animales tienen dificultad para digerir esqueletos internos o externos. El cabello, las plumas y la piel también resisten la digestión. Un coyote que come gorriones no se beneficia de la energía que el ave invirtió en construir huesos y plumas.

**cadena alimenticia** Descripción de quién se come a quién en un camino de energía en un ecosistema.

**nivel trófico** Posición de un organismo en una cadena alimenticia.



Cuarto nivel trófico  
Consumidor de tercer nivel



Tercer nivel trófico  
Consumidor de segundo nivel



Segundo nivel trófico  
Consumidor primario



Primer nivel trófico  
Productor primario

Figura 42.3 Una cadena alimenticia en la pradera de pastos altos de Kansas.

### Para repasar en casa ¿Qué es una cadena alimenticia?

- › Una cadena alimenticia es una descripción de una serie de interacciones tróficas entre los miembros de un ecosistema.
- › Los productores primarios son el primer nivel trófico de una cadena alimenticia. La energía se transfiere a los consumidores primarios, y entonces a consumidores de niveles más altos.
- › La ineficiencia en la transferencia de energía limita el número de pasos en las cadenas alimenticias. Un organismo que consume a otro sólo puede tener acceso a una pequeña fracción de la energía que el organismo consumido absorbió.

## 42.4 Redes alimenticias

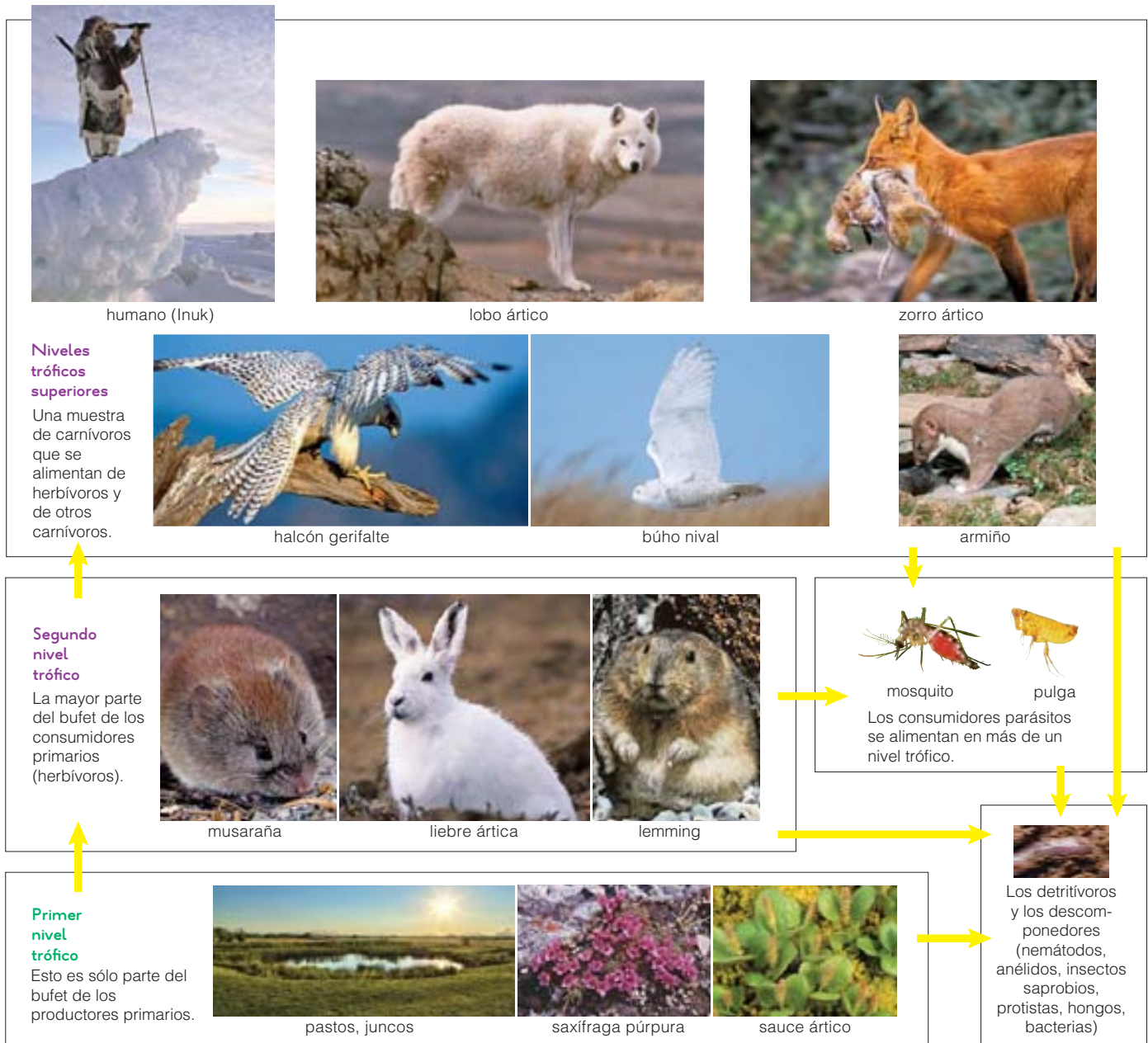
➤ Cada red alimenticia está formada por cadenas alimenticias que se interconectan. Su estructura refleja los límites ambientales y la ineficiencia de las transferencias de energía entre niveles tróficos.

Un organismo que participa en una cadena alimenticia por lo común tiene un papel en muchas otras también. Las cadenas alimenticias de un ecosistema se interconectan como **redes alimenticias**. La **figura 42.4** ofrece una pequeña muestra de los participantes de una red alimenticia ártica.

Casi todas las redes alimenticias incluyen dos tipos de cadenas alimenticias interconectadas. En las **cadenas alimenticias de**

**herbívoros**, la energía almacenada fluye a los herbívoros, que a menudo son animales grandes como los mamíferos. En una **cadena alimenticia detritica**, la energía de los productores fluye a los detritívoros, que tienden a ser animales pequeños como los gusanos e insectos.

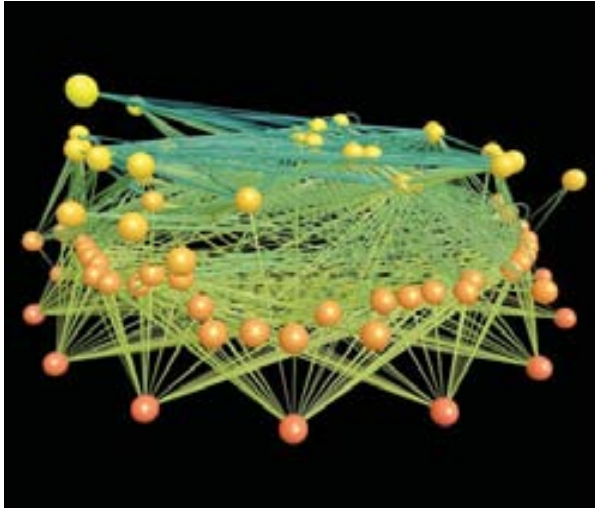
En la mayor parte de los ecosistemas terrestres, el grueso de la energía que se almacena en los tejidos de productores se mueve a través de las cadenas alimenticias. Por ejemplo, en un ecosistema ártico, las musarañas, los lemmings y las liebres comen algunas partes de plantas vivas. Sin embargo, la mayor parte de la materia vegetal termina como detritus. Los nemátodos y los insectos que habitan en el suelo se alimentan de material vegetal muerto.



**Figura 42.4 Animada** Algunos organismos en una red alimenticia ártica. Las flechas señalan del que come al que es comido.



## 42.5 Pirámides ecológicas



**Figura 42.5** Modelo computado de una red alimenticia terrestre en East River Valley, Colorado. Las esferas representan especies. Sus colores identifican niveles tróficos, con los productores (en color rojo) en la parte inferior y los depredadores superiores (amarillo) en la parte de arriba. Las líneas que conectan se hacen más gruesas al ir de las especies comidas a las que comen.

Entender las redes alimenticias ayuda a los ecólogos a predecir cómo responderán los ecosistemas al cambio. Neo Martínez y sus colaboradores construyeron el diagrama de redes alimenticias que se muestra en la **figura 42.5**. Al comparar distintas redes alimenticias, Martínez notó que las interacciones tróficas conectan a las especies de manera más cercana de lo que la gente pensaba. En promedio, cada especie en una red alimenticia estaba alejada dos vínculos de todas las otras especies. Noventa y cinco por ciento de las especies estaba entre tres líneas de las otras, incluso en las comunidades grandes con muchas especies. Como concluyó Martínez en su estudio sobre estos resultados: “Todo está ligado a todo lo demás”. Él advirtió que la extinción de algunas especies en una red alimenticia tiene un impacto potencial en muchas otras especies.

**cadena alimenticia detrítica** Cadena alimenticia en la que la energía se transfiere directamente de productores a detritívoros.

**cadena alimenticia de herbívoros** Cadena alimenticia en la que la energía es transferida de productores a herbívoros.

**red alimenticia** Conjunto de cadenas alimenticias interconectadas.

### Para repasar en casa ¿Qué han aprendido los ecólogos acerca de las redes alimenticias?

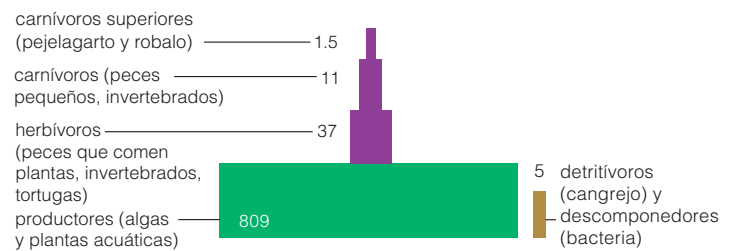
- Dos tipos de cadenas alimenticias se conectan en la mayor parte de las redes alimenticias. Los tejidos de los seres vivos productores son la base para las cadenas alimenticias de herbívoros. Los restos de los productores son la base de las cadenas alimenticias detríticas.
- Las interacciones tróficas vinculan a cada especie en una red alimenticia con muchas otras, incluso en los ecosistemas complejos.

- Los diagramas de pirámide ecológica ilustran de manera radical la ineficiencia de las transferencias entre niveles tróficos.

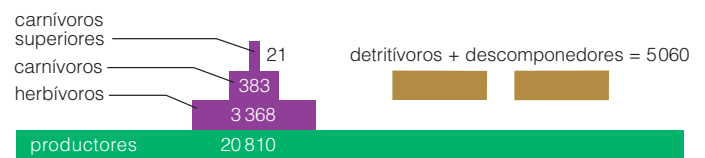
Un diagrama de red alimenticia es una manera de mostrar las interacciones tróficas entre especies en un ecosistema, así como los diagramas de pirámide ecológica son otra. Una pirámide de biomasa muestra la cantidad de material orgánico en los cuerpos de los organismos en cada nivel trófico en un tiempo determinado. Una pirámide de energía muestra la cantidad de energía que fluye a través de cada nivel trófico en un periodo determinado. La **figura 42.6** muestra las pirámides ecológicas de un ecosistema de un manantial de agua dulce en Florida.

Por lo común, los productores primarios componen la mayor parte de la biomasa de una pirámide, y los carnívoros superiores forman una pequeña parte. El ecosistema de Florida tiene muchas plantas acuáticas pero pocos pejelagartos (un carnívoro superior en este ecosistema). De manera similar, si caminas por una pradera, verás más gramos de pasto que gramos de coyote.

Una pirámide de energía siempre es más amplia en la base. Ésta es la razón por la cual la gente promueve una dieta vegetariana pregonando los beneficios ecológicos de “comer más bajo en la cadena alimenticia”. Ellos se refieren a las pérdidas de energía en las transferencias entre plantas, ganado y humanos. Cuando una persona come plantas, obtiene la mayor parte de las calorías de ese alimento. Cuando la planta se usa para criar ganado, sólo un pequeño porcentaje de las calorías de esa comida termina en la carne que la persona come. Por lo tanto, alimentar una población de comedores de carne requiere una producción de cosecha mucho más grande que sostener una población de vegetarianos.



**A** Pirámide de biomasa (gramos por metro cuadrado)



**B** Pirámide de flujo de energía (kilocalorías por metro cuadrado por año)

**Figura 42.6** Pirámides ecológicas de Silver Springs, un ecosistema acuático en Florida.

### Para repasar en casa ¿Qué son las pirámides ecológicas?

- Las pirámides ecológicas muestran la distribución de materiales y energía entre los niveles tróficos de un ecosistema.

## 42.6 Ciclos biogeoquímicos

- › Los elementos esenciales para la vida se mueven entre una comunidad y su ambiente en un ciclo biogeoquímico.
- ◀ Vínculos a Placas tectónicas 16.7, Erosión 26.2

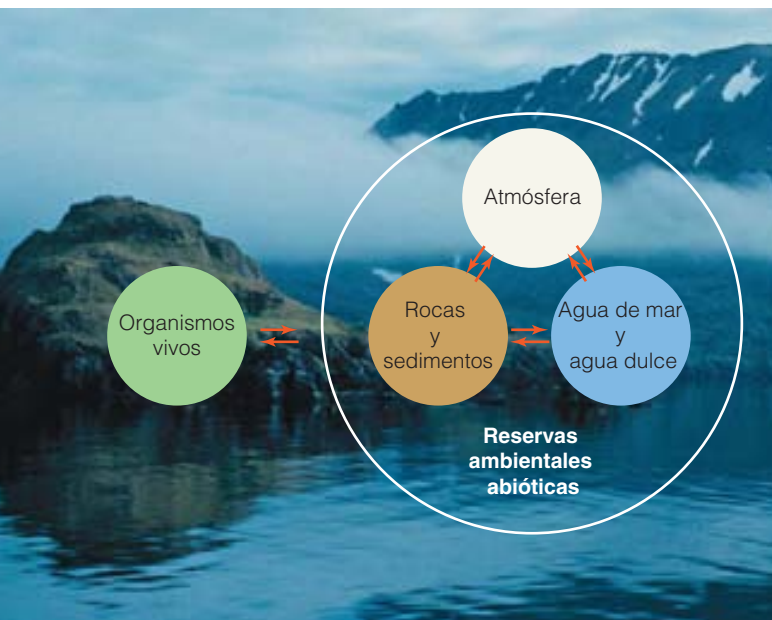
En un **ciclo biogeoquímico**, un elemento esencial se mueve desde una o más reservas ambientales, a través del componente biológico de un ecosistema, y regresa a la reserva (figura 42.7). Dependiendo del elemento, las reservas ambientales pueden incluir rocas y sedimentos, aguas y atmósfera de la Tierra.

Los procesos químicos y geológicos mueven elementos a, desde y entre las reservas ambientales. Por ejemplo, los elementos contenidos en las rocas pueden volverse parte de la atmósfera como resultado de la actividad volcánica. Cuando una de las placas de la corteza terrestre se mueve debajo de otra, las rocas en el lecho marino pueden elevarse y volverse parte de una masa en tierra. En tierra, las rocas se exponen a las fuerzas erosivas del viento y la lluvia. Al disolverse lentamente las rocas, sus elementos entran en los ríos y al final en los mares. Comparado con el movimiento de los elementos entre organismos de un ecosistema, el movimiento de elementos entre reservas abióticas es mucho más lento. Los procesos como la erosión y la elevación operan en miles o millones de años.

**ciclo biogeoquímico** Un nutriente se mueve entre reservas ambientales y dentro o fuera de redes alimenticias.

### Para repasar en casa ¿Qué es un ciclo biogeoquímico?

- › Un ciclo biogeoquímico es el movimiento lento de un nutriente entre reservas ambientales y hacia dentro, a través y fuera de las redes alimenticias.



**Figura 42.7** Ciclo biogeoquímico generalizado. Para todos los nutrientes, la cantidad acumulada en todas las reservas ambientales excede con mucho la cantidad de organismos vivos.

## 42.7 Ciclo del agua

- › El agua forma la mayor parte de todos los organismos y sirve como medio de transporte de muchos nutrientes solubles.
- ◀ Vínculos a Propiedades del agua 2.5, Transpiración 26.4

### Cómo y dónde se mueve el agua

La mayor parte del agua de la Tierra (97 por ciento) se encuentra en los océanos (tabla 42.1). El **ciclo del agua** mueve el agua del océano a la atmósfera, a tierra, y de regreso a los océanos (figura 42.8). La energía solar conduce el ciclo del agua al causar la evaporación, la conversión de agua líquida a vapor de agua. El vapor de agua que entra en las capas frías de la atmósfera se condensa en pequeñas gotas, que forman nubes. Cuando las pequeñas gotas se vuelven lo bastante grandes y pesadas, caen como precipitación (lluvia, nieve o granizo).

Los océanos cubren cerca de 70 por ciento de la superficie terrestre, de modo que la precipitación pluvial regresa el agua directo a los océanos. En tierra, definimos una **cuenca hidrográfica** como un área en la que toda la precipitación desemboca en un cauce específico. Una cuenca hidrográfica puede ser tan pequeña como un valle que alimenta una corriente, o tan grande como los 5.88 millones de kilómetros cuadrados de la cuenca del río Amazonas. La cuenca del río Misisipi incluye 41 por ciento de Estados Unidos continentales.

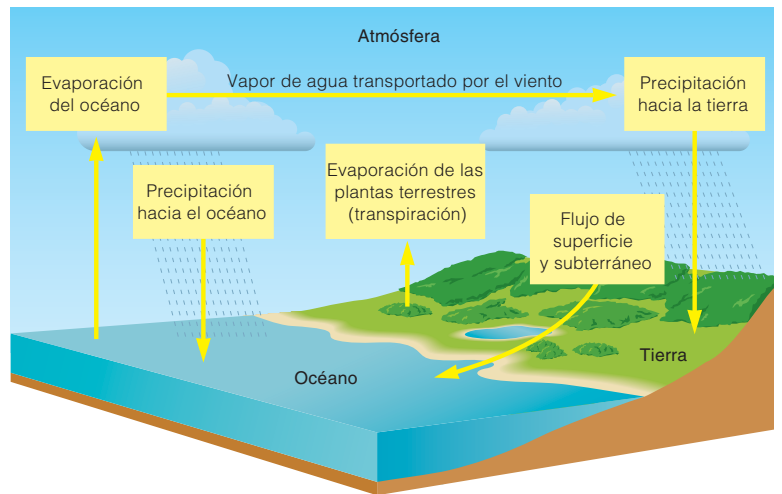
La mayor parte de la precipitación que entra en una cuenca se filtra en la tierra. Parte de esta agua permanece entre partículas del suelo como **agua del suelo**. Las raíces de las plantas pueden aprovechar esta fuente de agua. Los suelos tienen diferente capacidad para almacenar agua, los suelos ricos en arcilla retienen la mayor cantidad de agua y los suelos arenosos la menor. El agua que se filtra a través de las capas de suelo a menudo se recolecta en los **acuíferos**. Estas reservas naturales subterráneas consisten de capas de rocas porosas que contienen agua. El **agua subterránea** es el agua en el suelo y en los acuíferos. El agua que cae en roca impermeable o en suelo saturado se convierte en **escurrimiento**: fluye del suelo hacia las corrientes. El flujo de agua subterránea y agua de la superficie regresa en forma lenta a los océanos.

El movimiento de agua causa el movimiento de otros nutrientes. El carbono, el nitrógeno y el fósforo tienen formas solubles que pueden desplazarse de un lugar a otro en el agua que fluye. Al filtrarse el agua en el suelo, lleva consigo partículas de nutrientes desde la parte superior del suelo a las capas más profundas de éste. Al fluir la corriente sobre piedra caliza, el agua disuelve la roca y lleva los carbonatos de vuelta a los mares donde se formó la piedra caliza. En una nota menos natural, el escurrimiento de céspedes muy abonados y campos agrícolas llevan fosfatos y nitratos disueltos a las corrientes y lagos.

### Agua dulce limitada

La gran mayoría del agua de la Tierra es demasiado salada para beberse o irrigar las cosechas. Si toda el agua de la Tierra cupiera en una bañera, la cantidad de agua dulce que puede utilizarse cada año sin disminuir el suministro total llenaría una cuchara. Además, la mayor parte del agua dulce está congelada.

**Figura 42.8 Animada** El ciclo del agua. El agua se desplaza del océano a la atmósfera, a la tierra y de regreso. Las flechas identifican procesos que transportan el agua.



**Tabla 42.1** Reservas ambientales de agua

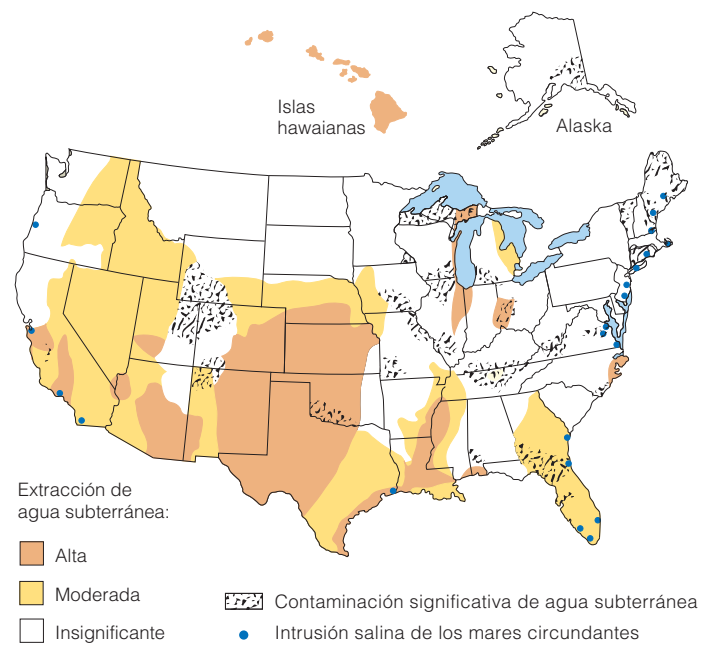
Reserva	Volumen (10 <sup>3</sup> kilómetros cúbicos)
Océano	1 370 000
Hielo polar, glaciares	29 000
Agua subterránea	4 000
Lagos, ríos	230
Atmósfera (vapor de agua)	14

El agua subterránea suministra agua potable a cerca de la mitad de la población de Estados Unidos. La extracción de agua de los acuíferos ahora es común; se retira agua de los acuíferos más rápido de lo que los procesos naturales los vuelven a llenar. Cuando se extrae demasiada agua dulce de un acuífero costero, el agua salada entra y la reemplaza. La **figura 42.9** muestra zonas de agotamiento acuífero y de intrusión salina en Estados Unidos.

La extracción ha disminuido cerca de la mitad del volumen de agua en el acuífero Ogalla. Este acuífero se extiende de Dakota del Sur a Texas y proporciona agua de riego a cerca de 20 por ciento de las cosechas nacionales. En los pasados 30 años, la extracción ha excedido la recuperación por un factor de 10.

La desalinización, la remoción de sal del agua de mar, puede ayudar a incrementar el suministro de agua dulce. Sin embargo, el proceso es caro porque requiere alto consumo de energía. Es probable que la desalinización nunca sea rentable para su uso extendido en Estados Unidos. Además, el proceso produce montañas de desechos salinos que deben retirarse.

Un enfoque más práctico para cumplir con las necesidades de agua dulce involucra un uso más eficiente de este limitado recurso. En Estados Unidos, cerca de 80 por ciento del agua extraída para uso humano termina irrigando los campos agrícolas. Usar los métodos más eficientes de irrigación disponibles ayudaría mucho a asegurar que las futuras generaciones tengan un suministro adecuado y seguro de agua.



**Figura 42.9** Problemas con el agua subterránea en Estados Unidos.

**agua del suelo** Agua entre las partículas del suelo.

**acuífero** Capa de roca porosa que guarda agua subterránea.

**agua subterránea** Agua del suelo y agua de los acuíferos.

**ciclo del agua** Movimiento del agua entre los océanos, atmósfera y las reservas de agua dulce en tierra del planeta.

**cuenca hidrográfica** Área de tierra que desagua en una corriente o río en particular.

**escurrimiento** Agua que fluye del suelo a las corrientes.

### Para repasar en casa ¿Qué es el ciclo del agua y cómo lo afectan las actividades humanas?

- El agua se desplaza lentamente del océano, que es la principal reserva, a través de la atmósfera hacia la tierra y luego de regreso al océano.
- El agua dulce forma sólo una pequeña porción del suministro de agua global. La extracción excesiva de agua amenaza muchas fuentes de agua potable.



- Después del agua, el carbono es la sustancia más abundante en los seres vivos. La mayor parte de él se encuentra en las rocas, pero entra en las redes alimenticias como dióxido de carbono gaseoso o bicarbonato disuelto en agua.
- ◀ Vínculos a Fotosíntesis 6.4, Captura de carbono 25.1

### Reservas y transferencia de carbono

En el **ciclo del carbono**, los procesos naturales transportan carbono entre la atmósfera, los océanos y los suelos de la tierra y dentro y fuera de las redes alimenticias (figura 42.10). Esto es un **ciclo atmosférico**, un ciclo biogeoquímico en que una forma gaseosa del elemento juega un papel significativo.

En tierra, las plantas absorben dióxido de carbono de la atmósfera y lo incorporan en sus tejidos cuando realizan la fotosíntesis **1**. Las plantas y la mayor parte de los organismos terrestres liberan dióxido de carbono en la atmósfera mediante el proceso de respiración aerobia **2**.

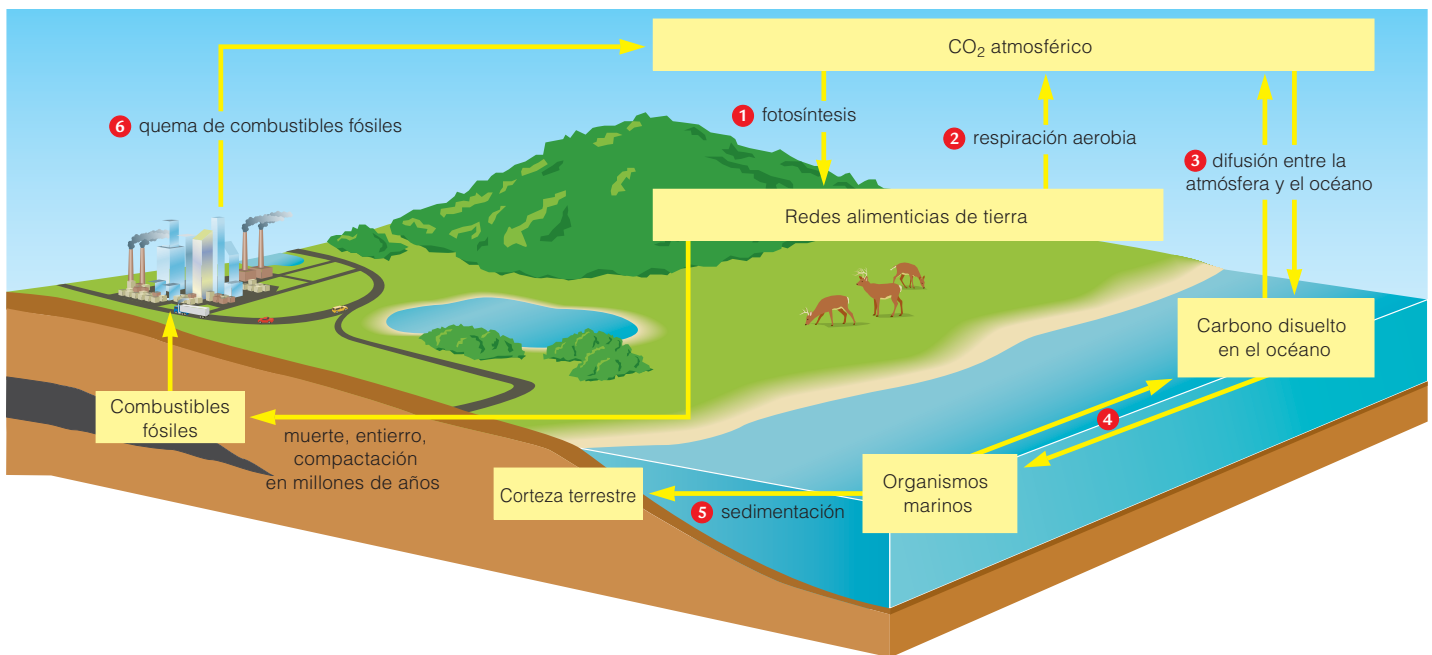
De manera anual, el mayor flujo de carbono entre reservas no biológicas tiene lugar entre el océano y la atmósfera. El océano aloja 38 000 a 40 000 gigatoneladas ( $10^9$  t) de carbono disuelto, principalmente en forma de iones de bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y car-

bonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ). El aire mantiene alrededor de 750 gigatoneladas de carbono, en su mayor parte en forma de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ).

Los iones de bicarbonato se forman cuando el dióxido de carbono atmosférico se disuelve en agua **3**. Los productores acuáticos absorben bicarbonato y lo convierten en dióxido de carbono para su uso en la fotosíntesis. Al igual que en tierra, los organismos acuáticos llevan a cabo respiración aerobia y liberan dióxido de carbono **4**.

La reserva más grande de carbono son las rocas terrestres, que contienen cerca de 50 millones de gigatoneladas de éste. Las rocas sedimentarias como la roca caliza se forman en millones de años cuando los sedimentos que contienen conchas de organismos marinos ricas en carbono se compactan **5**. Las rocas ricas en carbono se vuelven parte de los ecosistemas de tierra cuando los movimientos de las placas de la corteza terrestre levantan partes del lecho marino. Sin embargo, el carbono contenido en las rocas no se desplaza en cantidades abundantes en el aire o agua y no está disponible para los productores, así que tiene un efecto pequeño en los ecosistemas.

Los restos de plantas en el suelo representan cerca de 1600 gigatoneladas de carbono, el doble de lo que hay en la atmósfera.



**Figura 42.10 Animada** El ciclo del carbono. La mayor parte del carbono está en la corteza terrestre, donde no está disponible en grandes cantidades para los organismos vivos.

- 1** El carbono entra en las redes alimenticias de tierra cuando las plantas absorben dióxido de carbono del aire para su uso en la fotosíntesis.
- 2** El carbono vuelve a la atmósfera como dióxido de carbono cuando las plantas y otros organismos terrestres realizan la respiración aerobia.
- 3** El carbono se difunde entre la atmósfera y el océano. El bicarbonato se forma cuando el dióxido de carbono se disuelve en el agua de mar.

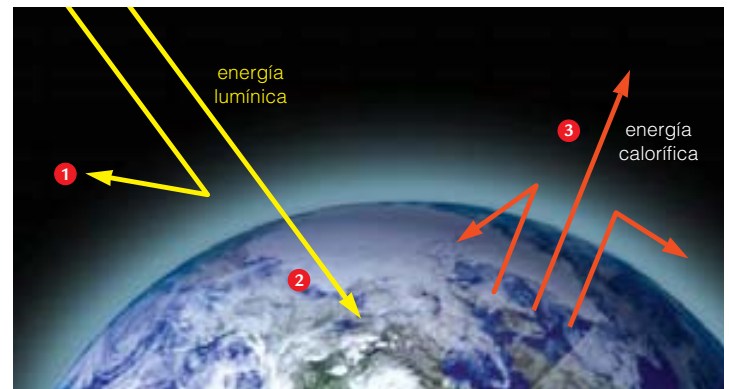
- 4** Los productores marinos absorben el bicarbonato para su uso en la fotosíntesis, y los organismos marinos liberan dióxido de carbono de la respiración aerobia.
- 5** Muchos organismos marinos incorporan el carbono en sus conchas. Después de que mueren, estas conchas se vuelven parte de los sedimentos. Con el tiempo, los sedimentos se convierten en rocas ricas en carbono como la piedra caliza y creta en la corteza terrestre.
- 6** Quemar combustibles fósiles derivados de los antiguos restos de plantas produce dióxido de carbono adicional en la atmósfera.

**Figura 42.11 Animada** Efecto invernadero.

- 1 La atmósfera de la tierra refleja algo de la energía solar de vuelta al espacio.
- 2 Más energía lumínica alcanza y calienta la superficie de la Tierra.
- 3 La superficie de la Tierra calentada emite energía calorífica. Algo de esta energía escapa a través de la atmósfera hacia el espacio. Pero algo de ella se absorbe y se emite en todas direcciones por los gases de invernadero. El calor emitido calienta la superficie y atmósfera baja de la Tierra.

**>> Adivina:** ¿Los gases de invernadero reflejan energía calorífica hacia la Tierra?

Respuesta: Los gases absorben energía calorífica y luego la remiten en todas direcciones.



Los combustibles fósiles como el carbón y el gas son los antiguos restos de tal material orgánico. Los combustibles fósiles guardan un total estimado de 5000 gigatoneladas de carbono. Hasta tiempo reciente, este carbono, como el carbono en las rocas, tenía poco impacto en ecosistemas. Ahora extraemos de 4 a 5 gigatoneladas de carbono de las reservas de combustibles fósiles cada año **6**. Quemar este combustible, talar bosques y otras actividades agregan más carbono al aire de lo que puede disolverse en los océanos. Cada año, cerca de 2 por ciento del carbono extra que ponemos en la atmósfera se disuelve en el agua del océano. El resto se queda en la atmósfera.

### Carbono, efecto invernadero y calentamiento global

El dióxido de carbono ayuda a guardar el calor de la Tierra necesario para la vida. En lo que conocemos como el **efecto invernadero**, la luz del sol calienta la superficie de la Tierra, entonces el dióxido de carbono y otros “gases de invernadero” absorben parte del calor que irradia desde esa superficie e irradia de nuevo el calor hacia la Tierra (figura 42.11). Sin el efecto invernadero, el calor de la superficie de la Tierra escaparía al espacio y dejaría la Tierra fría y sin vida.

Los científicos pueden usar burbujas de aire atrapadas en antiguos glaciares para determinar las condiciones atmosféricas cuando el hielo se formó. Ésta y otra evidencia indican que el dióxido de carbono atmosférico actual es el más alto en 420 000 años y está aumentando.

Dado el efecto de invernadero, predeciríamos que los incrementos en la concentración atmosférica de dióxido de carbono y otros gases de invernadero aumentarán la temperatura de la superficie de la Tierra. La evidencia apoya esta predicción. Estamos en medio

de un periodo de **cambio climático global**, con tendencia hacia mayores temperaturas y cambios en patrones climáticos.

El clima de la Tierra ha variado mucho en su larga historia. Durante las eras de hielo, gran parte del planeta estaba cubierto por glaciares. Otros periodos fueron más calientes que el presente y las plantas tropicales y los arrecifes de coral prosperaron en lo que ahora son latitudes frías. Los científicos pueden correlacionar cambios pasados en gran escala de la temperatura con los cambios en la órbita de la Tierra, que varía de manera regular cada 100 000 años, y la inclinación de la Tierra, que varía en 40 000 años. Los cambios en la energía solar y las erupciones volcánicas también afectan la temperatura de la Tierra. Sin embargo, la mayoría de los científicos no ven la evidencia de que estos factores juegan un papel relevante en el aumento actual de la temperatura.

En el 2007, el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático revisó los resultados de muchos estudios científicos relacionados con el cambio climático. El panel de cientos de científicos de todo el mundo concluyó que el calentamiento en las décadas recientes se debe muy probablemente a un incremento inducido por el hombre en los gases de invernadero atmosféricos. A diferencia de otros posibles factores, el aumento de los gases de invernadero se correlacionan con el aumento de la temperatura.

Trataremos la evidencia de cambio climático global y sus efectos en los sistemas naturales en la sección 44.8.

#### Para repasar en casa ¿Cómo se transporta el carbono entre las reservas y cuáles son los efectos de liberar el carbono en exceso?

- ▶ La mayor parte del carbono de la Tierra está en rocas, pero poco de ese carbono sale de esta reserva.
- ▶ Los océanos y el suelo guardan más carbono que el aire. El carbono fluye de forma continua entre estas tres reservas y hacia dentro y fuera de las redes alimenticias.
- ▶ Quemar combustibles fósiles, talar bosques y otras actividades agregan más carbono al aire de lo que el océano absorbe de manera natural.
- ▶ El dióxido de carbono es un gas de invernadero. Los niveles en aumento de estos gases se correlacionan con el aumento de temperatura global. Esto indica a los científicos que los incrementos inducidos por los humanos en estos gases son causa probable del reciente cambio climático global.

**cambio climático global** Incremento de temperatura promedio actual que está alterando los patrones de clima en el mundo.

**ciclo atmosférico** Ciclo biogeoquímico en que la forma gaseosa de un elemento juega un papel significativo.

**ciclo de carbono** Transferencia de carbono, principalmente entre los océanos, atmósfera y organismos vivos.

**efecto invernadero** Calentamiento de la baja atmósfera y la superficie terrestre como resultado del calor atrapado por los gases de invernadero.

## 42.9 Ciclo del nitrógeno

- › El gas nitrógeno abunda en la atmósfera, pero sólo las bacterias pueden hacerlo disponible para otros organismos.
- ◀ Vínculos a Ácidos 2.6, Fijación de nitrógeno 19.7

### Reservas y transferencia de nitrógeno

El nitrógeno se mueve en un ciclo atmosférico conocido como el **ciclo del nitrógeno** (figura 42.12). La reserva principal es la atmósfera, que contiene cerca de 80 por ciento de nitrógeno. Los triples enlaces covalentes mantienen dos átomos de gas nitrógeno juntos ( $N_2$ , o  $N \equiv N$ ). Las plantas no pueden usar gas nitrógeno porque no pueden romper estos enlaces. Sólo ciertas bacterias pueden llevar a cabo la **fijación de nitrógeno**. Éstas rompen los enlaces del  $N_2$  y usan los átomos de nitrógeno para formar amoníaco, que se ioniza en el agua como amonio ( $NH_4^+$ ) **1**. Las cianobacterias fijadoras de nitrógeno viven en hábitats acuáticos, en el suelo y como componentes de líquenes. Otro grupo de bacterias fijadoras de nitrógeno forma nódulos en las raíces de chícharos y otras legumbres.

Las plantas absorben el amonio del agua del suelo **2** y lo usan en reacciones metabólicas. Los consumidores consiguen nitrógeno comiendo plantas o el uno al otro. Los descomponedores bacterianos y fúngicos que descomponen los desperdicios y restos regresan el amonio al suelo **3**.

La **nitrificación** es un proceso de dos pasos que convierte el amonio en nitratos **4**. Primero, las bacterias que oxidan el amo-

**ciclo del nitrógeno** Transferencia de nitrógeno entre la atmósfera, el suelo y el agua, y hacia dentro y fuera de las redes alimenticias.

**desnitrificación** Bacterias que convierten los nitratos o nitritos en formas gaseosas del nitrógeno.

**fijación de nitrógeno** Bacterias que usan el gas nitrógeno para formar amoníaco.

**nitrificación** Bacterias que convierten el amonio en nitratos.

niaco y las arqueas convierten el amonio en nitrito ( $NO_2^-$ ), luego las bacterias convierten los nitritos en nitratos ( $NO_3^-$ ). Como el amonio, los nitratos los absorben y los usan los productores **5**.

Los ecosistemas pierden nitrógeno por **desnitrificación**. Las bacterias desnitrificadoras que usan nitratos como energía producen gas nitrógeno que escapa a la atmósfera **6**.

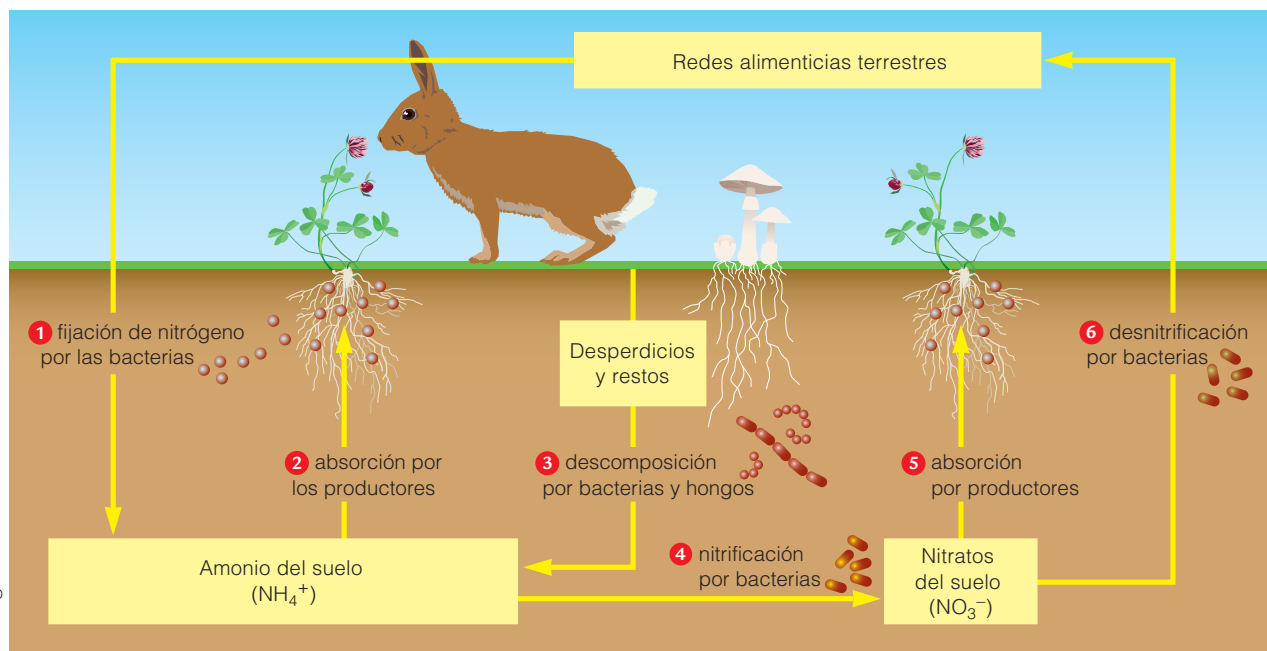
### Efectos humanos en el ciclo del nitrógeno

Los fertilizantes de amoníaco manufacturados mejoran el rendimiento de las cosechas, pero también modifican la química del suelo. Estos fertilizantes incrementan la concentración de iones de hidrógeno y del nitrógeno. Como resultado de la mayor acidez, los iones de nutrientes enlazados a partículas del suelo son reemplazados por iones de hidrógeno y los nutrientes esenciales para el crecimiento de las plantas gotean y se convierten en agua de suelo. El fertilizante de nitrógeno también causa problemas al escurrirse y contaminar los hábitats acuáticos.

Quemar combustibles fósiles libera óxido nitroso, que es un gas de invernadero y contribuye con la lluvia ácida (sección 2.6). La creación de depósitos de nitrógeno en la lluvia ácida tiene los mismos efectos negativos en el suelo que la sobrefertilización.

#### Para repasar en casa ¿Cómo lleva a cabo el ciclo el nitrógeno en los ecosistemas?

- › Las bacterias fijadoras de nitrógeno convierten el nitrógeno gaseoso en amonio que usan las plantas. Otras bacterias, arqueas y hongos convierten el amonio en nitritos y nitratos, y otras más, convierten estas formas solubles de nuevo en gas nitrógeno.
- › El uso de fertilizantes manufacturados y óxidos de nitrógeno de las emisiones de vehículos agregan nitrógeno en exceso a los ecosistemas.



**Figura 42.12**  
**Animada**  
Ciclo del nitrógeno en un ecosistema terrestre.



## 42.10 Ciclo del fósforo

- A diferencia del carbono y del nitrógeno, el fósforo rara vez aparece como gas. Se transporta en un ciclo sedimentario.
- ◀ Vínculo a Placas tectónicas 16.7

La mayor parte del fósforo de la Tierra se enlaza con el oxígeno como fosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), un ion que se encuentra en rocas y sedimentos. En el **ciclo del fósforo**, el fósforo pasa muy rápido a través de las redes alimenticias al desplazarse de la tierra a los sedimentos oceánicos y luego muy lento de regreso a la tierra (figura 42.13). No hay formas gaseosas comunes del fósforo, de modo que el ciclo del fósforo es un **ciclo sedimentario**.

El intemperismo y la erosión transportan los fosfatos al suelo, lagos y ríos **1**. La lixiviación y el escurrimiento llevan los fosfatos disueltos al océano **2**. Aquí, la mayor parte del fósforo se desprende de la solución y se deposita en los márgenes continentales **3**. Los lentos movimientos de la corteza terrestre pueden levantar estos depósitos hacia tierra firme **4**, donde los efectos de los agentes atmosféricos liberan los fosfatos de las rocas una vez más.

La parte biológica del ciclo del fósforo comienza cuando los productores absorben el fósforo. Las plantas terrestres absorben el fosfato disuelto del agua del suelo **5**. Los animales terrestres obtienen fosfatos al comer plantas o el uno al otro. El fósforo regresa al suelo en los desperdicios y remanentes **6**.

En los mares, el fósforo entra en las redes alimenticias cuando los productores absorben el fosfato disuelto en agua de mar **7**. Como en la tierra, los desperdicios y restos reponen el suministro **8**.

**ciclo del fósforo** Transferencia de fósforo entre las rocas y aguas de la Tierra y hacia dentro y fuera de las redes alimenticias.

**ciclo sedimentario** Ciclo bioquímico en que la atmósfera juega un papel pequeño y las rocas son la mayor reserva.

## Demasiado de lo bueno (una vez más)

Los sistemas de tratamiento de agua pueden remover los fosfatos en los detergentes del agua de desecho antes de que se libere, pero el tratamiento tiene un costo extra. Los escurrimientos ricos en fosfato de los jardines, por lo común llegan a una corriente de agua sin pasar por una planta de tratamiento. Por lo tanto, la manera más efectiva y económica de mantener los ecosistemas acuáticos saludables es evitar el uso de productos ricos en fosfato cuando hay sustitutos disponibles. Los detergentes que obtienen su poder limpiador de enzimas pueden reemplazar los productos basados en fosfatos y la mayoría de los jardines prosperarían incluso con fertilizante bajo en fosfatos.

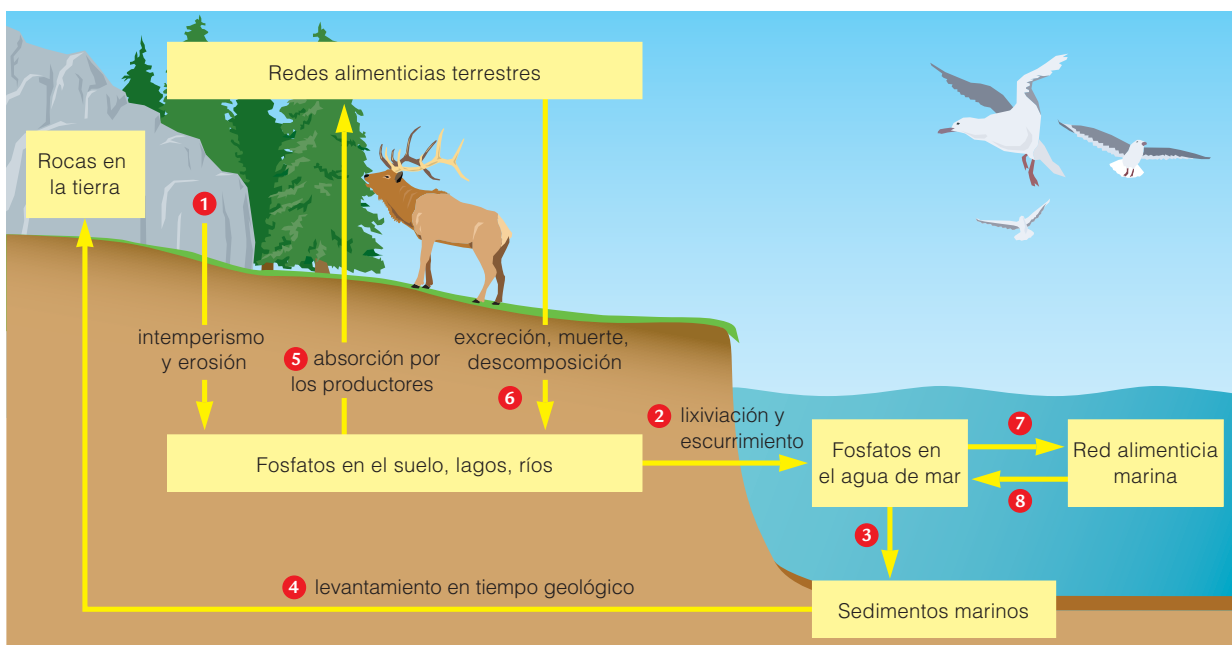
**¿Cómo votarías?** ¿Prohibir los productos con alto contenido de fosfatos es la mejor manera de prevenir la eutrofización asociada con fosfatos, o los programas de educación al consumidor son una mejor opción? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea (west.cengage.com).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

El fósforo es a menudo un factor limitante del crecimiento de las plantas, por lo que el excremento de las aves de mar y las colonias de murciélagos se recogen y usan como fertilizante. Las rocas ricas en fosfato también se explotan con este propósito. Cuando los fertilizantes, detergentes o drenaje con mucho fosfato llegan al agua, pueden causar el tipo de eutrofización descrita en la sección 42.1.

## Para repasar en casa ¿Cómo se lleva a cabo el ciclo del fósforo en los ecosistemas?

- Las rocas son la principal reserva de fósforo. Los efectos de los agentes atmosféricos colocan los fosfatos en el agua. Los productores absorben los fosfatos disueltos.
- Las rocas o desperdicios ricos en fosfato pueden utilizarse como fertilizante; sin embargo, el exceso de fosfato de éstas y otras fuentes pueden causar eutrofización si llega a los hábitats acuáticos.



**Figura 42.13**  
**Animada**  
El ciclo del fósforo.

## Resumen



**Sección 42.1** Sustancias inorgánicas como el fósforo sirven de nutrientes para los organismos vivos. La ingestión excesiva de nutrientes como resultado de actividades humanas puede alterar la dinámica de los ecosistemas, como sucede cuando el fosfato de los detergentes o fertilizantes causa **eutrofización**.

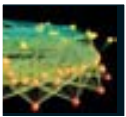
**Sección 42.2** Hay un flujo de energía unidireccional hacia dentro y fuera de un ecosistema, y un ciclo de materiales entre los organismos del mismo. Todos los ecosistemas tienen ingresos y salidas de energía y nutrientes.

Los **productores primarios** convierten la energía de una fuente inorgánica (por lo general luz) en energía de enlace químico. La **producción primaria**, tasa en que los productores captan y almacenan energía, puede variar con el tiempo y entre lugares.

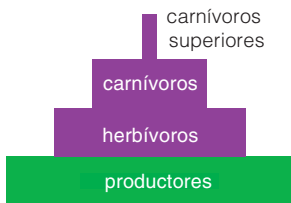
Los **consumidores** se alimentan de los productores o de uno al otro. Por ejemplo, los **detritívoros** comen pequeños pedazos de restos orgánicos y los **descomponedores** transforman los desperdicios y restos en sus componentes inorgánicos.



**Sección 42.3** Una **cadena alimenticia** muestra una ruta del flujo de energía y nutrientes entre organismos. Cada organismo en una cadena alimenticia se encuentra en un **nivel trófico** distinto, con el productor primario como el primer nivel y los consumidores en los niveles superiores. La eficiencia de la transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente es lenta, de modo que la mayor parte de las cadenas alimenticias tiene sólo cuatro o cinco eslabones.



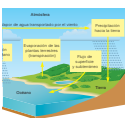
**Sección 42.4** Una **red alimenticia** consiste en cadenas alimenticias interconectadas. La mayor parte de las redes alimenticias incluyen **cadena de herbívoros**, en las cuales los herbívoros consumen a los productores, y **cadena detrítica**, en que los productores mueren y los detritívoros los consumen. Debido a las conexiones entre redes alimenticias, un cambio que afecta una especie en un ecosistema tendrá efectos en muchos otros.



**Sección 42.5** Las pirámides de energía y las pirámides de biomasa muestran cómo la energía y los componentes orgánicos se distribuyen entre los organismos. Todas las pirámides de energía son más grandes en su base.



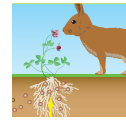
**Sección 42.6** En la parte no biológica de un **ciclo biogeoquímico**, un elemento se transfiere entre reservas ambientales como la atmósfera, rocas y aguas de la Tierra. En la parte biológica del ciclo, los elementos se transfieren entre las redes alimenticias y luego regresan al ambiente.



**Sección 42.7** En el **ciclo del agua**, la evaporación, condensación y precipitación transportan el agua de su principal reserva, los océanos, a la atmósfera, a la tierra y de regreso a los océanos. Una **cuenca hidrográfica** es la región en la cual toda el agua se drena a la misma corriente o río. El agua que cae en la tierra puede volverse parte del **agua subterránea**; puede convertirse en **agua del suelo** o almacenarse en un **acuifero**. De la misma forma, puede volverse un **escurrimiento**. El ciclo del agua ayuda a transportar formas solubles de otros nutrientes.



**Sección 42.8** La principal reserva de carbono son las rocas, pero el **ciclo del carbono** transporta el carbono principalmente entre el agua de mar, el aire, los suelos y los organismos vivos en un **ciclo atmosférico**. El dióxido de carbono contribuye con el **efecto invernadero**. Los gases de invernadero mantienen la superficie de la Tierra tan caliente como para alojar vida. Sin embargo, como resultado del consumo de combustibles fósiles y otras actividades humanas, los niveles de estos gases van en aumento. El incremento se correlaciona con él y es la causa más probable del **cambio climático global**.



**Sección 42.9** El **ciclo del nitrógeno** es un ciclo atmosférico. El aire es la principal reserva de  $N_2$ , una forma gaseosa del nitrógeno que las plantas no pueden usar. Las plantas pueden absorber el amonio que las bacterias producen por **fijación de nitrógeno**. Los hongos y las bacterias que actúan como descomponedores agregan al suelo amonio derivado de los remanentes. Las plantas también usan nitratos que algunas bacterias producen del amonio a través de la **nitrificación**. El nitrógeno regresa al aire gracias a las bacterias que llevan a cabo la **desnitrificación** de los nitratos. Los humanos agregan nitrógeno extra a los ecosistemas al usar fertilizantes sintéticos y quemar combustibles fósiles, que liberan óxido nitroso.



**Sección 42.10** El **ciclo del fósforo** es un **ciclo sedimentario** que no tiene un componente atmosférico significativo. El fósforo de las rocas se disuelve en agua y lo absorben los productores. Las rocas y los depósitos de excremento de las aves ricos en fosfato se usan en los fertilizantes.

## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

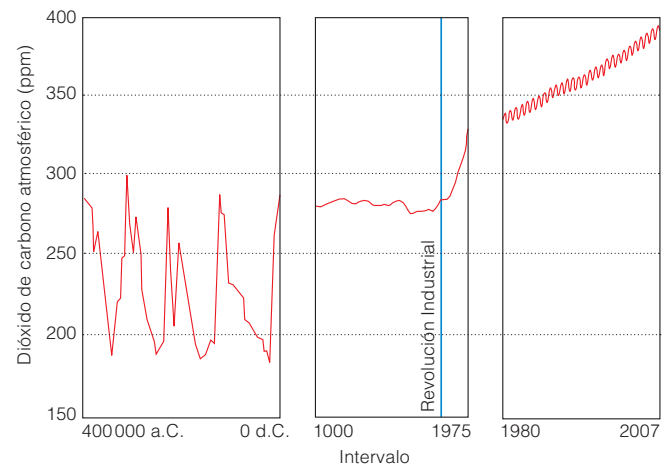
- En la mayoría de los ecosistemas, los productores primarios usan energía de \_\_\_\_\_ para elaborar componentes orgánicos.
  - químicos inorgánicos
  - la luz del sol
  - calor
  - niveles tróficos inferiores
- Los descomponedores son por lo común \_\_\_\_\_.
  - hongos
  - bacterias
  - plantas
  - a y b
- Los organismos del primer nivel trófico \_\_\_\_\_.
  - captan energía de una fuente no viva
  - los comen los organismos de niveles tróficos superiores
  - se muestran en la base de una pirámide de energía
  - todas las anteriores
- La productividad primaria en tierra se ve afectada por \_\_\_\_\_.
  - la disponibilidad de nutrientes
  - la cantidad de luz solar
  - la temperatura
  - todas las anteriores
- Un \_\_\_\_\_ es un autótrofo.
  - productor primario
  - herbívoro
  - detritívoro
  - carnívoro superior
- La mayor parte del agua dulce de la Tierra está \_\_\_\_\_.
  - en lagos y corrientes
  - en acuíferos y suelo
  - congelada en hielo
  - en los cuerpos de los organismos
- La reserva de carbono más grande de la Tierra es \_\_\_\_\_.
  - la atmósfera
  - sedimentos y rocas
  - el agua de mar
  - los organismos vivos

# Actividades de análisis de datos

## Carbón atmosférico creciente

Para evaluar el impacto de la actividad humana sobre el nivel del dióxido de carbono en la atmósfera de la Tierra, ayuda tener una amplia perspectiva. Un conjunto de datos útiles proviene de las muestras profundas de núcleos de hielo antártico. El núcleo de hielo más antiguo que se ha analizado es de hace poco más de 400 000 años. Las burbujas de aire atrapadas en el hielo proporcionan información acerca del contenido de gas en la atmósfera de la Tierra en el tiempo que el hielo se formó. Combinar los datos de núcleos de hielo con las más recientes mediciones directas del dióxido de carbono atmosférico (como en la **figura 42.14**) puede ayudar a los científicos a poner los cambios actuales en el dióxido de carbono de la atmósfera en perspectiva histórica.

1. ¿Cuál era el nivel más alto de dióxido de carbono entre 400 000 a.C. y el año 0?
2. Durante este periodo, ¿cuántas veces el dióxido de carbono alcanzó un nivel comparable al medido en 1980?
3. La Revolución Industrial comenzó alrededor de 1800. ¿Cuánto cambiaron los niveles de dióxido de carbono en los 800 años anteriores a este hecho? ¿Y en 175 años después?
4. ¿Los niveles de dióxido de carbono aumentaron más entre 1800 y 1975 o entre 1980 y el 2007?



**Figura 42.14** Cambios en los niveles de dióxido de carbono atmosférico (en partes por millón). Las mediciones directas comenzaron en 1980. Los datos anteriores se basan en núcleos de hielo.

8. El carbono se libera en la atmósfera por \_\_\_\_\_.
  - a. fotosíntesis
  - b. respiración aerobia
  - c. quema de combustibles fósiles
  - d. b y c
9. Los gases de invernadero \_\_\_\_\_.
  - a. ayudan a mantener la Tierra tan caliente como para alojar vida
  - b. se liberan con las actividades humanas y naturales
  - c. están en niveles más altos que hace 100 años
  - d. todas las anteriores
10. El ciclo del \_\_\_\_\_ es un ciclo sedimentario.
  - a. fósforo
  - b. carbono
  - c. nitrógeno
  - d. agua
11. La reserva más grande de fósforo de la Tierra es \_\_\_\_\_.
  - a. la atmósfera
  - b. el excremento de aves
  - c. sedimentos y rocas
  - d. organismos vivos
12. Las plantas obtienen \_\_\_\_\_ tomándolo del aire.
  - a. nitrógeno
  - b. carbono
  - c. fósforo
  - d. a y b
13. La fijación de nitrógeno convierte el \_\_\_\_\_ en \_\_\_\_\_.
  - a. gas nitrógeno; amoníaco
  - b. nitratos; nitritos
  - c. amoníaco; nitratos
  - d. nitritos; óxidos de nitrógeno
14. ¿Qué tiene menos carbono?
  - a. suelos
  - b. el aire
  - c. agua de mar
  - d. rocas
15. Relaciona cada término con la descripción más adecuada.

___ dióxido de carbono	a. contiene un enlace triple
___ bicarbonato	b. producto de la fijación de nitrógeno
___ amonio	c. secreciones repelentes al agua
___ gas nitrógeno	d. gas invernadero

Preguntas adicionales están disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

1. Margarita tiene una huerta en Maine. Eduardo tiene una en Florida. Haz una lista de las variables que pueden ocasionar diferencias en la producción primaria en estas huertas.
2. ¿De dónde viene el agua que consumes? ¿Un pozo, una reserva? ¿Qué zonas se incluyen en tu cuenca hidrográfica y cuáles son sus corrientes? Visita el sitio *Science in Your Watershed* en [water.usgs.gov/wsc/](http://water.usgs.gov/wsc/) y encuentra las respuestas a estas preguntas.
3. ¿Por qué todos los organismos requieren de fósforo y nitrógeno? Haz una lista de las moléculas comunes a toda la vida que contienen estos elementos esenciales.
4. En lugar de usar un fertilizante, un granjero puede rotar sus cultivos, plantar legumbres un año, al otro un cultivo, luego legumbres otra vez. Explica cómo la rotación de cultivos mantiene el suelo fértil.

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

► Flujo de energía y ciclo de nutrientes; Redes alimenticias; Ciclo del agua; Ciclo del carbono; Efecto invernadero; Ciclo del nitrógeno; Ciclo del fósforo.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

En este capítulo, entenderás el concepto de biosfera (sección 1.2), repasarás las propiedades del agua (2.5) y verás cómo las formas de fijación del carbono (6.8), los suelos (26.2), la herbivoría (41.5) y el fuego (41.8) afectan la distribución de las plantas. Compararemos la producción primaria regional (42.2) y aprenderemos más acerca de los efectos del calentamiento global (42.8), la eutrofización (42.1) y la convergencia morfológica (16.8).



### Patrones de circulación del aire

La circulación del aire comienza con diferencias latitudinales en la cantidad de energía solar. El movimiento de aire desde el ecuador hacia los polos se ve afectado por la rotación terrestre y provoca fuertes vientos de superficie y patrones latitudinales de precipitación pluvial.



### Patrones de circulación del océano

El calentamiento de los trópicos también pone en movimiento las aguas de los océanos. Al circular, el agua carga y libera calor, afectando el clima en la tierra. La interacción entre océano, aire y tierra afecta el clima costero.

# 43 Biosfera

## 43.1 Efectos de El Niño

El surfista profesional Ken Bradshaw ha surcado muchas olas, pero una destaca en su memoria. En enero de 1998 se encontraba en la costa de Hawai surcando la ola más grande que hubiera visto (figura 43.1). Se elevaba a más de 12 metros y le hizo pasar un peligro inolvidable.

La ola gigante era una manifestación de **El Niño**, un fenómeno climático recurrente en el que las aguas ecuatoriales del centro y el este del océano Pacífico se calientan por encima de la temperatura promedio. Se le llama El Niño en alusión al Niño Jesús; lo usaron primero los pescadores peruanos para describir los cambios de clima locales y una escasez de peces que se observaba algunos años, próximos de la Navidad. Los científicos saben ahora que durante una manifestación de este fenómeno las corrientes marinas interactúan con la atmósfera de varios modos que tienen influencia en los patrones climáticos en todo el mundo.

El Niño afecta las redes alimenticias marinas a lo largo de las costas del este del océano Pacífico. Al fluir agua inusualmente caliente hacia esas costas, desplaza corrientes que de otra manera traerían nutrientes desde las profundidades. Sin estos nutrientes, los productores primarios marinos declinan en número. Las manguantes poblaciones de productores y el agua caliente causan una disminución en las poblaciones de peces pequeños de aguas frías como las anchoas y los consumidores grandes que dependen de ellas. Durante El Niño de 1997-1998, cerca de la mitad de los leones marinos en las Islas Galápagos murieron de inanición. También la población de focas del norte sufrió un declive significativo en California.

Los patrones de precipitación pluvial cambian durante El Niño. En el invierno de 1997-1998, lluvias torrenciales causaron inundaciones y aludes a lo largo de las costas del este del Pacífico, mientras que Australia e Indonesia sufrieron de malas cosechas por sequía y furiosos incendios. El Niño por lo común trae tiempo más frío y húmedo a los estados del Golfo y reduce la probabilidad de huracanes.

El Niño persiste por lo general de seis a ocho meses. A veces se presenta un siguiente intervalo en el que la temperatura del este del Pacífico permanece cerca de su promedio; este fenómeno es conocido como La Niña. Durante **La Niña**, las aguas del este del Pacífico se enfrían por



**Figura 43.1** El Niño. *Página anterior*, Ken Bradshaw surca una ola de más de 12 metros de altura durante El Niño más fuerte del siglo pasado.

Arriba, la interacción entre los océanos y la atmósfera da lugar a El Niño y a otros patrones climáticos.

debajo del promedio. Como resultado, hay un poco de lluvia en la costa oeste de Estados Unidos y se incrementa la probabilidad de huracanes en el Atlántico.

En los tres capítulos anteriores se han descrito tres niveles de organización biológica: poblaciones, comunidades y ecosistemas. Después de esta descripción de El Niño y La Niña, te invitamos a avanzar al siguiente nivel para tratar de los factores que influyen en las propiedades de la biosfera. La **biosfera** incluye todos los lugares donde encontramos vida en la Tierra. Muchos organismos viven en la hidrosfera: el océano, las capas de hielo y otros cuerpos de agua, líquidos y congelados. Otros viven dentro y sobre los sedimentos y suelos de la litosfera: la capa de roca exterior de la Tierra. Otros se elevan hacia la región inferior de la atmósfera: los gases y las partículas transportadas por el aire que envuelven a la Tierra.

**biosfera** Todas las regiones de la Tierra donde viven organismos.

**El Niño** Calentamiento periódico de las aguas del Pacífico ecuatorial y los cambios asociados en los patrones de clima mundial.

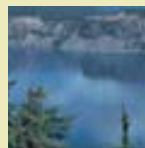
**La Niña** Enfriamiento periódico de las aguas del Pacífico ecuatorial y los cambios asociados en los patrones de clima mundial.



### Biomas de la Tierra

Un bioma consiste en regiones geográficamente separadas que tienen clima y suelos similares y, por lo tanto, alojan tipos de

vegetación similar. Los biomas incluyen desiertos, praderas, chaparrales, varios tipos de bosque y tundra.



### Ecosistemas de agua dulce

Los lagos tienen gradientes de luz y temperatura. Experimentan sucesión, es decir, cambios en el tiempo.

En las zonas templadas, sus aguas se mezclan en respuesta a los cambios estacionales en la temperatura. Durante estos cambios, los ríos varían en sus propiedades y en los organismos que contienen.



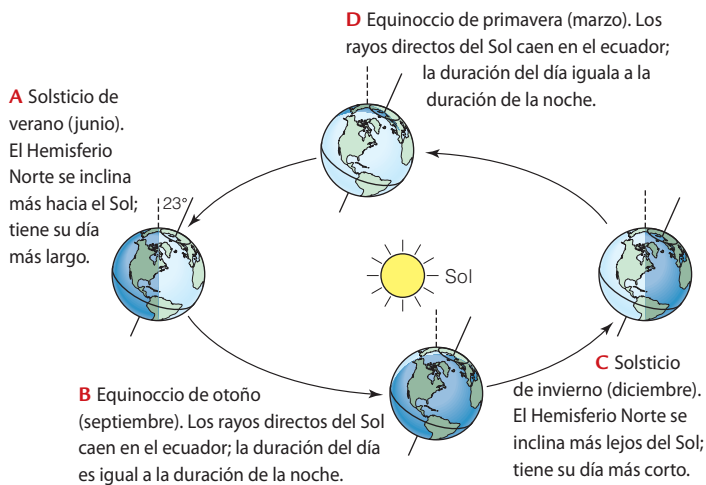
### Ecosistemas costeros y marinos

La productividad es alta en los humedales costeros, en los arrecifes de coral y en el agua bañada de

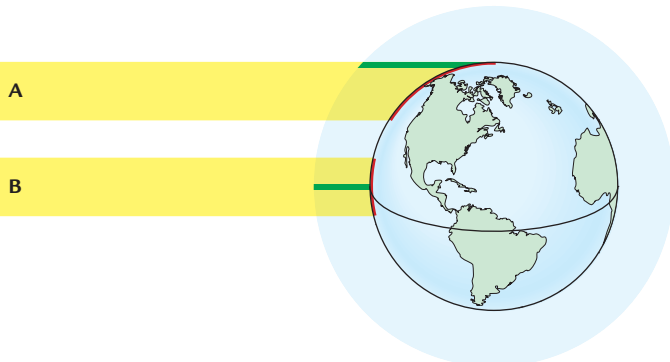
sol de la superficie de los océanos. La vida también prospera en las aguas oscuras y profundas del océano y en el lecho marino, en particular en las montañas submarinas y en las fuentes hidrotermales.

- La cantidad de energía que alcanza la superficie de la Tierra varía de lugar en lugar y con la temporada.
- Los cambios latitudinales en la luz solar dan lugar a los patrones de circulación del aire que determinan la precipitación pluvial regional.

El **clima** se refiere a las condiciones meteorológicas promedio, como nubosidad, temperatura, humedad y velocidad del viento, en el tiempo. Los climas regionales son diferentes debido a muchos factores que influyen en los vientos y corrientes del océano, como la intensidad de la energía solar, la distribución de masas terrestres, los mares y la elevación, que varían de lugar en lugar.



**Figura 43.2** La inclinación de la Tierra y su rotación anual alrededor del Sol causan efectos estacionales. La inclinación de 23° del eje de la Tierra causa que el Hemisferio Norte reciba energía solar más intensa y tenga días más largos en el verano que en el invierno.



**Figura 43.3** La variación en intensidad de la radiación solar con la latitud. Para mayor simplicidad, mostramos dos parcelas iguales de radiación que llegan en un equinoccio, un día en que los rayos que se acercan son perpendiculares al eje terrestre.

Los rayos que caen en latitudes altas **A** pasan a través de más atmósfera (azul) que los que caen cerca del ecuador **B**. Compara la longitud de las líneas verdes. La atmósfera no está a escala.

De la misma manera, la energía en los rayos que caen en alta latitud se dispersa sobre una superficie mayor que la energía que cae en el ecuador. Compara la longitud de las líneas rojas.

### Efectos estacionales

Todos los años, la Tierra rota alrededor del Sol en una trayectoria elíptica (**figura 43.2**). Los cambios estacionales en la duración del día y la temperatura suceden porque el eje terrestre no es perpendicular al plano de esta elipse, sino que se inclina alrededor de 23 grados. En junio, cuando el Hemisferio Norte se orienta hacia el Sol, recibe energía solar más intensa y tiene días más largos que el Hemisferio Sur (**figura 43.2A**). En diciembre, ocurre lo contrario (**figura 43.2C**). Dos veces al año, en los equinoccios de primavera y otoño, el eje de la Tierra es perpendicular a la energía solar que llega. En estos días, toda la Tierra tiene 12 horas de luz solar y 12 horas de oscuridad (**figura 43.2B,D**).

En cada hemisferio, el grado de cambio estacional en la duración del día se incrementa con la latitud. A 25° norte o sur del ecuador, la mayor duración del día es de poco menos de 14 horas. En cambio, a 60° norte o sur del ecuador, la mayor duración del día es de cerca de 19 horas.

### Circulación del aire y precipitación pluvial

En cualquier día, las regiones ecuatoriales obtienen más energía solar que las latitudes más altas por dos razones (**figura 43.3**). Primero, las partículas finas de polvo, vapor de agua y gases de efecto invernadero absorben parte de la radiación solar o la reflejan de vuelta al espacio. Debido a que la luz del Sol viaja a latitudes altas, pasa a través de más atmósfera para alcanzar la superficie de la Tierra que la luz que viaja al ecuador, y llega menos energía hasta el suelo. Segundo, la energía que llega en una parcela de luz solar se dispersa sobre una superficie más pequeña en el ecuador que en latitudes más altas. Como resultado, la superficie de la Tierra calienta más en el ecuador que en los polos.

Conocer dos propiedades del aire te puede ayudar a entender cómo las diferencias regionales en el calentamiento de la superficie dan lugar a los patrones de circulación del aire y la precipitación pluvial en todo el planeta. Primero, al calentarse, el aire se hace menos denso y se eleva. Los pilotos de globos aerostáticos se aprovechan de este efecto cuando despegan calentando el aire dentro de su globo. Segundo, el aire caliente puede llevar más agua que el aire más frío. Por esto puedes “ver el vaho” en tiempo de frío; el vapor de agua en el aire caliente exhalado se condensa en pequeñas gotas cuando se expone al ambiente externo frío.

El patrón de circulación del aire en la Tierra comienza en el ecuador, donde la luz solar más intensa calienta el aire y provoca la evaporación en el océano. El resultado es un movimiento ascendente de aire caliente (**figura 43.4A**). A medida que el aire desde el ecuador alcanza mayores altitudes, se enfría y fluye hacia el norte o el sur, liberando la humedad que se transforma en la lluvia que mantiene los bosques tropicales.

Antes de que el aire se mueva a 30° norte o sur del ecuador, ha perdido la mayor parte de su humedad y se ha enfriado, de modo que baja otra vez hacia la superficie de la Tierra (**figura 43.4B**). Muchos de los grandes desiertos del mundo, incluyendo el Sahara, se encuentran a cerca de 30° del ecuador.



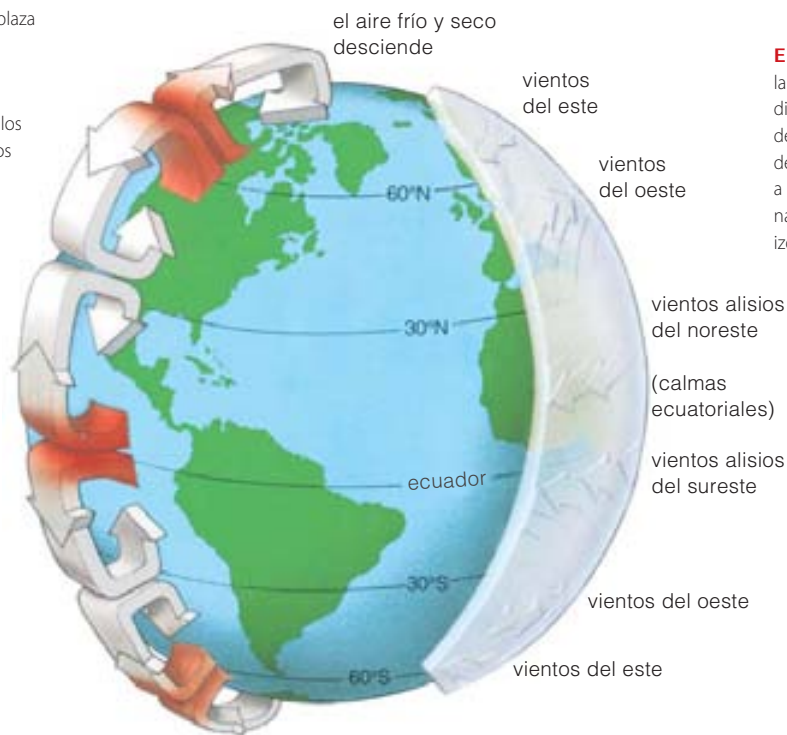
## Patrón ideal de la circulación del aire

**D** En los polos, el aire frío baja y se desplaza hacia latitudes más bajas.

**C** El aire se eleva otra vez a 60° norte y sur, donde el aire que fluye hacia los polos se encuentra con el aire que viene de los polos.

**B** Al fluir el aire hacia latitudes más altas, se enfría y pierde humedad en forma de lluvia. A 30° de latitud norte y sur, el aire descende y fluye hacia el norte y el sur a lo largo de la superficie de la Tierra.

**A** Calentado por la energía del Sol, el aire en el ecuador adquiere humedad y se eleva. Alcanza una latitud alta y se dispersa al norte y al sur.



## Los mayores vientos cerca de la superficie terrestre

**E** Los mayores vientos cerca de la superficie terrestre no soplan directamente al norte o al sur debido a los efectos de la rotación de la Tierra. Los vientos se desvían a la derecha de su dirección original en el Hemisferio Norte y a la izquierda en el Hemisferio Sur.

**Figura 43.4 Animada** Patrones globales de circulación del aire.

Al continuar fluyendo sobre la superficie de la Tierra hacia los polos, el aire vuelve a tomar calor y humedad. A una latitud de alrededor de 60°, el aire caliente y húmedo vuelve a subir y pierde su humedad al hacerlo (figura 43.4C). Las lluvias resultantes sostienen las zonas boscosas templadas.

El aire seco y frío desciende cerca de los polos (figura 43.3D). La precipitación es escasa y se forman desiertos polares.

## Patrones de vientos de superficie

Los patrones mayores de vientos de superficie aparecen cuando el aire en la baja atmósfera se desplaza en forma continua desde las latitudes donde el aire desciende hacia donde se eleva. La rotación de la Tierra afecta la aparente trayectoria de estos vientos. Las masas de aire no están adheridas a la superficie terrestre, así que la Tierra rota debajo de ellas y se mueve más rápido en el ecuador y más lento en los polos. Por lo tanto, al retirarse una masa de aire del ecuador, la velocidad a la que la Tierra rota debajo de ella se vuelve más lenta continuamente. Como resultado, los vientos mayores marcan una ruta curva relativa a la superficie de la Tierra (figura 43.4E). En el Hemisferio Norte, los vientos se desvían hacia la derecha; en el Hemisferio Sur, se desvían hacia

la izquierda. Por ejemplo, entre 30° norte y 60° norte, el aire de superficie que se traslada hacia el Polo Norte se desvía a la derecha, o hacia el este. Se nombra a los vientos por la dirección por donde soplan, de modo que los vientos prevaletentes en Estados Unidos son los del oeste.

Los vientos soplan más consistentemente entre regiones donde el aire se eleva. En estas regiones los vientos pueden ser intermitentes, como en las calmas ecuatoriales cerca del ecuador.

## Para repasar en casa ¿Cómo afecta la energía solar al clima?

- ▶ Las regiones ecuatoriales reciben energía solar más intensa que en latitudes mayores.
- ▶ La energía solar produce el aumento de aire cargado de humedad en el ecuador. El aire se enfría al desplazarse al norte y al sur y libera lluvia que sostiene a los bosques tropicales. Los desiertos se forman donde desciende el aire frío y seco. La energía de los rayos solares también eleva el aire cargado de humedad a 60° de latitud norte y sur. El aire pierde humedad al fluir hacia el ecuador o los polos.
- ▶ El flujo de aire en la atmósfera baja hacia latitudes donde se eleva el aire y se aleja de las latitudes donde descendió, lo que crea los mayores vientos de superficie. Estos vientos trazan un camino curvo relativo a la superficie terrestre debido a la rotación de la Tierra.

**clima** Condiciones atmosféricas promedio en una región en un largo periodo.

## 43.3 Océano, accidentes geográficos y climas

- El océano es un cuerpo de agua continuo que cubre más de 71 por ciento de la superficie de la Tierra. Su agua se desplaza en corrientes que distribuyen nutrientes a través de los ecosistemas marinos.
- ◀ Vínculo a Propiedades del agua 2.5

### Corrientes del océano

Las variaciones latitudinales en la energía solar afectan la temperatura del océano y ponen a las corrientes mayores en movimiento. En el ecuador, donde vastos volúmenes de agua se calientan y expanden, el nivel del mar es de alrededor de 8 centímetros más alto que en los polos. El volumen del agua en esta “pendiente” es suficiente para empezar a desplazar el agua de superficie hacia los polos. Al desplazarse, el agua pierde energía calorífica con el aire que está por encima.

Enormes volúmenes de agua fluyen como corrientes de océano. El movimiento direccional de las corrientes de superficie es moldeado por la fuerza de los vientos mayores, la rotación de la Tierra y la topografía. Las corrientes de superficie circulan en sentido de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte y en sentido contrario en el Hemisferio Sur (figura 43.5).

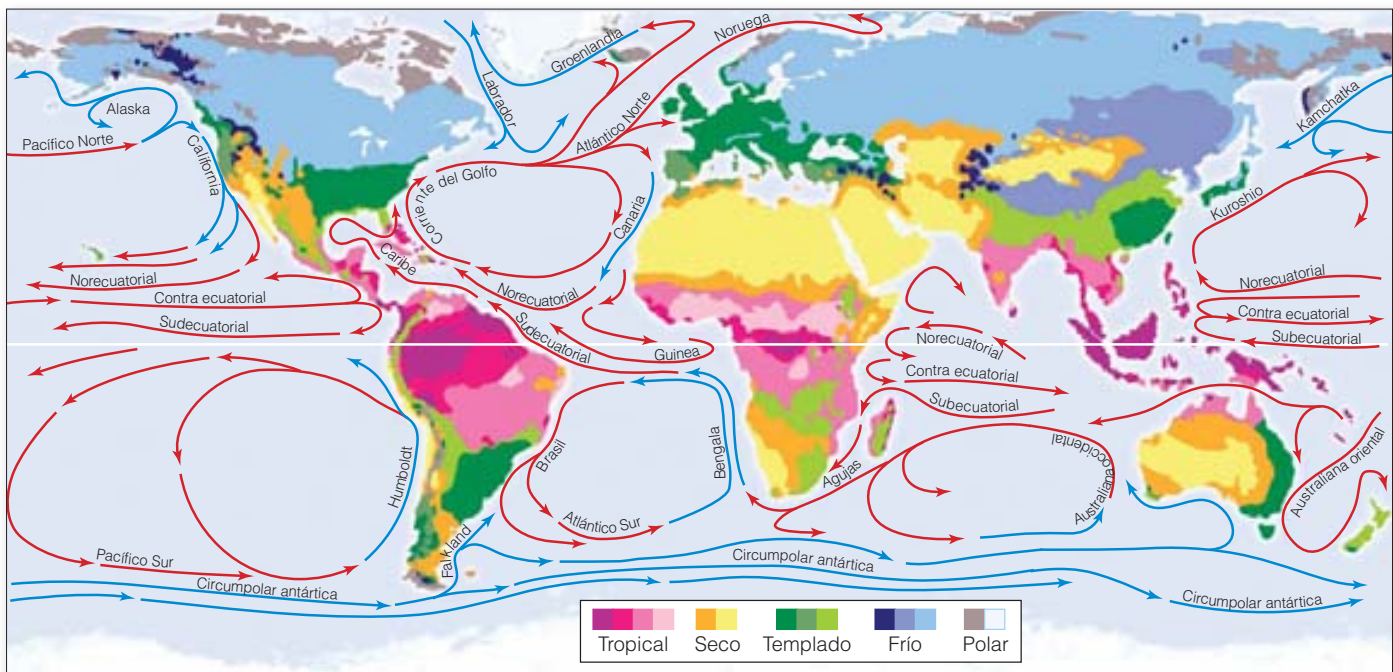
Corrientes rápidas, profundas o superficiales de agua pobre en nutrientes se alejan del ecuador a lo largo de la costa este de los continentes. A lo largo de la costa este de Norteamérica, el agua

caliente fluye hacia el norte, como la corriente del Golfo. Hacia el ecuador fluyen corrientes de agua fría más lentas, menos profundas y más amplias que corren paralelas a la costa oeste de los continentes.

Las corrientes del océano afectan el clima. Por ejemplo, las costas noroeste del Pacífico son frías y nebulosas en verano porque las corrientes frías de California enfrían el aire y el agua se condensa a partir del aire enfriado en pequeñas gotas. En otro ejemplo, Boston y Baltimore son cálidos y bochornosos en verano porque las masas de aire recogen calor y humedad de la corriente caliente del Golfo, y luego fluyen hacia estas ciudades.

### Efectos regionales

Las montañas, valles y otros rasgos de la superficie de la Tierra afectan el clima. Imagina que sigues una masa de aire caliente después de que recoge humedad de la costa de California. Se mueve tierra adentro como viento del oeste y se acumula contra la Sierra Nevada, una cadena de montañas altas paralela a la costa. El aire se enfría al elevarse en altitud y pierde humedad como lluvia (figura 43.6). El resultado es una **sombra pluvial**, una región árida o semiárida de precipitación pluvial escasa en el sotavento de la alta montaña. El *sotavento* es la parte opuesta al viento. El Himalaya, los Andes, las Rocallosas y otras grandes cadenas montañosas causan vastas sombras pluviales.



**Figura 43.5 Animada** Las zonas climáticas mayores correlacionadas con corrientes de superficie y las derivas de superficie del océano. Las corrientes de superficie calientes comienzan a moverse del ecuador hacia los polos, pero los vientos prevalecientes, la rotación de la Tierra, la gravedad, la forma de las cuencas del océano y los accidentes geográficos determinan la dirección del flujo. La temperatura del agua, que difiere con la latitud y la profundidad, contribuye a las diferencias regionales en la temperatura del aire y la precipitación pluvial.

corriente de superficie caliente
 corriente de superficie fría

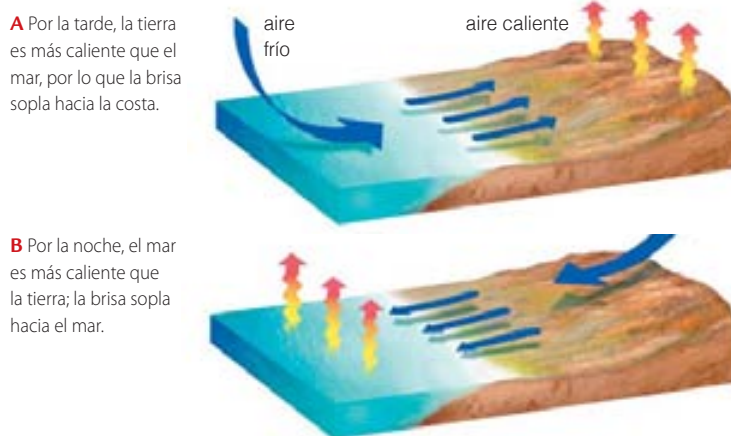


**Figura 43.6 Animada** El efecto de sombra pluvial. En el lado de la montaña opuesto a los vientos prevalecientes, la precipitación pluvial es ligera. Los números negros indican la precipitación anual, en centímetros, promediado a ambos lados de la Sierra Nevada, una cadena montañosa. Los números *blancos* indican elevaciones, en metros.

Las diferencias en la capacidad calorífica del agua y la tierra dan lugar a brisas costeras. Durante el día, la tierra se calienta más rápido que el agua. Al calentarse y elevarse el aire sobre la tierra, el aire más frío de mar adentro entra para reemplazarlo (**figura 43.7A**). Después de la puesta de Sol, la tierra se enfría más que el agua, de modo que las brisas cambian de dirección (**figura 43.7B**).

El diferencial térmico del agua y de la tierra también causa **monzones**, que son vientos que cambian de dirección estacionalmente. Por ejemplo, el interior del continente asiático se calienta en el verano, de modo que el aire se eleva. El aire húmedo encima del caliente océano Índico al sur entra para reemplazar el aire que se eleva y este viento que sopla hacia el norte provoca fuertes lluvias. Durante el invierno, la tierra continental es más fría que el océano. Como resultado, el viento frío y seco que sopla desde el norte hacia las costas del sur causa una sequía estacional.

La proximidad al océano modera el clima. Por ejemplo, Seattle, Washington, está un poco más al norte que Minneapolis, Minnesota, pero Seattle tiene inviernos mucho más templados. El aire sobre Seattle lleva calor desde el adyacente océano Pacífico, una fuente de calor no disponible en Minneapolis.



**Figura 43.7** Brisas costeras.

**Para repasar en casa ¿Cómo se forman las corrientes de los océanos y cómo afectan los climas regionales?**

- » Las corrientes superficiales del océano se ponen en movimiento con las diferencias latitudinales en la radiación solar. Las corrientes se ven afectadas por los vientos y la rotación de la Tierra.
- » Los efectos de las masas de aire, los océanos y los accidentes geográficos determinan la temperatura regional y los niveles de humedad.

**monzón** Viento que cambia de dirección estacionalmente.

**sombra pluvial** Región seca en el sotavento de una cadena montañosa costera.



- A menudo evolucionan comunidades similares en regiones muy alejadas debido a que existen factores ambientales similares.
- ◀ Vínculos a Rutas de fijación del carbono 6.8, Convergencia morfológica 16.8, Suelo 26.2

### Diferencias entre biomás

Los **biomas** son áreas de tierra caracterizadas por su clima y tipo de vegetación (figura 43.8). Un bioma es un territorio discontinuo; la mayor parte de los biomas incluyen áreas distantes en diferentes continentes. Por ejemplo, el bioma de praderas incluye zonas de la pradera de Norteamérica, los campos abiertos de Sudáfrica, la pampa de Sudamérica y la estepa euroasiática. En todas estas regiones, la vegetación principal consiste en pastos y otras plantas no leñosas con flores.

La precipitación pluvial y la temperatura son los principales determinantes del tipo de bioma de una región determinada. Los biomas de desierto tienen la más baja precipitación pluvial, seguidos por las praderas y los matorrales; los bosques son los que tienen más lluvias. Los desiertos aparecen donde las temperaturas llegan a los puntos más altos y la tundra donde son más bajas.

Los suelos también influyen en la distribución de biomás. Los suelos consisten de una mezcla de partículas minerales y distintas cantidades de humus. El agua y el aire llenan los espacios entre las partículas del suelo. Las propiedades de los suelos varían dependiendo del tipo, proporciones y compactación de las partículas. Los desiertos tienen suelo arenoso o de grava que se drena rápidamente con poca tierra vegetal. La tierra vegetal tiende a ser más profunda en las praderas naturales, donde llega a tener más de un metro de grosor. Por esto, a menudo las praderas se usan para la agricultura.

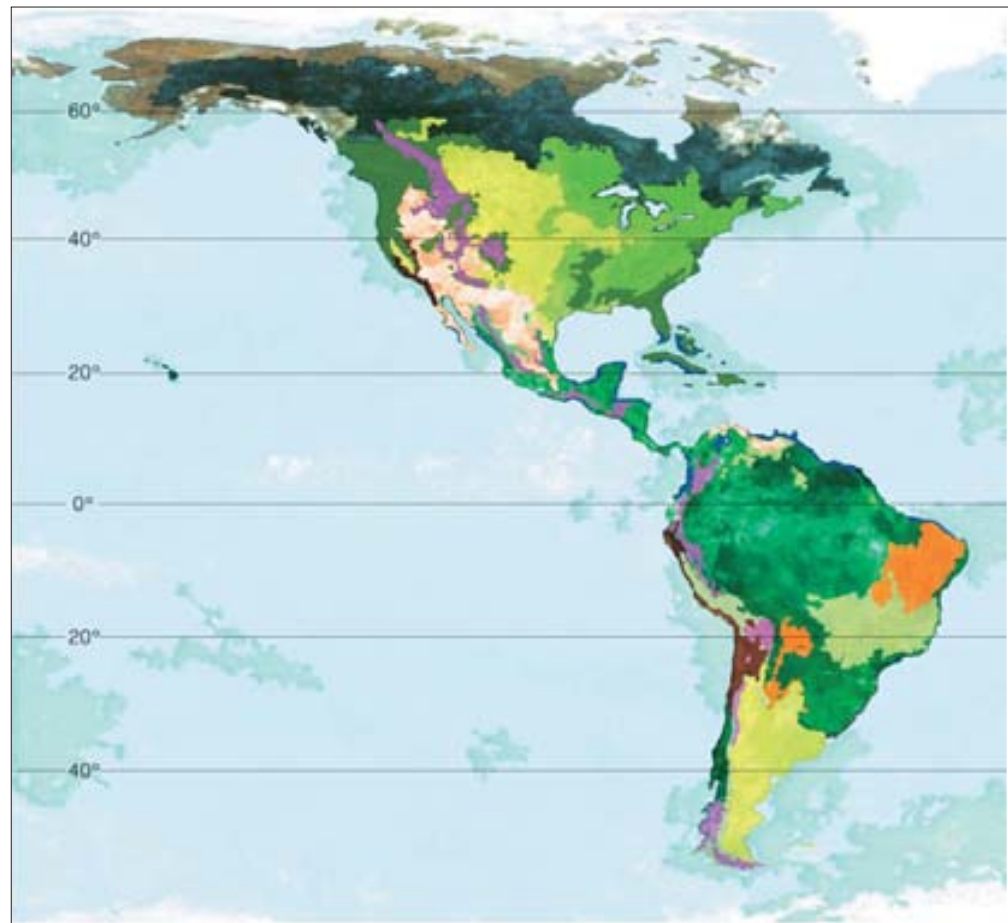
El clima y los suelos afectan la producción primaria, de modo que la producción primaria varía entre biomás (figura 43.9).

### Similitudes dentro de un bioma

Especies sin relación que viven en zonas muy distantes de un bioma suelen tener estructuras corporales similares que surgen mediante el proceso de convergencia morfológica (sección 16.8). Por ejemplo, los cactus con tallos que guardan agua viven en los desiertos de

---

**bioma** Región discontinua caracterizada por su clima y su vegetación dominantes.

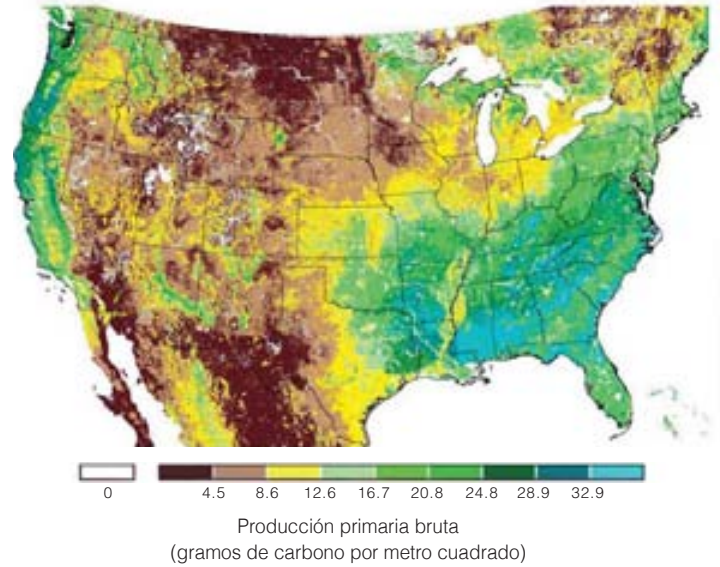


**Figura 43.8** Distribución global de las principales categorías de biomás y ecorregiones marinas.

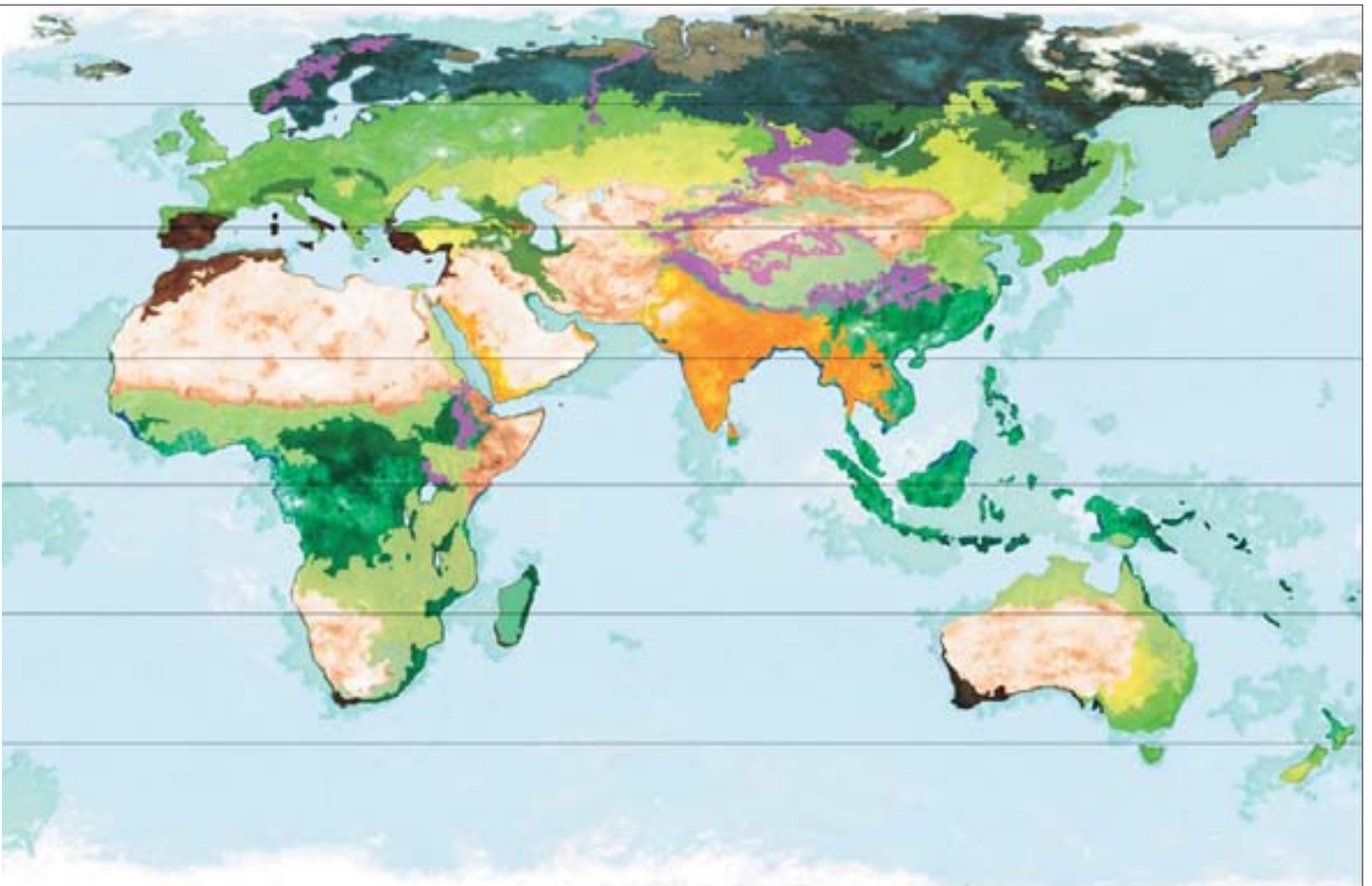
Norteamérica y las euphorbias con tallos que guardan agua viven en los desiertos de África. Los cactus y las euphorbias no comparten un ancestro que haya tenido tallo capaz de almacenar agua. Este rasgo evolucionó independientemente en los dos grupos como resultado de presiones selectivas similares. De manera parecida, la capacidad para llevar a cabo la fotosíntesis en la ruta C4 evolucionó independientemente en los pastos que crecen en las praderas calientes en diferentes continentes. La fotosíntesis C4 es más eficiente en condiciones calientes y secas que la forma más común, C3.

**Para repasar en casa ¿Qué factores moldean los biomas?**

- Los biomas son extensiones de tierra dominadas por distintos tipos de plantas que mantienen comunidades características. Varían en su productividad primaria.
- La evolución suele producir soluciones similares a desafíos ambientales en diferentes regiones de un bioma.



**Figura 43.9** Monitoreo remoto por satélite de la productividad primaria bruta a lo largo de Estados Unidos. Las diferencias corresponden con las variaciones en el tipo de suelo y la humedad.





- La baja precipitación pluvial modela el bioma del desierto.
- ◀ Vínculos a Formas de fijación de carbono 6.8, Desierto de Atacama 18.1, Fijación del nitrógeno 19.7, Rata canguro 37.2

### Lugares y condiciones del desierto

Los **desiertos** reciben un promedio de menos de 10 centímetros de lluvia por año. Cubren cerca de una quinta parte de la superficie de la Tierra y muchos se localizan alrededor de 30° de latitud norte y sur, donde los patrones de circulación de aire hacen que el aire seco descienda. Las sombras pluviales también reducen la precipitación pluvial. Por ejemplo, el desierto de Atacama en Chile está en el sotavento de los Andes. De manera similar, los Himalayas evitan que la lluvia caiga en el desierto de Gobi en China.

La falta de precipitación pluvial mantiene baja la humedad de los desiertos. Con poco vapor de agua para bloquear los rayos, la intensa

energía solar alcanza la superficie terrestre y la calienta. Por la noche, la falta de vapor de agua aislante permite que la temperatura disminuya rápidamente. Como resultado, los desiertos tienden a tener cambios de temperatura diarios mayores que otros biomas.

Los suelos del desierto tienen poca tierra vegetal (**figura 43.10**), la capa más importante para el crecimiento de las plantas. Los suelos a menudo son algo salados porque la lluvia que cae generalmente se evapora antes de filtrarse bajo tierra. La rápida evaporación permite que se acumule la sal del agua de lluvia en la superficie del suelo.



**Figura 43.10** Perfil del suelo desértico.



Desiertos

### Adaptaciones a las condiciones desérticas

A pesar de las duras condiciones, la mayor parte de los desiertos alojan vida vegetal. La diversidad es mayor en las regiones donde la humedad está disponible en más de una estación (**figura 43.11**).

Muchas plantas desérticas tienen adaptaciones que reducen la pérdida de agua. Por ejemplo, espinas o pelos (**figura 43.12A**). Además de detener la herbivoría, estas estructuras reducen la pérdida de agua al atrapar agua y mantener alta la humedad alrededor de los estomas. Cuando la lluvia cae estacionalmente, algunas plantas reducen su pérdida de agua haciendo salir las hojas después de una lluvia, y dejándolas caer cuando regresan las condiciones secas (**figura 43.12B**).

Algunas plantas desérticas almacenan agua en sus tejidos durante la temporada húmeda para usarla durante la sequía. Por ejemplo, el tallo del cactus barril en la **figura 43.12A** tiene una pulpa esponjosa que retiene agua. El tallo se hincha después de una lluvia, luego se encoge cuando la planta utiliza su reserva de agua.

Los arbustos leñosos desérticos como el mezquite y la creosota tienen sistemas de raíces eficientes y extensos que absorben la poca agua disponible. Se han encontrado raíces de mezquite de hasta 60 metros de profundidad debajo de la superficie del suelo.



**A** Los arbustos de creosota son la vegetación predominante en las tierras bajas más secas.



**B** Una mayor variedad de plantas sobrevive en las tierras altas, que son un poco más frías y húmedas.

**Figura 43.11** Vegetación en el desierto de Sonora en Arizona.





**A** Los cactus barril están cubiertos de espinas que reducen la pérdida de agua por evaporación. El cactus es una planta de metabolismo ácido de la familia de las crasuláceas (CAM).

**B** El ocotillo, un arbusto del desierto, desarrolla hojas en sus tallos después de una lluvia, luego las suelta cuando las condiciones vuelven a ser secas.

**Figura 43.12** Plantas perennes adaptadas a condiciones desérticas.

Las diferentes rutas de fijación de carbono también ayudan a las plantas desérticas a conservar agua. Los cactus, los agaves y las euphorbias son plantas CAM. Abren sus estomas sólo por la noche, cuando baja la temperatura.

La mayor parte de los desiertos contienen una mezcla de plantas anuales y perennes (figura 43.13). Las anuales se adaptan a la vida del desierto con un ciclo vital que les permite brotar y reproducirse en el corto tiempo en que el suelo está húmedo.

Los animales también tienen adaptaciones que les permiten conservar agua. Por ejemplo, los altamente eficientes riñones de la rata canguro del desierto minimizan su necesidad de agua (sección 37.2). La mayor parte de los animales desérticos no están activos en el momento de mayor calor durante el día (figura 43.14).

### Comunidad de la corteza

En muchos desiertos, el suelo se cubre de una corteza desértica, una comunidad que puede incluir cianobacterias, líquenes, musgos y hongos. Los organismos secretan moléculas orgánicas que los pegan a las partículas de suelo circundantes. La corteza beneficia a los miembros de la mayor comunidad del desierto de forma importante. Las cianobacterias fijan el nitrógeno y ponen amoníaco a disposición de las plantas. La corteza también mantiene las partículas del suelo en su lugar. Cuando las frágiles conexiones dentro de la corteza del desierto se rompen, el suelo puede desaparecer. Los efectos negativos de tal alteración se exageran cuando el suelo que ha sido traído por el viento entierra la corteza sana en un área no alterada, matando más organismos de la corteza y permitiendo que más suelo se desprenda.

**desierto** Bioma con poca lluvia y baja humedad; las plantas que predominan tienen adaptaciones para conservar y almacenar agua.



**Figura 43.13** El desierto de Mojave después de la lluvia. Las adormideras anuales brotan, florecen, producen semillas y mueren en semanas debajo de los cactus perennes, de crecimiento lento.



**A** La tortuga del desierto de Sonora pasa inactiva buena parte de su vida. En los calurosos meses de verano sólo se atreve a salir de su caparazón en las mañanas frías para alimentarse. Hiberna durante el frío invierno, cuando hay poca comida disponible.

**B** Los pequeños murciélagos hocicudos pasan la primavera y el verano en el desierto de Sonora, donde evitan el calor del día descansando en cuevas.

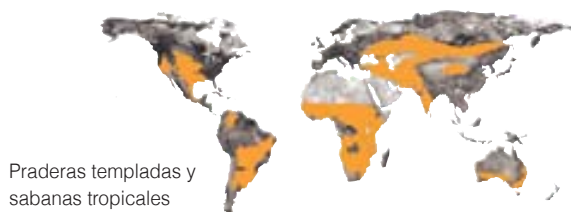
**Figura 43.14** Dos animales del desierto de Sonora.

### Para repasar en casa ¿Qué son los desiertos?

- ▶ Un desierto recibe escasa precipitación, por lo que la humedad es baja. Hay bastante luz solar, pero la falta de agua evita que la mayor parte de las plantas viva ahí.
- ▶ Las plantas que dominan en los desiertos tienen adaptaciones que les permiten reducir la pérdida de agua por transpiración, almacenar agua o tener acceso al agua de la tierra muy profunda.
- ▶ Los animales desérticos a menudo pasan el día inactivos y protegiéndose del calor.
- ▶ Los suelos desérticos se mantienen en su lugar gracias a una comunidad de organismos que forman una corteza desértica. La alteración de esta corteza permite al viento levantar el suelo.

## 43.6 Pradera

- › Los pastos perennes adaptados al fuego y al pastoreo son las principales plantas en las praderas.
- ◀ Vínculos a Erosión 26.2, Adaptaciones a los herbívoros 41.5



Praderas templadas y sabanas tropicales

Las **praderas** se forman en el interior de los continentes entre los desiertos y los bosques templados. Los suelos de las praderas son ricos y con tierra vegetal profunda. La precipitación pluvial anual es suficiente para evitar que se formen desiertos, pero no suficiente para alojar bosques. Los pastos que crecen poco y otras plantas no leñosas toleran fuertes vientos, lluvia escasa y poco frecuente, e intervalos de sequía. El crecimiento tiende a ser estacional. El constante recorte por herbívoros, junto con incendios periódicos, evita que los árboles y la mayor parte de los matorrales se arraiguen.

### Praderas templadas

Las praderas templadas son cálidas en el verano, pero frías en el invierno. La precipitación anual es de 25 a 100 centímetros, con lluvias durante todo el año. Las raíces de los pastos se extienden profusamente a través de la gruesa tierra vegetal, ayudan a mantenerla en su lugar y previenen la erosión por los vientos constantes. Las praderas de Norteamérica son praderas de pastos altos y pastos cortos (figura 43.15).

Durante la década de 1930, gran parte de la pradera de pastos cortos de las Grandes Planicies Norteamericanas fue arada para sembrar trigo. Los fuertes vientos, una prolongada sequía e inadecuadas prácticas de agricultura convirtieron a buena parte de la región en lo que los periódicos de la época llamaron el Tazón de Polvo.



**Praderas** bioma en el interior del continente donde crecen pastizales y plantas no leñosas, adaptadas a soportar los incendios.

Horizonte A:  
alcalino, profundo,  
rico en humus

Horizonte B:  
el agua que se  
filtra enriquece  
la capa con  
carbonatos de  
calcio



**B** Pradera de pastos altos en Kansas. Véase la figura 42.3 para una cadena alimenticia.



**C** Bisontes pastoreando en la pradera de pastos cortos en Dakota del Sur.

**Figura 43.15** Praderas templadas de Norteamérica.



**Figura 43.16** La sabana africana, un pastizal tropical con árboles dispersos. Las sabanas de África son famosas por su abundante vida salvaje como esta inmensa manada de ñues y cebras.

La pradera de pastos altos tiene una capa vegetal algo más rica y lluvia un poco más frecuente que la pradera de pastos cortos. Antes de la llegada de los europeos, cubría alrededor de 57 millones de hectáreas, en su mayor parte en Kansas. Casi toda la pradera de pastos altos se ha dedicado al cultivo. La Reserva Nacional de Llanuras de Pastos Altos de Estados Unidos se creó en 1996 para proteger lo poco que queda.

### Sabanas

Las sabanas son anchos cinturones de praderas con arbustos y árboles diseminados. Se encuentran entre los bosques tropicales y los desiertos. La temperatura es cálida todo el año, pero la lluvia es estacional. África tiene la más extensa sabana; cubre cerca de la mitad del continente. La sabana africana aloja enormes manadas de ungulados (figura 43.16) y depredadores como los leones que se alimentan de ellos.

### Para repasar en casa ¿Qué son las praderas?

- › Las praderas son biomas dominados por pastos y otras plantas no leñosas que se han adaptado al fuego y a los herbívoros.



## 43.7 Matorrales y bosques secos

- Las regiones con inviernos fríos y lluviosos y veranos calientes y secos albergan matorrales secos y bosques.
- ◀ Vínculo a Adaptación a los incendios 41.8



Los matorrales secos reciben de 25 a 60 centímetros de lluvia por año. Los vemos en Sudáfrica, Grecia, Italia, Chile y California, donde se les conoce como **chaparrales**. California tiene alrededor de 6 millones de acres de chaparral (figura 43.17A,B).

Las lluvias tienen lugar estacionalmente y algunas veces incendios provocados por rayos arrasan los matorrales durante la temporada seca. En California, donde a menudo las casas se construyen cerca de los chaparrales, los incendios suelen causar daños a las propiedades (figura 43.17C). El follaje de muchos matorrales de chaparral tiene aceite que ahuyenta a los herbívoros y hace también a la planta altamente inflamable. Sin embargo, las plantas se han adaptado a los incendios ocasionales. Algunas vuelven a crecer desde el cuello de la raíz después de un incendio. Las semillas de otras especies del chaparral germinan sólo después de que se exponen al calor o al humo, lo que asegura que las semillas broten sólo cuando las semillas jóvenes encuentran poca competencia.

**chaparral** Bioma de matorrales secos en regiones con veranos calientes y secos e inviernos fríos y lluviosos.



Figura 43.18 Bosque de robles en el norte de California.

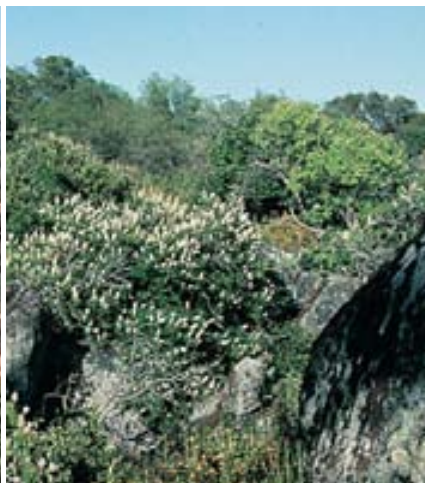
Los bosques secos prevalecen donde la precipitación estacional es de 40 a 100 centímetros. Algunos ejemplos son los bosques de eucalipto de Australia y los bosques de roble en California (figura 43.18). Las bellotas que producen los robles son una importante fuente estacional de comida para aves y mamíferos de esta comunidad.

### Para repasar en casa ¿Qué son los matorrales y bosques secos?

- Los matorrales y bosques secos se forman en zonas con una estación caliente y seca y otra fría y lluviosa. Las plantas en estos biomas se adaptan a la sequía y a los incendios estacionales.
- Los matorrales secos, conocidos como chaparrales, disponen de menos agua que los bosques secos.



A El chaparral es la comunidad natural más extensa de California..



B Predominan los matorrales siempre verdes de hojas gruesas. La mayor parte tienen menos de 2 metros de alto.



C Incendio en las colinas cubiertas por chaparrales sobre Malibú. La mayor parte de los incendios ahora son iniciados por la gente y no por los rayos.

Figura 43.17 Chaparral de California.



## 43.8 Bosques templados de hoja ancha

- › Los árboles de hoja perenne (angiospermas) son las plantas principales en los bosques tropicales y templados.
- ◀ Vínculos a Deforestación 21.1, Producción primaria 42.2

### Bosques caducifolios y semiperennes

Los bosques semiperennes se encuentran en los trópicos húmedos del sureste de Asia e India. Los bosques incluyen árboles de hoja perenne (angiospermas), que retienen las hojas todo el año, y árboles de hojas caducas. Una planta de hoja caduca desprende sus hojas anualmente, antes de una temporada en la que las condiciones frías o secas no favorezcan su crecimiento. En los bosques semiperennes, los árboles de hoja caduca desprenden sus hojas al inicio de la estación seca.

Donde hay menos de 2.5 centímetros de lluvia en la temporada seca, se forman los bosques tropicales de hoja caduca en donde la mayor parte de los árboles pierden sus hojas al inicio de la estación seca.

Los **bosques templados de hoja caduca** se forman en el Hemisferio Norte, en parte del este de Norteamérica, las partes occidental y central de Europa, y parte de Asia, incluyendo Japón. En estas regiones, caen de 50 a 150 centímetros de precipitación a lo largo del año. Los inviernos son fríos y los veranos son calientes.

El crecimiento de los bosques tropicales de hojas caducas es estacional. A menudo las hojas cambian de color antes de caer en el otoño (figura 43.19). Los inviernos son fríos y los árboles permanecen inactivos mientras el agua queda encerrada en nieve y hielo. En la primavera, cuando las condiciones favorecen el crecimiento, los árboles de hojas caducas florecen y se llenan de

nuevas hojas. También durante la primavera, las hojas que cayeron el otoño anterior decaen y forman un rico humus. El rico suelo y una bóveda algo abierta que deja pasar la luz del Sol permiten al sotobosque florecer.

Los bosques templados de hoja caduca de Norteamérica son los ejemplos con más especies de este bioma. Diferentes especies de árboles caracterizan las distintas regiones de estos bosques. Por ejemplo, los bosques de los Apalaches incluyen muchos robles, mientras que las hayas y los arces dominan los bosques de Ohio. La fauna de los bosques de hoja caduca de esta región incluye ciervos, ardillas y omnívoros como mapaches, zarigüeyas y osos negros. Los depredadores nativos como los lobos y los pumas, han sido eliminados en su mayoría.

### Selvas tropicales lluviosas

Las **selvas tropicales lluviosas** de árboles de hojas perennes se encuentran entre los 10° de latitud norte y sur en el África ecuatorial, las Indias Orientales, el sureste de Asia, Sudamérica y Centroamérica.

Las lluvias regulares, combinadas con una temperatura promedio de 25° y poca variación en la duración del día, permiten que la fotosíntesis se realice durante todo el año. De todos los biomas de tierra, las selvas tropicales tienen la más grande producción primaria. Por unidad de superficie, capturan más carbono de la atmósfera que otros bosques o praderas.

Las selvas tropicales lluviosas son el bioma más rico en especies y el más complejo en cuanto a su estructura. La selva tiene una estructura de múltiples capas (figura 43.20). Sus árboles pueden elevarse a 30 metros de altura. Los árboles suelen formar una bóveda cerrada que evita que la mayor parte de la luz solar alcance el suelo del bosque. Las enredaderas y epífitas (plantas que crecen sobre otras plantas pero sin robarles nutrientes) prosperan en la sombra debajo de la cúpula.



Bosque templado de hojas caducas

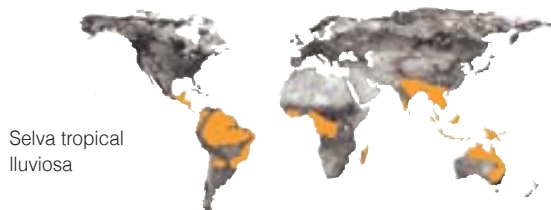


Figura 43.19 Bosque templado de hoja caduca en Norteamérica. Derecha, perfil del suelo del bosque.





**Figura 43.20** Selva tropical lluviosa. Derecha, perfil del suelo de la selva.



Los árboles de la selva tropical lluviosa pierden hojas continuamente, pero la descomposición y el ciclo mineral suceden tan rápido en este ambiente caliente y húmedo que los desperdicios no se acumulan. Los suelos están muy erosionados y lixiviados y son reservas pobres de nutrientes.

La deforestación es un peligro para las selvas tropicales lluviosas. Las selvas tropicales se localizan en países en desarrollo con poblaciones humanas en rápido crecimiento que recurren al bosque como fuente de madera, combustible y tierra agrícola potencial. Al expandirse las poblaciones humanas, se derriban más y más árboles.

**bosque caducifolio templado** Bioma del Hemisferio Norte en el que las plantas principales son árboles de hojas caducas que pierden sus hojas en otoño y pasan los fríos inviernos inactivas.

**selva tropical lluviosa** Bioma altamente productivo y rico en especies en el que todo el año la lluvia y el calor sostienen el continuo crecimiento de árboles perennes.

La deforestación en cualquier región deja menos árboles que remuevan dióxido de carbono de la atmósfera. En las selvas lluviosas también causa la extinción de especies que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo. Comparadas con otros biomas de la Tierra, las selvas tropicales lluviosas tienen la mayor variedad y número de insectos, así como la más diversa colección de aves y primates. Esta gran variedad de especies significa que muchas especies se ven afectadas por la pérdida de cualquier parte de la selva. Entre las pérdidas potenciales están las especies con tóxicos que podrían salvar vidas humanas. Dos medicamentos quimioterápicos, la vincristina y la vinblastina, se extrajeron de la vinca rosea, una planta de bajo crecimiento nativa de las selvas tropicales de Madagascar. Hoy estas medicinas ayudan a combatir la leucemia, linfomas, cáncer de mama y el cáncer testicular. No hay duda de que otras especies de valor similar viven en las selvas tropicales y se extinguirán antes de que sepamos cómo pueden ayudarnos.

### Para repasar en casa ¿Qué son bosques de hoja ancha?

- › Los bosques templados de hoja ancha crecen en el Hemisferio Norte donde los inviernos fríos interrumpen el ciclo de crecimiento anual. Los árboles pierden sus hojas en el otoño, y luego permanecen inactivos durante el invierno.
- › El calor y las lluvias durante todo el año sostienen las selvas tropicales lluviosas, el bioma más productivo, estructuralmente complejo y rico en especies en todo el planeta.



## 43.9 Bosques de coníferas

- Las coníferas soportan condiciones más difíciles que los árboles de hoja ancha, por lo que crecen mucho más al norte y a mayores altitudes.
- ◀ Vínculo a Coníferas 21.6

Las coníferas (árboles perennes con conos con semilla) son las principales plantas en los bosques de coníferas. Por lo común, las hojas de las coníferas tienen forma de aguja con una cutícula gruesa y estomas que se hunden por debajo de la superficie de la hoja. Estas adaptaciones ayudan a las coníferas a conservar el agua durante la sequía o cuando la tierra está congelada. Como grupo, las coníferas toleran suelos más pobres y hábitats más secos que los árboles caducifolios.

El bioma más extenso de este tipo es el bosque de coníferas que recorre el norte de Asia, Europa y Norteamérica (figura 43.21A). Se le conoce como **bosque boreal**, o taiga, que significa “bosque pantanoso” en ruso. Las coníferas son principalmente pinos y abetos. La mayor parte de la lluvia cae en verano y una pequeña cantidad se evapora en el aire frío del verano. Los veranos son largos, secos y fríos. Los alces son los herbívoros dominantes en este bioma.

También en el Hemisferio Norte, los bosques de coníferas de montaña se extienden hacia el sur a través de las grandes cadenas

---

**bosque boreal** Bosques extensos de alta latitud del Hemisferio Norte; la vegetación predominante son las coníferas.

montañosas (figura 43.21B). Los abetos dominan en altitudes mayores. En altitudes más bajas, la mezcla se convierte en pinos y abetos.

Las coníferas también dominan las tierras bajas a lo largo de la costa desde Alaska hacia el norte de California. Estos bosques de coníferas tienen los árboles más grandes del mundo, los abetos Sitka al norte y las secoyas gigantes al sur.

Encontramos otros ecosistemas dominados por coníferas en el este de Estados Unidos. Cerca de una cuarta parte de Nueva Jersey es la llamada Tierra de Pinos, un bosque con mezcla de pinos broncos y encinillos que crecen en suelo ácido y arenoso. El bosque de pinos cubre alrededor de un tercio del sureste de Estados Unidos. Pinos taeda de rápido crecimiento dominan estos bosques y son una importante fuente de madera y pulpa. Los pinos pueden sobrevivir incendios periódicos que acaban con la mayor parte de las especies frondosas. Cuando se suprimen los incendios, las frondosas triunfan sobre los pinos.

### Para repasar en casa ¿Qué son los bosques de coníferas?

- Las coníferas prevalecen a lo largo de los bosques de alta latitud del Hemisferio Norte, en mayores altitudes y en regiones templadas con suelos pobres en nutrientes.



Bosques de coníferas



**B** Bosque de coníferas de montaña cerca del Monte Rainier, en Washington.

**A** Bosque boreal (taiga) en Siberia.

**Figura 43.21** Bosques de coníferas.



- › Las plantas de crecimiento lento y tolerantes al frío tienen sólo una breve temporada de crecimiento en la tundra.
- ◀ Vínculo a Carbono y calentamiento global 42.8

### Tundra ártica

La **tundra ártica** se forma entre el casquete polar y los cinturones de bosques boreales en el Hemisferio Norte. La mayor parte se encuentra en el norte de Rusia y Canadá. La tundra ártica es el bioma más joven de la Tierra, pues apareció por primera vez hace cerca de 10 000 años cuando se retiraron los glaciares al final de la última glaciación.

Las condiciones en este bioma son duras; la nieve cubre la tundra ártica nueve meses del año. La precipitación anual es por lo general menor a 25 centímetros, pero la baja temperatura preserva la nieve que no se desprende por derretimiento. En un verano corto, las plantas crecen con rapidez bajo la continua luz solar (figura 43.22). Líquenes y plantas de raíces poco profundas y de lento crecimiento son los productores de redes alimenticias que incluyen el musgajo, las liebres polares, los caribúes, los zorros árticos, los lobos y osos pardos. Grandes cantidades de aves migratorias anidan aquí en verano.

Solamente la capa superficial del suelo de la tundra se descongela durante el verano. Debajo de ésta se encuentra el **permafrost**, una capa congelada de hasta 500 metros de grosor en algunos lugares. El permafrost congelado actúa como una barrera que previene el drenaje, de tal modo que el suelo por encima queda perpetuamente anegado. Las condiciones anaerobias y frías en este suelo decaen lentamente y los restos orgánicos se pueden acumular. La materia orgánica en el suelo congelado hace de la tundra ártica una de las más grandes reservas de carbono de la Tierra.

Debido al calentamiento global, se ha incrementado la cantidad de suelo congelado que se derrite cada verano. Con las temperaturas más altas, gran parte del hielo y la nieve que de otra manera reflejarían la luz solar está desapareciendo. Como resultado, el suelo oscuro expuesto por primera vez absorbe el calor de los rayos del Sol, lo que provoca aún más derretimiento.

### Tundra alpina

La **tundra alpina** se encuentra en las grandes altitudes a lo largo del mundo (figura 43.23). Incluso en el verano, algunas manchas de nieve persisten en áreas bajo sombra, pero sin permafrost. El suelo alpino está bien drenado, pero es delgado y pobre en nutrientes. Como resultado, la productividad primaria es baja. Pastos, brezales y arbustos de hojas pequeñas crecen en partes donde el suelo se ha acumulado a una profundidad mayor. Estas plantas de lento crecimiento pueden soportar los fuertes vientos que se oponen al crecimiento de los árboles.

**permafrost** Capa de suelo continuamente congelada que se encuentra debajo de la tundra ártica y evita que el agua se drene.

**tundra alpina** Bioma de plantas de crecimiento lento tolerantes al viento adaptadas a condiciones de grandes altitudes.

**tundra ártica** Bioma de las más grandes altitudes del Hemisferio Norte donde plantas bajas tolerantes al frío sobreviven con sólo una breve estación de crecimiento.



Tundra ártica



Figura 43.22 La tundra ártica en verano. El permafrost yace debajo del suelo.



Figura 43.23 Tundra alpina. Plantas resistentes de crecimiento lento a una gran altitud en la cadena montañosa de Cascade en Washington.

### Para repasar en casa ¿Qué es la tundra?

- › La tundra ártica prevalece en las latitudes altas, en donde veranos cortos y fríos se alternan con inviernos largos y fríos.
- › La tundra alpina prevalece en grandes altitudes, en cadenas montañosas en todas las latitudes.

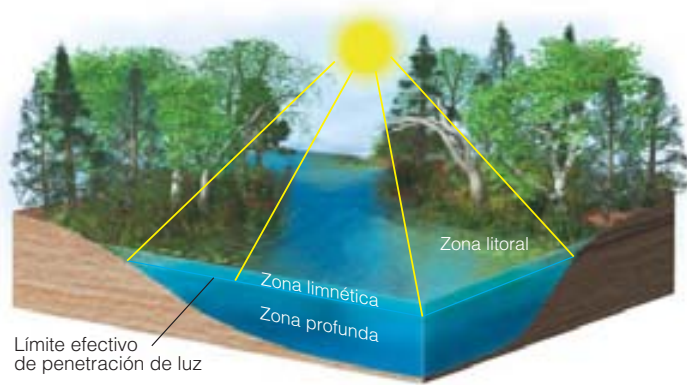
- › Los gradientes de penetración de luz, temperatura y gases disueltos afectan la distribución de la vida en los hábitats acuáticos.
- ◀ Vínculos a Propiedades del agua 2.5, Eutrofización 42.1, Especies indicadoras 41.8

En esta sección, enfocamos nuestra atención en las aguas de la Tierra. Comenzamos con los ecosistemas de agua dulce, seguiremos con las costas y luego nos sumergiremos en los océanos.

### Lagos

Un lago es un cuerpo de agua dulce permanente. Si tiene la suficiente profundidad, tendrá zonas con diferencias en sus características físicas y la composición de especies (figura 43.24). La ribera más cercana es la zona litoral. Aquí, la luz solar penetra hasta el fondo del lago y las plantas acuáticas son los productores primarios. Las aguas abiertas de un lago incluyen una zona limnética superior bien iluminada y una zona profunda donde no penetra la luz. Los productores primarios en la zona limnética son miembros del fitoplancton, un grupo de organismos fotosintéticos que incluye las algas verdes, las diatomeas y las cianobacterias, que sirven de alimento al zooplancton, conformado por minúsculos consumidores, como los copépodos. En la zona profunda no hay suficiente luz para la fotosíntesis, por lo que los consumidores dependen de la comida que se produce en la parte superficial. Los desechos que caen alimentan a los detritívoros y los descomponedores.

**Contenido y sucesión de nutrientes** Al igual que un hábitat en tierra, un lago experimenta sucesión; cambia con el tiempo. Un lago recién formado es oligotrófico: profundo, claro y pobre en nutrientes, con baja productividad primaria (figura 43.25). Con el tiempo, el lago se vuelve eutrófico. La eutrofización se refiere a los procesos naturales o artificiales que enriquecen un cuerpo de agua con nutrientes. Los mayores nutrientes permiten a los productores crecer y la productividad se incrementa.



**Figura 43.24 Animada** Zonificación del lago. La zona litoral de un lago se extiende alrededor de la ribera hasta la profundidad donde las plantas acuáticas enraizadas dejan de crecer. Su zona limnética es el agua abierta donde la luz penetra y tiene lugar la fotosíntesis. Debajo de la zona limnética se encuentra el agua oscura y más fría de la zona profunda.



**Figura 43.25** Un lago oligotrófico. El Lago del Cráter, en Oregon, es un volcán colapsado que se llenó con nieve derretida. Se empezó a llenar hace cerca de 7700 años; desde un punto de vista geológico, es un lago joven.

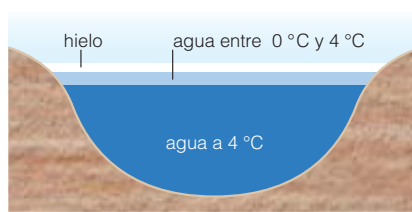
**Cambios estacionales** Los lagos de zonas templadas pasan por cambios estacionales que afectan la productividad primaria. A diferencia de la mayor parte de las sustancias, el agua no es más densa en su estado sólido (hielo). Al enfriarse, su densidad se incrementa hasta que alcanzan los 4 °C. Debajo de esta temperatura, cualquier enfriamiento adicional disminuye la densidad del agua, razón por lo cual el hielo flota en el agua (sección 2.5). En un lago cubierto de hielo, el agua justo por debajo del hielo está cerca de congelarse y en su más baja densidad. El agua más densa (4 °C) se encuentra en el fondo (figura 43.26A).

En la primavera, el viento causa corrientes verticales que llevan a un vuelco de primavera, en el que el agua rica en oxígeno en las capas de la superficie se mueve hacia abajo y el agua rica en nutrientes de las profundidades del lago se mueve hacia arriba (figura 43.26B). Después del vuelco de primavera, los días más largos y la dispersión de nutrientes a través del agua impulsan la productividad primaria.

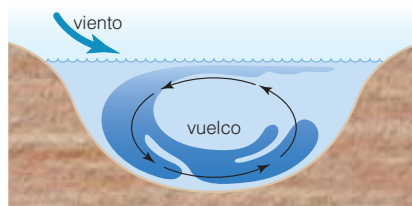
En verano un lago tiene tres capas (figura 43.26C). La capa superior es caliente y rica en oxígeno. Debajo de ella se encuentra la termoclina, una capa delgada donde la temperatura cae rápidamente. Debajo de la termoclina se encuentra el agua más fría. Las aguas superiores e inferiores a cada lado de este límite no se mezclan. Como resultado, los descomponedores consumen el oxígeno disuelto cerca del fondo del lago y los nutrientes en esta zona no pueden escapar a las aguas de la superficie. La escasez de nutrientes limita el crecimiento y la producción declina.

En el otoño, las aguas superiores del lago se enfrían, la termoclina desaparece y tiene lugar un vuelco de otoño (figura 43.26D). El agua rica en oxígeno se mueve hacia abajo mientras el agua rica en nutrientes se mueve hacia arriba. El vuelco en el otoño trae nutrientes a la superficie y favorece un breve arranque de la productividad primaria. Sin embargo, a diferencia del vuelco de primavera, no conduce a una productividad sostenida porque la luz y la temperatura decrecientes hacen más lenta la fotosíntesis. La productividad primaria no alcanzará su máximo otra vez hasta después del próximo vuelco de primavera.

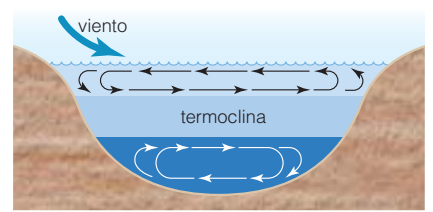
**A** Invierno. El hielo cubre la capa delgada de agua ligeramente más caliente justo debajo. El agua más densa (4 °C) está en el fondo. Los vientos no afectan el agua debajo del hielo, así que hay poca circulación.



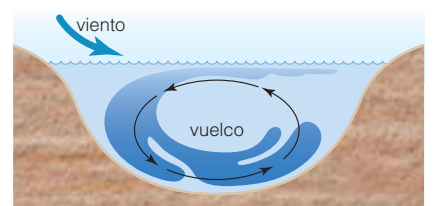
**B** Primavera. El hielo se derrite. El agua superior se calienta a 4 °C y se hunde. Los vientos soplan a lo largo del agua y causan las corrientes que ayudan a volcar el agua y traer hacia arriba los nutrientes del fondo.



**C** Verano. El Sol calienta el agua superior que flota en la termoclina, una capa a través de la cual la temperatura cambia abruptamente. Las aguas de arriba y debajo de la termoclina no se mezclan.



**D** Otoño. El agua superior se enfría y se hunde, y así hace que desaparezca la termoclina. Las corrientes verticales pueden ahora mezclar aguas que habían estado separadas durante el verano.



**Figura 43.26** Cambios estacionales en un lago de zona templada.

## Corrientes y ríos

Los ecosistemas de agua corriente empiezan como manantiales de agua dulce o filtraciones. Al correr hacia abajo, crecen y se juntan. La precipitación pluvial, el derretimiento de nieve, la geografía, la altitud y la sombra que proyectan las plantas afectan el volumen de flujo y temperatura. La composición de las rocas bajo el agua corriente puede afectar las concentraciones de solutos del agua. Ya que el agua en diferentes partes de un río se mueve a diferentes velocidades, contiene diferentes solutos y tiene temperaturas diferentes, la composición de especies de un río varía a lo largo de su longitud (figura 43.27).

## Importancia del oxígeno disuelto

El contenido de oxígeno disuelto en el agua es uno de los factores más importantes que afectan a los organismos acuáticos. Se disuelve más oxígeno en aguas frías que corren más rápido que en agua quieta más caliente. Cuando la temperatura del agua aumenta o el agua se estanca, las especies acuáticas que tienen grandes requerimientos de oxígeno se sofocan.

En los hábitats de agua dulce, las larvas acuáticas de las efemerópteras y las moscas de las piedras son los primeros vertebrados en desaparecer cuando caen los niveles de oxígeno. Estas larvas de insectos son depredadores activos que necesitan mucho oxígeno, así que sirven de especies indicadoras. Los heterótrofos desaparecen también. El declive en la población de invertebrados puede tener efectos en cascada en los peces que se alimentan de ellos. Los peces pueden verse más directamente afectados. La trucha y el salmón son especialmente intolerantes al bajo oxígeno. Las carpas (incluyendo los koi y los peces dorados) se encuentran entre los más tolerantes; sobreviven incluso en estanques tibios ricos en algas y en minúsculas peceras de peces dorados.

Ningún pez puede sobrevivir cuando el contenido de oxígeno del agua cae por debajo de 4 partes por millón. Las sanguijuelas prosperan al desaparecer la mayor parte de los invertebrados com-



**Figura 43.27** Variación en las propiedades a lo largo del río. El agua que fluye (izquierda) conserva menos oxígeno que el agua que se mezcla con aire al correr sobre las rocas (derecha).

petidores. En aguas con las concentraciones de oxígeno más bajas, los anélidos *Tubifex* a menudo son los únicos animales. La gran cantidad de hemoglobina colorea a los gusanos de rojo. La gran afinidad por el oxígeno es una adaptación que permite que estos gusanos se aprovechen de hábitats bajos en oxígeno donde los depredadores y la competencia por comida escasean.

## Para repasar en casa ¿Qué factores afectan la vida en los hábitats de agua dulce?

- Los lagos tienen gradientes de luz, oxígeno disuelto y nutrientes.
- La productividad primaria varía con la edad de un lago y, en zonas templadas, con la estación.
- Los ríos mueven los nutrientes adentro y afuera de los ecosistemas. Las características como la temperatura y el contenido de nutrientes suelen variar a lo largo del río.
- Las especies tienen diferentes requerimientos de oxígeno disuelto. El agua fría de movimiento rápido guarda más oxígeno que el agua caliente y quieta.



- › Cerca de las costas de continentes e islas, las concentraciones de nutrientes albergan algunos de los ecosistemas acuáticos más productivos del mundo.
- ◀ Vínculo a Cadenas alimenticias 42.3

### Humedales costeros

Un **estuario** es una región costera cerrada donde el agua de mar se mezcla con agua dulce rica en nutrientes de ríos y corrientes (figura 43.28A). El flujo de entrada de agua restablece continuamente los nutrientes, por lo que los estuarios son a menudo muy productivos. Los productores primarios incluyen algas y otro tipo de fitoplancton, junto con plantas que toleran inmersión en marea alta. Las cadenas alimenticias detriticas predominan. Los estuarios son viveros marinos; muchas larvas y jóvenes peces e invertebrados viven en ellos.

En las llanuras de marea en latitudes tropicales se encuentran manglares ricos en nutrientes. Los manglares son plantas leñosas tolerantes a la sal que viven en zonas resguardadas a lo largo de costas tropicales. Las plantas tienen raíces epífitas que se extienden desde los troncos (figura 43.28B). Las células especializadas en la superficie de algunas raíces permiten el intercambio de gases.

### Riberas rocosas y arenosas

Los organismos que viven a lo largo de las riberas del océano se adaptan para soportar la fuerza de las olas y los constantes cambios de oleaje. Muchas especies se encuentran bajo el agua durante la marea alta, pero se exponen al aire cuando la marea baja.

La altura varía en un ciclo de aproximadamente un mes como resultado de la posición de la Luna y la Tierra. Los biólogos dividen un litoral en tres zonas (figura 43.29). La zona litoral *superior* se encuentra sumergida sólo en la marea más alta de un ciclo lunar.

Aloja el menor número de especies. La zona litoral *media* está sumergida durante la marea regular más alta y expuesta en la marea más baja. La zona litoral *inferior*, expuesta sólo durante la marea más baja del ciclo lunar, alberga la más diversa colección de especies.

A lo largo de las riberas rocosas, donde las olas evitan que los desechos se acumulen, las algas que se adhieren a las rocas son los productores en cadenas alimenticias de

litoral superior de la zona intermareal; sumergido sólo en la marea más alta del ciclo lunar

litoral medio; sumergido en cada marea regular más alta y expuesto en la marea más baja

litoral inferior; expuesto sólo en la marea baja del ciclo lunar



**Figura 43.29** Zonificación vertical en la zona intermareal.

**estuario** Ecosistema altamente productivo donde el agua rica en nutrientes de un río se mezcla con el agua de mar.



**A** Marismas de Carolina del Sur dominadas por hierbas halófilas (*Spartina*).



**B** Humedal de manglar en Florida.

**Figura 43.28** Dos tipos de humedales costeros.

herbívoros. En contraste, las olas que continuamente reposicionan los sedimentos no fijados a lo largo de las riberas arenosas dificultan que las algas se arraiguen. Aquí, las cadenas alimenticias detriticas comienzan con restos orgánicos de la tierra o fuera de la ribera.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son algunos de los ecosistemas costeros?

- › Los estuarios son zonas altamente productivas donde se juntan el agua dulce y el agua de mar.
- › Los manglares se forman a lo largo de las llanuras de marea tropicales.
- › Las cadenas alimenticias de herbívoros predominan en riberas rocosas y las cadenas alimenticias detriticas en las riberas arenosas.

## 43.13 Arrecifes de coral

- › Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos muy diversos y muy amenazados.
- ◀ Vínculo a Corales 23.5

Los **arrecifes de coral** son formaciones resistentes a las olas que están hechos principalmente del carbonato de calcio secretado por generaciones de pólipos de coral. Los corales que forman el arrecife suelen hallarse en aguas poco profundas, claras y cálidas entre 25° norte y 25° sur de latitud. Alrededor de 75 por ciento de todos los arrecifes de coral se encuentran en los océanos Índico y Pacífico. Un arrecife sano es el hogar de los corales vivos y de un número enorme de otras especies (figura 43.30). Los biólogos estiman que cerca de una cuarta parte de todas las especies de peces marinos se asocian con los arrecifes de coral.

El más grande arrecife, la Gran Barrera de Coral en Australia, corre paralelo a Queensland en un área de 2500 kilómetros y es el mayor ejemplo de arquitectura biológica. Los científicos estiman que empezó a formarse aproximadamente hace 600 000 años. Hoy es una cadena de arrecifes de 150 kilómetros. La Gran Barrera de Coral aloja a cerca de 500 especies de coral, 3000 especies de peces, 1000 tipos de moluscos y 40 tipos de serpientes marinas.

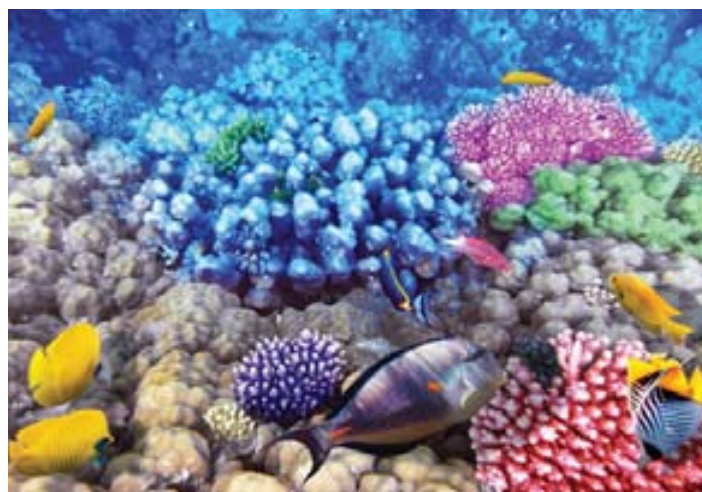
Los dinoflagelados fotosintéticos viven como simbiosis dentro de los tejidos de todos los corales que forman el arrecife (sección 23.5). Los dinoflagelados encuentran protección en los tejidos del coral y proporcionan al pólipo de coral el oxígeno y los azúcares de los que depende. Cuando se estresan, los pólipos de coral expulsan a los dinoflagelados. Ya que los dinoflagelados le dan su color, el coral se vuelve blanco al expulsar a estos protistas, un suceso que se conoce como **blanqueamiento del coral**. Cuando un coral se estresa por un largo periodo, la población de dinoflagelados en los tejidos de un coral no puede renovarse, el coral muere y deja sólo sus partes blanqueadas (figura 43.31).

La incidencia de sucesos de blanqueamiento de coral se ha incrementado. Probablemente esto se deba al aumento de la temperatura y el nivel del mar asociado con el cambio climático global. La gente también estresa a los arrecifes al descargar aguas negras y otros contaminantes en las aguas costeras, al causar erosión que enturbia el agua con sedimentos y al realizar prácticas de pesca destructivas. Las redes de pesca rompen las piezas de coral. Algunos pescadores que esperan capturar peces del arrecife para el mercado de mascotas usan explosivos o cianuro sódico para aturdir a los peces y destruyen los corales en el proceso. Ciertas especies invasoras también amenazan a los arrecifes. Los arrecifes hawaianos se ven amenazados por algas exóticas, incluyendo algunas especies importadas para cultivo durante la década de 1970.

Los ataques a los corales tienen un alto costo. Por ejemplo, en la región Indo-Pacífico, el centro global de la diversidad de arrecifes, perdió alrededor de 3000 kilómetros cuadrados

---

**arrecife de coral** Ecosistema marino muy diverso que se centra en los arrecifes formados por coral vivo que secreta carbonato de calcio.  
**blanqueamiento de coral** Sucede cuando el coral pierde a sus dinoflagelados fotosintéticos en respuesta al estrés y se decolora.



**Figura 43.30** Arrecife de coral sano cerca de Fiji. El coral recibe su color de los pigmentos de los dinoflagelados simbióticos que viven en sus tejidos y les proporcionan azúcares.



**Figura 43.31** Arrecife "blanqueado" cerca de Australia. Los esqueletos de coral que se muestran aquí pertenecen en su mayoría al cuerno de ciervo (*Acropora*), un género que suele presentar blanqueamiento de coral.

### Para repasar en casa ¿Qué son los arrecifes de coral, cómo se encuentran amenazados y por qué la pérdida de coral debe preocuparnos?

- › Los arrecifes de coral se forman por la acción de coral vivo que deposita un esqueleto de carbonato de calcio. Los dinoflagelados fotosintéticos en los tejidos del coral son necesarios para la supervivencia del coral.
- › El aumento en la temperatura del agua, los contaminantes, la pesca y la presencia de especies exóticas contribuyen a la pérdida del arrecife.
- › La disminución de los arrecifes de coral afectará a la gran cantidad de peces y especies de invertebrados que se alojan en o cerca de los arrecifes.



- › Desde sus aguas superiores iluminadas hasta los respiraderos hidrotermales en su lecho profundo y oscuro, el océano está lleno de vida.
- ◀ Vínculo a Modos de nutrición 19.5

Como en el agua dulce, los gradientes de luz y temperatura afectan la distribución de la vida marina. Dividimos el océano en dos regiones: zona pelágica y zona bentónica (figura 43.32).

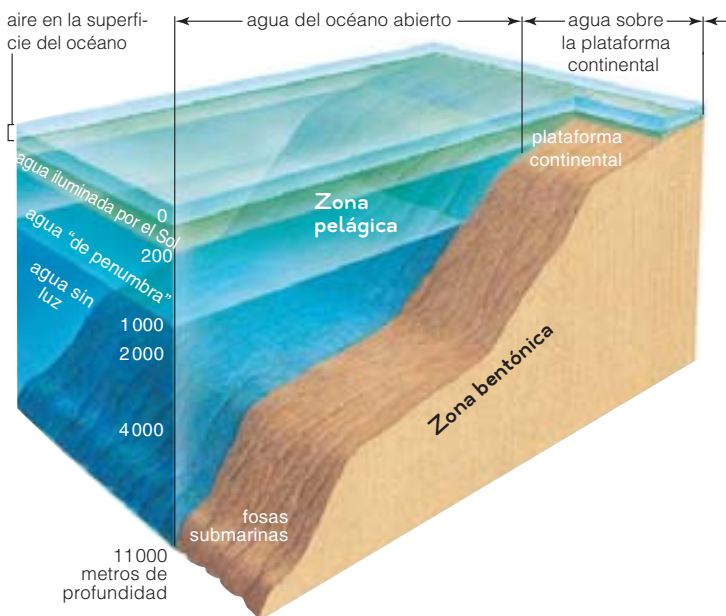
### Zona pelágica

Las aguas abiertas del océano son la **zona pelágica**. Esta zona incluye el agua sobre las plataformas continentales y las aguas más extensas lejos de las costas. En las aguas superiores iluminadas, el fitoplancton contiene algas unicelulares y bacterias que son los productores primarios; predominan las cadenas alimenticias de herbívoros.

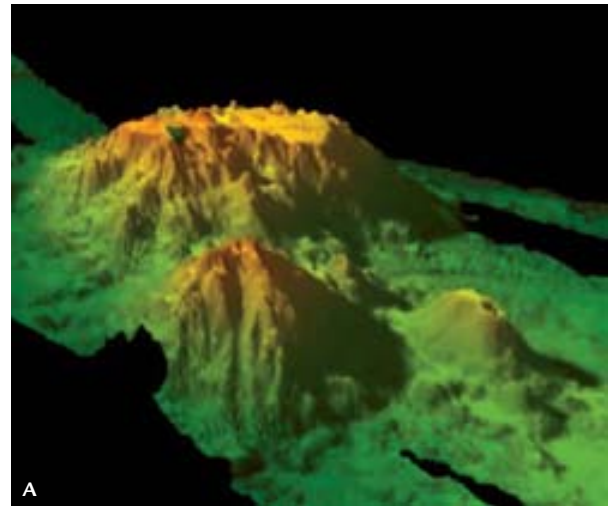
Dependiendo de la región, la luz puede penetrar hasta 1000 metros debajo de la superficie del mar. Debajo de eso, los organismos viven en total oscuridad y la materia orgánica que cae desde arriba sirve de base de las cadenas alimenticias detríticas.

### Zona bentónica

La **zona bentónica** consiste en el lecho del océano, sus rocas y sedimentos. La riqueza de especies es mayor en las plataformas continentales (los bordes sumergidos de los continentes). La zona bentónica también incluye regiones inexploradas ricas en especies, como los montes submarinos y las regiones alrededor de las aberturas hidrotermales.



**Figura 43.32 Animada** Zonas oceánicas. Las dimensiones de las zonas no están a escala.



**Figura 43.33** Montes submarinos. **A** Modelo por computadora de tres montes submarinos en el lecho marino fuera de la costa de Alaska. El monte submarino Patton, al fondo, tiene 3.6 kilómetros de altura.



**B** Anémona atrapamoscas del monte submarino Davidson cerca de la costa de California.

Los **montes submarinos** son montañas bajo el agua que se elevan 1000 metros o más, pero que están bajo la superficie marina (figura 43.33A). Atraen gran cantidad de peces y alojan a muchos invertebrados marinos (figura 43.33B). Como las islas, los montes submarinos suelen albergar especies que evolucionaron ahí y que no se encuentran en ninguna otra parte.

La abundancia de vida en los montes submarinos los hace atractivos para los barcos pesqueros. Los peces y otros organismos suelen ser capturados por las redes de arrastre, una técnica de pesca en la que una gran red se arrastra a lo largo del lecho marino y captura todo a su paso. El proceso es ecológicamente devastador: las zonas que la sufren se quedan sin vida y el cieno revuelto por las redes gigantes con lastre sofoca a los animales que se alimentan por filtración en las zonas adyacentes.

**respiradero hidrotermal** Lugar donde las aguas calientes y ricas en minerales salen de una abertura submarina en la corteza terrestre.

**monte submarino** Montaña debajo del mar.

**zona bentónica** Sedimentos y rocas del océano.

**zona pelágica** Aguas del océano.





**Figura 43.34** Habitantes de un respiradero hidrotermal. Los gusanos tubulares (anélidos) y los cangrejos se encuentran entre los consumidores. Los productores son las bacterias quimioautótrofas y las arqueas.

En los **respiraderos hidrotermales**, es expulsada agua súpercaliente y rica en minerales disueltos desde una abertura en el lecho oceánico. El agua es agua salada que se filtró en las aberturas del lecho marino en los márgenes de las placas tectónicas y se calentó mediante energía geotérmica. Los minerales se asientan y forman grandes depósitos donde esta agua enriquecida se combina con el agua fría de la profundidad del océano. Las bacterias quimioautótrofas y las arqueas que obtienen energía removiendo electrones de los minerales son los productores primarios de las redes alimenticias que incluyen diversos invertebrados, entre ellos grandes cantidades de anélidos (**figura 43.34**).

### Para repasar en casa ¿Qué factores dan forma a las comunidades marinas?

- › En las aguas superiores de la zona pelágica, la fotosíntesis sostiene las cadenas alimenticias de herbívoros. En las aguas más oscuras y profundas de esta zona, los organismos se alimentan principalmente de desechos que caen desde arriba.
- › La zona bentónica tiene bolsas de alta diversidad de especies en las montañas debajo del mar (montes submarinos) y cerca de aberturas hidrotermales. Un ecosistema de aberturas hidrotermales no funciona con energía solar; los productores son quimioautótrofos en lugar de fotoautótrofos.

## Efectos de El Niño (una vez más)

El fenómeno de El Niño puede tener efectos sorprendentes. Por ejemplo, puede incrementar el número de casos de cólera. Durante El Niño de 1997-1998, se reportaron 30 000 casos de cólera sólo en Perú, mientras que entre enero y agosto de 1997 sólo se habían presentado 60 casos.

La bacteria *Vibrio cholerae*, que se muestra a la derecha, causa el cólera. El principal síntoma es la diarrea grave. Durante un brote de cólera, las heces contaminadas con bacterias a menudo penetran en el suministro de agua. La gente que bebe o lava comida con agua contaminada se infecta.



La bióloga marina Rita Caldwell entendió cómo un cambio en la temperatura del océano puede afectar la incidencia del cólera en los humanos. Caldwell descubrió que los copépodos, un tipo de pequeños crustáceos, sirven como una reserva de bacterias causantes de cólera entre los brotes de la enfermedad. Durante una manifestación de El Niño, el aumento de la temperatura de las aguas superficiales causa un aumento del fitoplancton que sirve de alimento a los copépodos, de modo que aumenta el número de copépodos portadores de la enfermedad. Cuando Caldwell analizó los registros de la temperatura del agua de la superficie y los brotes de cólera en la Bahía de Bengala, observó que los reportes de cólera se elevaban entre cuatro y seis semanas después de un incremento en la temperatura del agua. Caldwell continúa investigando cómo el ambiente modifica la incidencia de cólera. También investiga los métodos simples y baratos que la gente puede usar para evitar la enfermedad (**figura 43.35**).



**Figura 43.35** Rita Caldwell examina el agua filtrada y no filtrada. Caldwell recomendó a las mujeres de Bangladesh que usaran tela de sari como filtro para remover los copépodos que portan la enfermedad. Los copépodos hospederos son demasiado grandes para pasar a través de la delgada tela que puede enjuagarse en agua limpia, secarse al Sol y usarse otra vez. Este método simple y barato ha disminuido a la mitad los brotes de cólera.

**¿Cómo votarías?** ¿Es una buena inversión destinar fondos gubernamentales para investigar el fenómeno de El Niño y otros ciclos climáticos de largo plazo? Para más detalles, visita [CengageNow\\*](https://www.cengage.com) y vota en línea ([west.cengage.com](https://www.west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Resumen



**Sección 43.1** La interacción entre los mares y aire de la Tierra, como cuando se calientan y enfrían los océanos durante El Niño y La Niña, afectan el clima a través de la **biosfera**. Tales sucesos alteran las corrientes del océano y los patrones de precipitación pluvial que influyen en la producción primaria y, por lo tanto, afectan las comunidades biológicas.



**Secciones 43.2, 43.3** Los patrones de circulación del aire afectan el **clima** y la distribución de comunidades en el planeta. Los patrones se ponen en movimiento cuando la luz del Sol calienta las regiones tropicales más que las latitudes altas. Las corrientes del océano distribuyen energía calorífica en todo el mundo e influyen en los patrones del clima. La interacción entre corrientes del océano, corrientes de aire y accidentes geográficos determina dónde ocurren fenómenos regionales como las **sombras pluviales** y los **monzones**.

del océano distribuyen energía calorífica en todo el mundo e influyen en los patrones del clima. La interacción entre corrientes del océano, corrientes de aire y accidentes geográficos determina dónde ocurren fenómenos regionales como las **sombras pluviales** y los **monzones**.



**Sección 43.4** Los **biomas** son zonas discontinuas caracterizadas por un tipo particular de vegetación. Las diferencias en el clima, la elevación y las propiedades del suelo afectan la distribución de los biomas.



**Secciones 43.5 - 43.7** Los **desiertos** se forman alrededor de los 30° de latitud norte y sur y en sombras pluviales. Las **praderas**, dominadas por plantas adaptadas a los incendios y a los herbívoros, se forman en zonas continentales de latitud media

que presentan cierta humedad. El **chaparral** de arbustos adaptado a los incendios es común en California y otras regiones costeras con veranos secos y calientes e inviernos húmedos y fríos.



**Sección 43.8** Los árboles de hojas anchas son angiospermas. Los de los **bosques caducifolios templados** pierden sus hojas al mismo tiempo, justo antes de un invierno frío que interrumpe su crecimiento. Los árboles de hojas anchas en

las **selvas tropicales lluviosas** pueden crecer todo el año y estos bosques altamente productivos albergan un gran número de especies.



**Secciones 43.9, 43.10** Las coníferas soportan el frío y la sequía mejor que los árboles de hojas anchas y dominan los **bosques boreales** de altas latitudes del Hemisferio Norte. Más al norte en este hemisferio, la **tundra ártica** cubre el **permafrost**. La **tundra alpina** aparece en mayores altitudes.

la **tundra alpina** aparece en mayores altitudes.



**Sección 43.11** Los lagos experimentan sucesión y con el tiempo se hacen más ricos en nutrientes. En los lagos de zonas templadas, la variación estacional en los patrones de circulación del agua afecta la productividad. Las propiedades de un río varían a lo largo del mismo. El agua fría de rápido movimiento es la que retiene más oxígeno.



**Secciones 43.12, 43.13** El agua dulce rica en nutriente se mezcla con agua salada en un **estuario**. En las regiones tropicales, los manglares se forman en las llanuras de marea. A lo largo de las riberas rocosas, las algas forman la base de las cadenas

alimenticias de herbívoros. En riberas arenosas, predominan las cadenas alimenticias detríticas. Todas las zonas intermareales presentan zonificación vertical, con la mayor diversidad en la región sumergida expuesta sólo durante las mareas más bajas.

Los esqueletos de pólipos de coral de carbonato de calcio acumulados forman los **arrecifes de coral** en mares tropicales poco profundos, en particular en el océano Indo-Pacífico. Muchas especies marinas se asocian con los arrecifes. Cuando se estresa, un coral puede expulsar a sus simbiontes fotosintéticos, provocando el llamado **blanqueamiento de coral**.



**Sección 43.14** La vida existe a todo lo largo del océano. En la **zona pelágica**, la diversidad es mayor en las aguas iluminadas, donde predominan las cadenas alimenticias de herbívoros. Los desechos forman la base de las cadenas alimenticias en aguas más oscuras y profundas. Los **montes submarinos** son regiones de enorme diversidad en la **zona bentónica**. En las **aberturas hidrotermales**, las bacterias quimioautótrofas y las arqueas son los productores; obtienen energía del agua salada rica en minerales expulsada por los respiraderos hidrotermales.

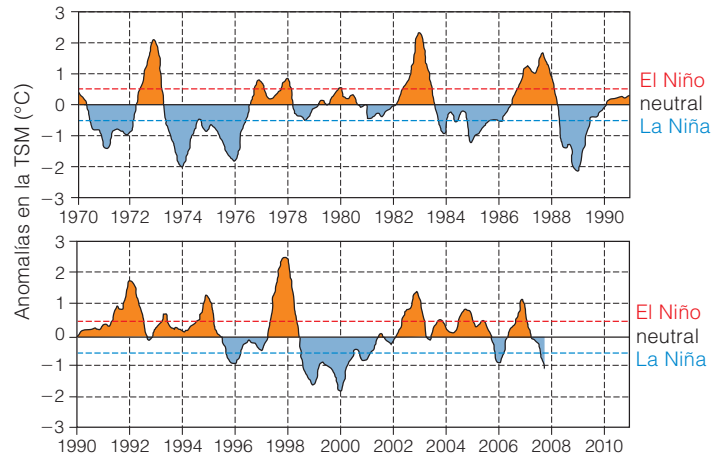
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- El Hemisferio Norte está más inclinado hacia el Sol en \_\_\_\_\_.  
a. primavera    b. verano    c. otoño    d. invierno
- ¿Qué latitud tendrá más horas de luz del día en el solsticio de verano?  
a. 0° (el ecuador)    c. 45° norte  
b. 30° norte    d. 60° norte
- El aire caliente \_\_\_\_\_ y contiene \_\_\_\_\_ agua que el aire frío.  
a. desciende; menos    c. desciende; más  
b. se eleva; menos    d. se eleva; más
- Una sombra pluvial es una disminución en la precipitación pluvial \_\_\_\_\_.  
a. tierra adentro en una cadena montañosa costera  
b. durante El Niño  
c. que resulta del calentamiento global
- La corriente del Golfo es una corriente que fluye \_\_\_\_\_ a lo largo de la costa este de Estados Unidos.  
a. de norte a sur    b. de sur a norte
- \_\_\_\_\_ tienen una capa profunda de tierra vegetal rica en humus.  
a. Los desiertos    c. Las selvas tropicales  
b. Las praderas    d. Los montes submarinos
- La distribución de los biomas depende \_\_\_\_\_.  
a. del clima    c. de los suelos  
b. de la elevación    d. todas las anteriores
- Las praderas se encuentran más a menudo \_\_\_\_\_.  
a. a 30° norte y sur    c. en el interior de los continentes  
b. a grandes altitudes    d. todas las anteriores
- El permafrost se encuentra debajo de \_\_\_\_\_.  
a. la tundra ártica    c. el bosque boreal  
b. la tundra alpina    d. todas las anteriores
- El agua caliente quieta contiene \_\_\_\_\_ oxígeno que el agua fría en rápido movimiento.

## Actividades de análisis de datos

**Temperaturas cambiantes del mar** En un esfuerzo para predecir El Niño o La Niña en el futuro próximo, la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos recaba información sobre la temperatura de la superficie del mar (TSM) y las condiciones atmosféricas. Los científicos comparan los promedios mensuales de temperatura en la parte del ecuador oriental del océano Pacífico con datos históricos y calculan la diferencia (grados de anomalía) para ver si se están desarrollando las condiciones de El Niño, La Niña o condiciones neutrales. El Niño es un aumento en la TSM por encima de los 0.5 °C. La Niña es un descenso en la misma proporción. La **figura 43.36** muestra datos en un periodo de cerca de 39 años.

1. ¿Cuándo ocurre la mayor desviación positiva de temperatura en este periodo?
2. ¿Qué tipo de suceso, si lo hubo, ocurrió durante el invierno de 1982-1983? ¿Y durante el invierno del 2001-2002?
3. Durante La Niña cayó menos lluvia de lo normal en el oeste y el sureste de Estados Unidos. En el intervalo de tiempo que se muestra, ¿cuál fue el intervalo más largo sin La Niña?
4. ¿Qué tipo de condiciones tuvieron lugar en el otoño del 2007 cuando California sufrió incendios graves?



**Figura 43.36** Anomalías en la temperatura de superficie del mar (diferencias de la media histórica) en la parte del ecuador oriental del océano Pacífico. Un aumento por encima de la línea roja de rayas es El Niño, un declive debajo de la línea azul es La Niña.

11. Las bacterias quimioautótrofas y las arqueas son los productores primarios de las cadenas alimenticias \_\_\_\_\_.
  - a. en los manglares
  - b. en los montes submarinos
  - c. en los arrecifes de coral
  - d. en los respiraderos hidrotermales
12. Los corales se apoyan en \_\_\_\_\_ simbióticas para aprovechar sus azúcares.
  - a. los hongos
  - b. las bacterias
  - c. los dinoflagelados
  - d. las algas verdes
13. ¿Cuál bioma limita con los bosques boreales?
  - a. la sabana
  - b. la taiga
  - c. la tundra
  - d. el chaparral
14. Ciertas especies no relacionadas que viven en áreas geográficamente separadas de un bioma puede asemejarse como resultado de \_\_\_\_\_.
  - a. la interacción competitiva
  - b. la convergencia morfológica
  - c. la divergencia morfológica
  - d. la coevolución
15. Relaciona las columnas con la descripción más adecuada.

___ tundra	a. bosque de frondosas cerca del ecuador
___ chaparral	b. parcialmente rodeado de agua; se mezclan el agua salada y el agua dulce
___ desierto	c. pradera africana con árboles
___ sabana	d. plantas de bajo crecimiento en grandes elevaciones o latitudes
___ estuario	e. matorrales secos
___ bosque boreal	f. en 30° de latitud norte y sur
___ pradera	g. agua sobrecalentada y rica en minerales que sustenta comunidades
___ bosque tropical	h. dominan las coníferas
___ respiraderos hidrotermales	i. praderas de Norteamérica

Preguntas adicionales disponibles en CENGAGENOW\*.

## Pensamiento crítico

1. El 26 de abril 1986, ocurrió un accidente en la planta nuclear de Chernobyl en Ucrania. El combustible nuclear se quemó por casi 10 días y liberó 400 veces más material radiactivo que la bomba atómica que cayó sobre Hiroshima. Los vientos llevaron la lluvia radiactiva por todo el mundo. En 1988, la tasa de anomalías tiroideas en niños que vivían en dirección del viento desde ese sitio fue casi siete veces más alta que en los niños que vivían en dirección opuesta al viento; su glándula tiroidea concentró los radioisótopos de yodo. Chernobyl se encuentra a 51° de latitud norte. ¿En qué dirección llevaron la lluvia radiactiva los principales vientos después del accidente?
2. A los dueños de vehículos recreativos todoterreno les gustaría tener mayor acceso a los desiertos controlados por el estado en esta zona. Algunos argumentan que es el lugar perfecto para quienes gustan de los todoterreno porque dicen que ya no hay ningún peligro con la radiactividad. ¿Estás de acuerdo?
3. A Rita Caldwell, la científica que descubrió por qué aumentaban los brotes de cólera durante El Niño, le preocupa que el cambio climático global pueda incrementar la incidencia de la enfermedad. ¿Cuál efecto del calentamiento global puede causar un incremento en los brotes de cólera?

Animaciones e interacciones en CENGAGENOW\*:

► Inclinación y estaciones de la Tierra; Patrones de circulación del aire; Principales corrientes oceánicas; Efecto de sombras pluviales; Brisas costeras; Distribución de los biomas; Zonas oceánicas.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.





◀ Vínculos a conceptos anteriores

## Conceptos clave

Este capítulo considera las causas de la extinción en masa actual (sección 16.1) a la luz del crecimiento demográfico (40.7). Volvemos a abordar los efectos de la introducción de especies (41.8), deforestación (21.1, 43.8), blanqueamiento de coral (43.13) y contaminación por mercurio (2.1). Usarás tu conocimiento del pH (2.6), la capa de ozono (18.5), la nutrición de plantas (26.2), los niveles tróficos (42.3) y los ciclos de agua y de nutrientes (42.7-42.9).



### Crisis debida a la extinción

La extinción es un proceso natural, pero las actividades humanas han incrementado la frecuencia de extinciones. Las especies se extinguen cuando se ven afectadas negativamente por la destrucción, la degradación y la fragmentación del hábitat. No se conoce por completo la magnitud de las especies perdidas.



### Usos dañinos de la tierra

El uso agrícola de los pastizales y talar bosques puede tener efectos de largo plazo y amplia distribución. La pérdida de plantas permite la erosión del suelo, eleva la temperatura del suelo y afecta los patrones de precipitación pluvial de modo que dificultan restaurar la cubierta de plantas.

# 44 Efectos humanos sobre la biosfera

## 44.1 Un largo tramo

Empezamos este libro con la historia de biólogos que se aventuran en un bosque remoto en Nueva Guinea y su entusiasmo al descubrir muchas especies antes desconocidas (sección 1.1). En la parte más extrema del mundo, un submarino de Estados Unidos salió a la superficie en aguas del Ártico y descubrieron osos polares en el mar cubierto de hielo. Los osos polares estaban cerca de 455 kilómetros del Polo Norte y 805 kilómetros de la tierra firme más cercana (figura 44.1).

Incluso regiones tan remotas no están fuera del alcance de los exploradores humanos —ni de la influencia humana. Ya sabes que la temperatura de la atmósfera de la Tierra y los mares está aumentando. En el Ártico, temperaturas inusualmente altas afectan el ciclo estacional de la formación y derretimiento del hielo del mar. En años recientes, el hielo del mar ha empezado a adelgazarse y a romperse más pronto en la primavera y a formarse más tarde en el otoño. Una disminución de la persistencia del hielo del mar es mala noticia para los osos polares. Ellos sólo pueden alcanzar sus presas, las focas, viajando sobre el hielo. Un periodo más largo libre de hielo significa menos tiempo para alimentarse para los osos. Además, un derretimiento más temprano de hielo estacional incrementa el riesgo de que los osos polares que cazan lejos se pierdan y no puedan regresar a tierra firme antes de que el hielo se descongele.

Los osos polares enfrentan otros peligros también, pues ellos son depredadores superiores, y sus tejidos contienen una sorprendente cantidad de mercurio y pesticidas orgánicos. Los contaminantes se introdujeron al agua y al aire muy lejos, y en regiones más templadas. Los vientos y las corrientes del mar los llevaron a las regiones polares. Los contaminantes también viajan hacia el norte en los tejidos de animales migratorios como las aves marinas que pasan el invierno en regiones templadas y anidan en el Ártico.

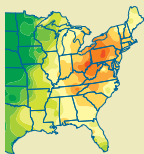
En lugares menos remotos que el Ártico, las actividades humanas tienen un efecto más directo. Al cubrir más y más del mundo con nuestras casas, fábricas y granjas, reducimos el hábitat adecuado para otras especies y también ponemos en riesgo a las especies, compitiendo con ellas por recursos, explotándolas en exceso debido al consumo e introduciendo competidores no nativos o especies exóticas.



**Figura 44.1** Osos polares en el hielo. *Página anterior*, un oso polar inspecciona un submarino que emergió a la superficie en las aguas cubiertas de hielo del Ártico.

Sería presuntuoso pensar que sólo nosotros hemos tenido un profundo impacto en el mundo vivo. Desde el Proterozoico, las células fotosintéticas cambiaron irremediamente el curso de la evolución, enriqueciendo la atmósfera con oxígeno. A lo largo de la existencia de la vida, el éxito evolutivo de algunos grupos aseguró la decadencia de otros. La novedad es el creciente ritmo de cambio y la capacidad de nuestra especie para reconocer y modificar nuestro papel incrementando el ritmo de este cambio.

Hace un siglo los recursos físicos y biológicos de la Tierra parecían incabables. Ahora sabemos que muchas prácticas iniciadas cuando los humanos ignoraban cómo operaban los sistemas naturales han causado un gran daño a la atmósfera. La tasa de extinciones de especies va en aumento y muchos de los tipos de biomas están amenazados. Tales cambios, los métodos que los científicos usan para documentarlos y la manera en que los enfrentamos, son el tema de este capítulo.



### Efectos de los contaminantes

Algunos contaminantes caen a la tierra como lluvia ácida que puede dañar las comunidades acuáticas y los suelos.

Otros contaminantes alteran el metabolismo cuando se acumulan en altas concentraciones en los cuerpos de animales; otros más dañan la capa protectora de ozono o contribuyen al cambio climático global.



### Conservación de la biodiversidad

La biodiversidad de la Tierra es producto de miles de millones de años de evolución, y nuestro bienestar depende de

sostenarla. Los biólogos de conservación ayudan a priorizar qué zonas proteger primero al evaluar cuáles son las más amenazadas y de mayor biodiversidad.



### Reducción del impacto negativo

La extracción de combustible y otros recursos daña el medio ambiente. Las acciones individuales que minimizan el uso de

recursos y energía pueden ayudar a reducir la amenaza a la salud del planeta y a la biodiversidad.



- › La extinción es un proceso natural, pero las actividades humanas están incrementando la rapidez con la que las especies desaparecen.
- ◀ Vínculos a Extinción en masa 16.1, Declive de la población de bacalao 40.6, Crecimiento de la población humana 40.7, Interacciones de especies e introducciones 41.8, Ciclo del nitrógeno 42.9

El creciente tamaño de la población humana y la industrialización en aumento tienen efectos de amplia distribución en la biosfera. Empezamos hablando de los efectos en especies individuales y luego pasaremos a efectos más amplios.

### Especies amenazadas y en peligro

La extinción, lo mismo que la especiación, es un proceso natural. Las especies prosperan y se extinguen de manera continua. La tasa de extinción se eleva drásticamente durante una extinción en masa cuando muchos tipos de organismos en muchos hábitats diferentes se extinguen en un periodo relativamente breve. Estamos ahora en medio de tal suceso. A diferencia de las anteriores extinciones en masa, ésta no surge de alguna catástrofe natural, como el impacto de un asteroide. Esta extinción en masa es el resultado del éxito de una sola especie —los humanos— y sus efectos en la Tierra.

Una **especie en peligro** es aquella que enfrenta la extinción en todas o en algunas partes donde habita. Una **especie amenazada** es la que probablemente estará en peligro en un futuro cercano. Recuerda que no todas las especies raras están amenazadas o en peligro. Algunas especies siempre han sido poco comunes. Se considera una especie en peligro cuando una o más de sus poblaciones han disminuido o están declinando.

### Causas de la disminución de especies

Cuando los colonos europeos llegaron por primera vez a Norteamérica, encontraron entre 3 mil millones y 5 mil millones de palomas migratorias. En el siglo XIX, la caza comercial causó una disminución abrupta en el número de aves. La última vez que alguien vio una paloma migratoria libre fue en 1900 —y le disparó. La última ave en cautiverio murió en 1914.

Seguimos sobreexplotando las especies. La caída de la población de bacalao del Atlántico, descrita en la sección 40.6, es un ejemplo reciente. Otro es la historia del abulón blanco, un molusco gasterópodo típico de los bosques de algas marinas de las costas de California (figura 44.2A). La intensa explotación de esta especie durante la década de 1970 redujo la población a cerca de 1 por ciento de su tamaño original. En el 2001 se convirtió en el primer invertebrado en la lista de especies en peligro del Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos. A pesar de que hay todavía algunos abulones silvestres, la densidad de población es demasiado baja para una reproducción eficaz. La única esperanza de la especie es un programa de cría en cautiverio. Si este programa tiene éxito, los individuos podrán reintroducirse en sus ambientes naturales.

La sobreexplotación reduce directamente el tamaño de la población, pero también afectamos a las especies mediante



A Abulón blanco

B Panda

**Figura 44.2** Algunas especies amenazadas o en peligro. Para aprender sobre otras, visita la página web de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés): [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)

la alteración de sus hábitats. Cada especie requiere un tipo específico de hábitat, y cualquier degradación, fragmentación o destrucción de ese hábitat reduce la cantidad de población.

Una **especie endémica**, que se confina a la zona limitada en la que se desarrolló, tiene más probabilidad de extinguirse que una especie con amplia distribución. Por ejemplo, los pandas gigantes son endémicos de los bosques de bambú de China (figura 44.2B). Al elevarse la población humana de China, el bambú se cortó para su uso como material de construcción y para dejar espacio para las granjas. Conforme fueron desapareciendo los bosques de bambú, también lo hicieron los pandas. Su número, que quizá alguna vez haya alcanzado los 100 000 ha caído a alrededor de 1000 en libertad.

De manera similar, la tala de bosques en el sureste de Estados Unidos redujo el número de pájaros carpinteros reales endémicos de esos bosques (figura 44.2C). Estos pájaros se consideran en peligro, pero quizá ya estén extintos. Otras especies en peligro por la tala de su hábitat incluyen la rana arlequín de Costa Rica (figura 44.2D) y los gorilas del Congo (figura 44.2E).

La pérdida de hábitat también afecta a las plantas. El arar las praderas de Norteamérica amenaza a las orquídeas *Platanthera praeclara* (figura 44.2F). La destrucción de la selva tropical de Indonesia ha colocado a todas las especies de *Rafflesia*, las plantas con las flores más grandes del mundo, en la lista de especies en peligro (figura 44.2G).

Las actividades humanas que no destruyen pero sí degradan los hábitats también ponen en peligro a las especies. Las salamandras ciegas de Texas (figura 44.2H) se encuentran entre las especies endémicas del acuífero Edwards, una serie de formaciones subterráneas de piedra caliza llenas de agua. La extracción excesiva y la contaminación del agua amenazan a las especies en el acuífero. De manera similar, los desarrollos en playas interfieren con la reproducción de las tortugas marinas, como las tortugas laúd, que desovan en estas costas (figura 44.2I). Un último ejemplo: los manatíes (figura 44.2J) de las aguas de Florida son lastimados por las hélices de los botes de motor y quedan atrapados en los sedales de pesca.

La introducción accidental o deliberada de especies también puede amenazar a otras (sección 41.8). Las ratas que llegan a las islas como polizontes de barcos atacan y ponen en peligro muchas aves que anidan en el suelo y que se desarrollaron en la ausencia

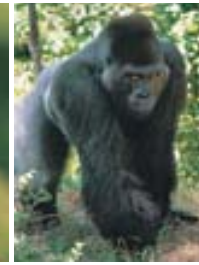




C Carpintero real



D Rana arlequín



E Gorila



F *Platanthera praeclara*



G *Rafflesia*



H Salamandra ciega de Texas



I Tortuga laúd



J Manatí



K Chinche koa

de depredadores terrestres que comen huevos. Las especies exóticas también causan problemas al competir y ganar a las especies nativas. Cuando la trucha común europea y la trucha de arroyo se introdujeron en las corrientes montañosas de California para la pesca deportiva, disminuyó la población de la trucha dorada nativa.

La chinche koa, *Coleotichus blackburnia* (figura 44.2K), es la víctima de un programa de control biológico que salió mal. Esta especie, nativa de Hawái, se ve amenazada por una mosca parasitoide introducida para atacar otro bicho que es una plaga para la agricultura. Desafortunadamente, la mosca prefiere al *Coleotichus blackburnia* que a la especie blanco que se pretendía que eliminara.

El declive o pérdida de una especie puede poner a otras en peligro. Por ejemplo, el trébol del búfalo (*Trifolium stoloniferum*) y los búfalos que lo consumían fueron alguna vez comunes en el medio oeste de Estados Unidos. Las plantas proliferaron en los bosques abiertos donde el suelo estaba enriquecido con el excremento de los búfalos y a menudo removido por sus pezuñas. Los búfalos ayudaban a esparcir la semilla de esta planta. Cuando se cazaron los búfalos hasta extinguirlos, la población de *Trifolium stoloniferum* también declinó.

Como la mayor parte de las especies en peligro, la *Trifolium stoloniferum* enfrenta varios peligros simultáneos. Además de la pérdida del búfalo, se ve amenazada por la conversión de su hábitat en zonas residenciales, la competencia contra plantas exóticas y los ataques de insectos introducidos.

### Pérdidas desconocidas

En noviembre del 2009, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN) reportó que

**especie amenazada** Aquella que probablemente se encuentre en peligro en un futuro cercano.

**especie en peligro** Aquella que enfrenta la extinción en todas o en algunas partes de su distribución.

**especie endémica** Aquella que permanece restringida a la zona en la que se desarrolló.

de 47677 especies evaluadas, 36 por ciento estaban amenazadas o en peligro. No conocemos el nivel de amenaza para la vasta mayoría de las aproximadamente 1.8 millones de especies descritas o para millones de especies aún por descubrir y clasificar.

Las listas de especies en peligro se han enfocado históricamente en los vertebrados. Los científicos han empezado a considerar recientemente las amenazas a los invertebrados y las plantas. Nuestro impacto sobre los protistas y los hongos se desconoce en buena parte, y la IUCN no considera las amenazas a las bacterias ni a las arqueas.

El microbiólogo Tom Curtis se encuentra entre aquellos que hacen la petición de mayor investigación sobre ecología y diversidad microbiana. Él argumenta que apenas hemos empezado a entender el vasto número de especies microbianas y a entender su importancia. Escribe Curtis: "No me disculpo por colocar los microorganismos en un pedestal por sobre todos los otros seres vivos. Porque si la última ballena azul se asfixiara al engullir al último panda, sería desastroso, pero no el fin del mundo; pero si accidentalmente envenenamos las últimas dos especies de oxidantes de amonio, sería otra cosa. Podría estar pasando ahora y ni siquiera lo sabríamos. . . ." Las bacterias oxidantes de amonio desempeñan un papel esencial en el ciclo del nitrógeno al convertir en nitritos el amonio de los desperdicios y los restos. Sin ellas, los desperdicios se apiñarían y las plantas no tendrían el nitrógeno que necesitan para crecer.

### Para repasar en casa ¿Cómo los humanos amenazan a otras especies?

- Las especies a menudo disminuyen cuando los humanos destruyen o fragmentan su hábitat natural para adaptarlo al uso humano, o degradarlo mediante contaminación o pérdida de un recurso esencial.
- Los humanos también causan directamente el declive de especies, al sobreexplotarlas.
- El comercio y los viajes alrededor del mundo pueden introducir especies exóticas que dañan a las especies nativas.
- El número de especies en peligro es aún desconocido en su mayor parte.

## 44.3 Prácticas dañinas del uso de la tierra

- › La alteración de los hábitats como resultado de cultivo, pastoreo y tala contribuye a la pérdida de especies alrededor del mundo.
- ◀ Vínculos a Deforestación 21.1, Pérdida de la selva tropical 43.8

En esta sección empezamos un recorrido de algunas de las formas en que las actividades humanas amenazan a las especies al destruir o degradar un hábitat.

### Desertificación

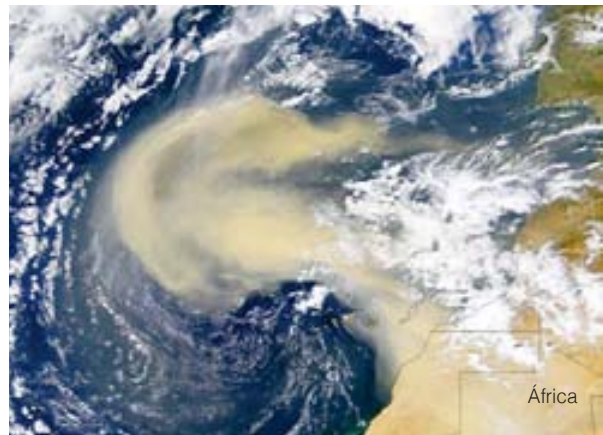
Los desiertos se expanden y contraen naturalmente en el tiempo al variar las condiciones climáticas. Sin embargo, los humanos a veces convierten un pastizal o bosque seco en desierto, un proceso llamado **desertificación**. La desertificación ocurre cuando al arar o pastorear se remueven plantas y se expone el suelo vegetal a la erosión del viento. Las plantas no pueden prosperar donde se ha removido el suelo vegetal.

En un ciclo de retroalimentación positivo, la sequía promueve la desertificación, lo que empeora la sequía. Menos plantas significan menos transpiración (sección 26.4). La precipitación pluvial disminuye si menos agua entra en la atmósfera.

La sequía y las malas prácticas de agricultura están haciendo ahora que el desierto del Sahara, en África, se expanda hacia el sur en la región de Sahel. Los efectos de esta expansión se sienten hasta el sur de Estados Unidos y el Caribe, donde se asienta el polvo soplado a través del Atlántico incidentalmente (figura 44.3). La desertificación también amenaza la región noroeste de China. Las nubes de polvo que a menudo oscurecen el cielo sobre Beijing son un síntoma de la expansión del Desierto de Gobi.

### Deforestación

La cantidad de tierra boscosa es ahora estable o está en incremento en Norteamérica, Europa y China, pero la selva tropical continúa desapareciendo a un ritmo alarmante. La deforestación perjudica a los organismos que viven en el bosque y favorece las inundaciones porque el agua se incorpora hacia las corrientes, en vez de ser



**Figura 44.3** Un síntoma de la deforestación en progreso. Mayores cantidades de polvo soplan ahora del desierto del Sahara, en África, hacia el océano Atlántico y lo cruzan.

absorbida por las raíces de árboles. La deforestación también eleva el riesgo de un deslizamiento de terreno en áreas con elevaciones. Las raíces de los árboles tienden a estabilizar el suelo, que cuando se remueven, provocan que el suelo anegado se deslice.

Las zonas deforestadas también se vuelven pobres en nutrientes. La figura 44.4 muestra los resultados de un experimento en que los científicos deforestaron una región en New Hampshire y monitorearon los nutrientes en el escurrimiento. La deforestación causó un alza en la pérdida de nutrientes esenciales del suelo, como el calcio.

Al igual que la desertificación, la deforestación afecta las condiciones atmosféricas locales. Las temperaturas en los bosques son más frías que en las zonas adyacentes sin bosques, porque la sombra de los árboles cubre el suelo y la transpiración causa enfriamiento evaporador. Cuando se tala el bosque, las temperaturas aumentan durante el día, hay menor transpiración y por tanto menor precipitación pluvial.

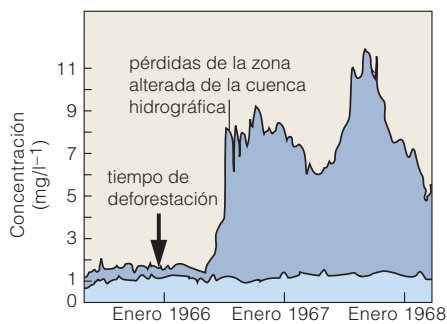
Una vez que se tala una selva tropical, la pérdida de nutrientes resultante y las condiciones más calientes y secas pueden hacer imposible que las semillas de árbol germinen o que sobrevivan. Por lo tanto, la deforestación puede ser difícil de revertirse.

Debido a que los bosques absorben y almacenan grandes cantidades de carbono, las pérdidas de bosques también contribuyen al cambio climático global.

**desertificación** Conversión de pastizales secos a desiertos.



Un área de bosque despojada de vegetación como experimento.



Después de la deforestación experimental, los niveles de calcio en el escurrimiento se incrementaron seis veces (morado). El área control del mismo bosque sin alteraciones no mostró incremento similar durante ese tiempo (azul claro).

**Figura 44.4 Animada** Deforestación experimental en la cuenca hidrográfica de Hubbard Brook.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los efectos de la desertificación y la deforestación?

- › La desertificación, el arado y el pastoreo excesivos causan que se remueva el suelo. Al haber menos plantas, la precipitación pluvial disminuye.
- › La deforestación incrementa las inundaciones y la pérdida de nutrientes del suelo, eleva la temperatura local y disminuye la precipitación pluvial. Los cambios en el suelo y la temperatura producidos por la deforestación hacen difícil que se establezcan nuevos árboles.

## 44.4 Lluvia ácida

- › La descarga de ácido contribuye a la destrucción forestal y degrada los hábitats acuáticos.
- ◀ Vínculos a pH 2.6, Nutrición de plantas 26.2

Los **contaminantes** son sustancias naturales o hechas por el ser humano que se liberan en el suelo, aire o agua en cantidades mayores que las naturales. La presencia de un contaminante altera los procesos fisiológicos de los organismos que se desarrollan en su ausencia o que se han adaptado a niveles más bajos del contaminante.

El dióxido de azufre y los óxidos de nitrógeno son ejemplos de contaminantes comunes del aire. La mayor parte del dióxido de azufre proviene de las plantas de energía que queman carbón. Los vehículos y plantas de energía que queman gasolina y petróleo emiten óxidos de nitrógeno. Los fertilizantes sintéticos ricos en nitrógeno también contribuyen con óxidos de nitrógeno a la atmósfera.

En condiciones secas, los óxidos de azufre y nitrógeno en el aire cubren las partículas de polvo. La descarga de ácido húmedo, o **lluvia ácida**, tiene lugar cuando los contaminantes se combinan con agua y caen como precipitación ácida. El pH del agua de lluvia no contaminada es de alrededor de 5 (sección 2.6). La lluvia ácida puede ser 10 veces más ácida (figura 44.5).

La lluvia ácida que cae o se filtra en las corrientes, estanques y lagos afecta a los organismos acuáticos. El bajo pH evita que los huevos de peces se desarrollen y mata a los peces adultos. En las montañas Adirondack de Nueva York, la lluvia ácida ha dejado más de 200 lagos sin peces (figura 44.5A).

Cuando la lluvia ácida cae sobre los bosques, quema las hojas de los árboles y altera la composición de los suelos. Al filtrarse la lluvia ácida a través del suelo, los iones de hidrógeno cargados positivamente desplazan a los iones de nutrientes con carga positiva como el calcio, lo que causa pérdida de nutrientes. La acidez también causa que las partículas del suelo liberen metales, como el aluminio, que pueden dañar a las plantas. La combinación de nutrición deficiente y exposición al aluminio tóxico debilita a los árboles y los hace más susceptibles a insectos y patógenos, y, por lo tanto, tienen más probabilidad de morir (figura 44.5B). Los efectos son más pronunciados en elevaciones más altas donde los árboles están más frecuentemente expuestos a las nubes de gotitas ácidas.

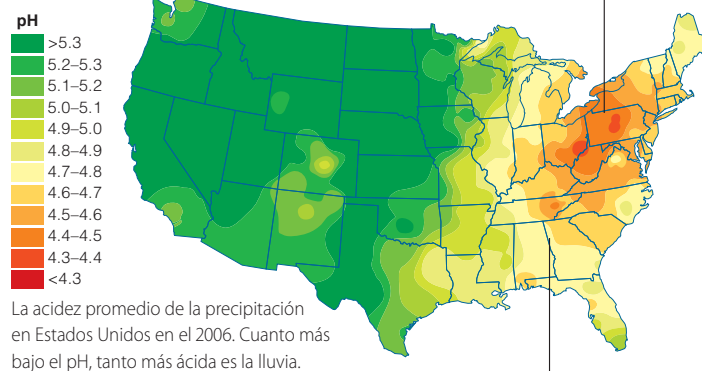
**contaminante** Sustancia que se libera en el ambiente debido a las actividades humanas y que interfiere con la función de organismos que se desarrollaron en ausencia de la sustancia o con niveles menores de ella.  
**Lluvia ácida** Lluvia de bajo pH que se forma cuando el dióxido de azufre y los óxidos de nitrógeno se mezclan con vapor de agua en la atmósfera.

### Para repasar en casa ¿Qué es la lluvia ácida?

- › La lluvia ácida contiene ácido nítrico o sulfúrico. Se forma cuando los contaminantes se mezclan con vapor de agua y daña las plantas y los organismos acuáticos.



**A** Un biólogo prueba el pH del agua en el lago Woods de Nueva York. En 1979, el pH del lago era 4.8. Desde entonces, el agregado experimental de calcita al suelo alrededor del lago ha incrementado el pH a más de 6.



**B** Árboles en proceso de muerte en el Parque Nacional de las Montañas Great Smoky, donde la lluvia ácida daña las hojas y causa pérdida de nutrientes del suelo.

**Figura 44.5 Animada** Lluvia ácida.

›› **Adivina:** ¿Es la lluvia más ácida en la costa este o en la oeste de Estados Unidos?

Respuesta: La costa este



- Los químicos liberados por las actividades humanas pueden acumularse en los cuerpos de organismos e interferir con su metabolismo.
- Vínculos a Mercurio 2.1, Fitorremediación 26.1

### Acumulación y amplificación

Los procesos industriales y la quema de combustibles fósiles depositan una vasta gama de contaminantes químicos en el aire, agua y suelos del planeta. Algunos de estos contaminantes pueden acumularse en los tejidos de los organismos. Por el proceso de **bioacumulación**, los tejidos de un organismo almacenan un contaminante absorbido del ambiente, lo que causa que la cantidad en el cuerpo se acumule con el tiempo. La capacidad de algunas plantas para bioacumular sustancias tóxicas las hace útiles en la fitorremediación de suelos contaminados (sección 26.1).



Residuos de DDT (en partes por millón del peso húmedo del organismo)	
Águila pescadora	13.8
Garza verde	3.57
Agujón del Atlántico	2.07
Lenguado de verano	1.28
Bolín ( <i>Cyprinodon variegatus</i> )	0.94
Almejón de sangre	0.47
Yerbas pantanosas	0.33
Insectos voladores (en particular moscas)	0.30
Caracol del fango	0.26
Camarones	0.16
Alga verde	0.083
Agua	0.00005

**Figura 44.6** Amplificación biológica en un estuario en Long Island, Nueva York, según reportaron George Woodwell, Charles Wurster y Peter Isaacson en 1967. La foto de arriba muestra un águila pescadora, un depredador superior en este ecosistema.

En los animales, los contaminantes químicos hidrofóbicos ingeridos o absorbidos a través de la piel tienden a acumularse en los tejidos grasosos. Debido a que la cantidad de contaminante en el cuerpo de un animal se incrementa con el tiempo, las especies que viven más tienden a ser más afectadas por los contaminantes solubles en grasa que las que viven menos. En cada especie, los individuos más longevos tienden a tener una carga de contaminantes mayor que los más jóvenes.

La concentración de contaminantes en los tejidos también varía con el nivel trófico. Por el proceso de **amplificación biológica**, la concentración de un químico se incrementa al moverse el contaminante hacia arriba en una cadena alimenticia. La **figura 44.6** proporciona los datos que documentan la amplificación biológica del DDT (un pesticida) en un ecosistema de ciénaga salada durante la década de 1960. Nota que la concentración de DDT en tejido del águila pescadora fue 276 000 veces más alta que en el agua. Como resultado de la bioacumulación y la amplificación biológica, incluso concentraciones ambientales en apariencia pequeñas pueden ocasionar efectos perjudiciales en una especie. Durante la década de 1960, las águilas pescadoras se llevaron al borde de la extinción por el uso extendido del DDT porque este químico interfiere con la formación del cascarón de sus huevos. La prohibición del uso de DDT en Estados Unidos ha permitido que la especie se recupere.

La bioacumulación y la amplificación de otros contaminantes como el metilmercurio continúan representando una amenaza a la vida salvaje y a la salud humana (sección 2.1).

### Fuentes móviles e inmóviles

Algunos contaminantes provienen de unos cuantos sitios, o fuentes móviles, fáciles de identificar. Una fábrica que descarga contaminantes en el aire o agua es una fuente inmóvil. Los contaminantes que provienen de fuentes inmóviles son los más fáciles de controlar: identifica la fuente y puedes actuar ahí.

Tratar con contaminantes de fuentes inmóviles es más complicado. Esa contaminación proviene de descarga extendida de un contaminante. Por ejemplo, el aceite que se fuga de los vehículos es una fuente inmóvil de contaminación del agua. El agua arrastra el aceite acumulado del pavimento a las corrientes naturales o el drenaje pluvial. En muchos lugares, el agua que fluye hacia el drenaje se descarga en un cuerpo de agua sin ser tratada. Detener la contaminación de una fuente inmóvil es difícil porque requiere que gran número de personas cambien su actividad.

**amplificación biológica** Un contaminante químico se concentra más al ascender en las cadenas alimenticias.

**bioacumulación** Un organismo acumula cantidades mayores de un contaminante químico en sus tejidos en el curso de su vida.

### Para repasar en casa ¿Cómo se concentran los contaminantes químicos en los tejidos?

- Algunos contaminantes químicos pueden acumularse en altos niveles a lo largo de la vida de un organismo. Esos químicos también se concentran más al ascender por las cadenas alimenticias.

## 44.6 El problema de la basura

- Deshacerse de manera inadecuada de la basura puede amenazar el suministro de agua y dañar la vida silvestre.
- ◀ Vínculo a Agua subterránea 42.7

Seis mil millones de personas utilizan muchas cosas y también las desechan. ¿A dónde van todos estos desechos? Históricamente, el material no deseado se enterraba en la tierra o se tiraba al mar. La basura ya no se veía y se dejaba de pensar en ella. Ahora sabemos que los químicos en la basura enterrada pueden contaminar el agua subterránea, como cuando el plomo de las baterías desechadas se filtra en la tierra. Los desechos que llegan a los océanos dañan la vida marina. Por ejemplo, las aves marinas a menudo comen los pedazos de plástico flotantes y con ellas alimentan a sus crías, con resultados fatales (figura 44.7).

En el 2006 Estados Unidos generó 250 millones de toneladas de basura, lo que promedia 2.1 kilogramos por persona por día. Por peso, cerca de una tercera parte de ese material se recicló, pero puede hacerse mucho más. Dos tercios de las botellas de plástico de bebidas no alcohólicas y tres cuartos de las botellas de vidrio no se reciclaron. La basura no reciclada ahora se quema en incineradores de alta temperatura o se coloca en vertederos revestidos con material que minimiza el riesgo de contaminación del agua subterránea. Los desechos municipales sólidos no pueden tirarse al mar legalmente.

Sin embargo, el plástico y otra basura entran constantemente en nuestras aguas costeras. Los vasos y recipientes de poliestireno en negocios de comida rápida, bolsas de plástico, agua embotellada en plástico y otro material desechado como basura terminan en el drenaje. De ahí pasan a corrientes y ríos que pueden llevarlos hasta el mar. Una muestra de agua de mar tomada cerca de la desembocadura del río San Gabriel en el sur de California tenía 128 veces más plástico que plancton por peso.

Una vez en el océano, la basura puede persistir por mucho tiempo. Los componentes de un pañal desechable durarán por más de 100 años, tanto como un sedal de pesca. Una bolsa de plástico durará por más de 50 años y un filtro de cigarro, por más de 10.

Para reducir el impacto de basura de plástico, elige objetos más durables, en vez de desechables, y evita comprar plástico cuando haya otras alternativas menos dañinas ambientalmente. Si usas plástico, asegúrate de reciclarlo o desecharlo en forma adecuada.

### Para repasar en casa ¿Cuáles son los efectos ecológicos de desechos de basura?

- La basura, especialmente plástico, a menudo termina en los océanos, donde daña la vida marina.
- Puedes minimizar tu impacto ambiental evitando comprar artículos de plástico desechables y reciclando.



**Figura 44.7** Un efecto del plástico desechado en un ambiente marino.

**A** Una cría de albatros de Laysan recientemente muerta diseccionada para mostrar el contenido de sus intestinos.

**B** Los científicos encontraron más de 300 piezas de plástico dentro del ave. Una de las piezas había perforado la pared de su intestino y causado su muerte. La cría fue alimentada con plástico por sus padres, que lo recogieron de la superficie del océano, tomándolo por comida.

## 44.7 Reducción del ozono y contaminación

- › Se dice que el ozono es “bueno en lo alto, pero malo cerca”:  
el ozono forma una capa protectora en la atmósfera superior,  
pero es un contaminante dañino en el aire cerca del suelo.
- ◀ Vínculo a Radiación UV como mutágeno 9.6, Formación  
de la capa de ozono 18.5

### Reducción de la capa de ozono

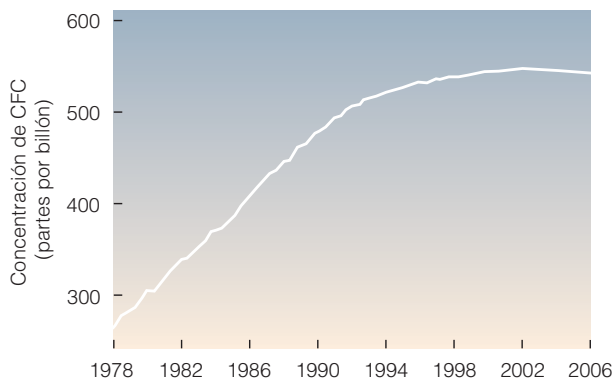
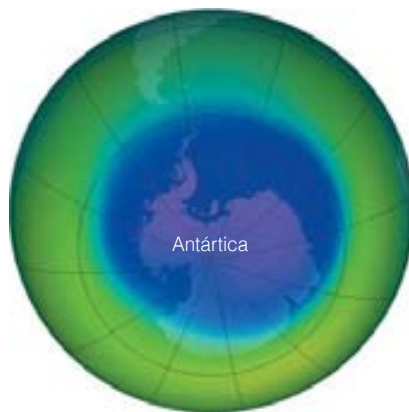
En las capas superiores de la atmósfera, entre 17 y 27 kilómetros sobre el nivel del mar, la concentración de ozono ( $O_3$ ) es tan grande que los científicos se refieren a esta región como la **capa de ozono**. La capa de ozono beneficia a los organismos vivientes absorbiendo la mayor parte de la radiación ultravioleta (UV) de los rayos del sol. La radiación UV, recuerda, daña el ADN y causa mutaciones (sección 9.6).

A mediados de la década de 1970, los científicos notaron que la capa de ozono estaba adelgazando. Su grosor había variado siempre un poco con la estación, pero ahora el nivel promedio estaba declinando continuamente año con año. A mediados de la década de 1980, el adelgazamiento primaveral del ozono sobre la Antártica fue tan pronunciado que la gente se refería a la más baja región de ozono como “agujero en el ozono” (figura 44.8A).

**A** Niveles de ozono en la atmósfera superior en septiembre del 2007, la primavera antártica.

El morado indica el menor ozono, con azul, verde y amarillo se indica niveles crecientemente altos.

Revisa el estado actual del agujero en el ozono en la página web de la NASA (<http://ozonewatch.gsfc.nasa.gov/>).



**B** Concentración de CFC en la atmósfera superior. Estos contaminantes destruyen el ozono. La prohibición mundial del uso de los CFC ha detenido con éxito el aumento en su concentración.

**Figura 44.8 Animada** Ozono y CFC.

La reducción de ozono se convirtió rápidamente en una preocupación internacional. Con una capa de ozono más delgada, la gente estaría más expuesta a la radiación UV: la principal causa de los cánceres de piel. Niveles más altos de rayos UV también dañan la vida silvestre, que no tiene la opción de evitar la luz solar. Además, la exposición a niveles de rayos UV más altos de lo normal afecta a las plantas y a otros productores, lo que disminuye el índice de fotosíntesis y la liberación de oxígeno a la atmósfera.

Los clorofluorocarbonos, o CFC, son los principales destructores del ozono. Estos gases inodoros se usaron alguna vez ampliamente como propulsores en latas de aerosol, como congelantes, en solventes y en el poliestireno. En respuesta a la amenaza potencial representada por el adelgazamiento de la capa de ozono, los países del mundo acordaron en 1987 terminar con la producción de CFC y otros químicos que destruyen el ozono. Como resultado de ese acuerdo (el Protocolo de Montreal), las concentraciones de CFC en la atmósfera no están elevándose de manera alarmante (figura 44.8B). Sin embargo, los CFC se descomponen muy lentamente, por lo que los científicos esperan que permanezcan a un nivel que significativamente perjudique la capa de ozono por varias décadas.

### Contaminación de ozono cercana al suelo

Cerca del suelo, donde los niveles de ozono son bajos por naturaleza, se considera el ozono como un contaminante. El ozono irrita los ojos y el sistema respiratorio de los humanos y de los animales silvestres. También interfiere con el crecimiento de las plantas.

El ozono a nivel del suelo se forma cuando los óxidos de nitrógeno y los compuestos orgánicos volátiles liberados por la quema o evaporación de los combustibles fósiles se exponen a la luz del Sol. Las altas temperaturas aceleran la reacción. Por lo tanto, el ozono a nivel del suelo tiende a variar diariamente (más alto durante el día) y estacionalmente (más alto durante el verano).

Puedes ayudar a reducir la contaminación por ozono evitando hábitos que liberan combustibles fósiles o los productos de su combustión en el aire en momentos que favorezcan la producción de ozono. En días soleados, calientes y tranquilos, evita llenar el tanque de gasolina o usar aparatos que usen gasolina, como podadoras, antes de la noche, cuando hay menos luz solar que realice la conversión de contaminantes a ozono.

**capa de ozono** Capa atmosférica alta con una concentración grande de ozono ( $O_3$ ) que impide que mucha de la radiación ultravioleta alcance la superficie de la Tierra.

### Para repasar en casa ¿Cómo afectan las actividades humanas los niveles de ozono?

- › Ciertas sustancias sintéticas destruyen el ozono de la capa protectora en la atmósfera superior. Esta capa sirve como un escudo protector contra la radiación UV.
- › La evaporación y quema de combustibles fósiles incrementa la cantidad de ozono en el aire cerca del suelo, donde se considera el ozono un contaminante dañino.



## 44.8 Cambio climático global

- ▶ El cambio climático es la amenaza más extendida a los hábitats. Entre otros efectos, derrite el hielo, lo que causa que se eleve el nivel del mar.
- ◀ Vínculos a Gases invernadero 42.8, Blanqueamiento de coral 43.13

El cambio climático actual afecta a los ecosistemas en todo el mundo. ¿Cómo está cambiando el clima global? De manera más notoria, el promedio de temperatura se está incrementando (figura 44.9). El calentamiento es más pronunciado en latitudes templadas o polares que en el ecuador.

Una temperatura en incremento eleva el nivel del mar. El agua se expande al calentarse, y el calor también derrite el hielo del mar y los glaciares (figura 44.10). Al juntarse, la expansión térmica y la suma de agua del derretimiento de los glaciares causan que se eleve el nivel del mar. En el siglo pasado, el nivel del mar se ha incrementado cerca de 20 centímetros. Como resultado, algunos humedales costeros están desapareciendo bajo el mar.

El calentamiento del clima tiene efectos amplios en los sistemas biológicos. Los cambios de temperatura son indicativos para muchas especies de zonas templadas. Primavera más calientes de lo normal causan que las hojas de árboles caducifolios broten más pronto y que las flores broten más temprano. También cambia el tiempo de migración de los animales y las temporadas de apa-

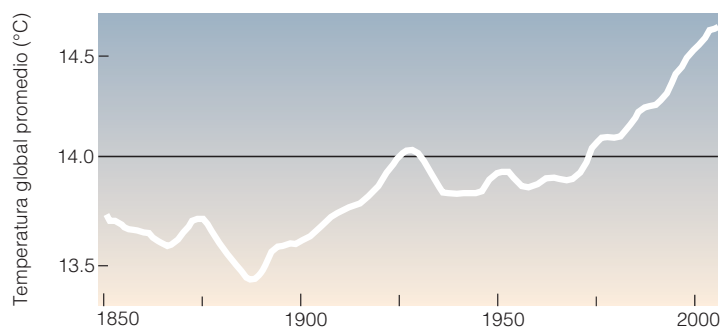


A Foto de 1941 del glaciar Muir en Alaska.



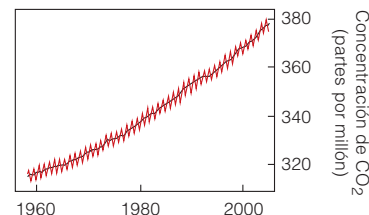
B Foto del 2004 de la misma región.

**Figura 44.10** Glaciares que se derriten, un signo de un mundo en calentamiento. El agua de los glaciares que se derriten contribuye a elevar el nivel del mar.



**Figura 44.9** Cambio en la temperatura promedio global y el dióxido de carbono atmosférico. La gráfica grande ilustra el incremento en temperatura promedio entre 1850 y 2005.

La gráfica pequeña muestra el incremento en el dióxido de carbono atmosférico durante los últimos 45 años de este periodo. El dióxido de carbono es un gas invernadero.



reamiento. La disposición de las especies en las comunidades biológicas está cambiando porque las más altas temperaturas permiten a algunas especies ampliar su distribución a latitudes o elevaciones más altas. Por supuesto, no todas las especies pueden moverse o expandirse rápidamente, y se espera que más altas temperaturas lleven a estas especies a la extinción. Por ejemplo, el calentamiento de las aguas tropicales ya está poniendo estrés en los corales que construyen arrecifes e incrementando la frecuencia del blanqueamiento de los corales.

El calentamiento global es sólo un aspecto del cambio climático. Debido a que la temperatura de la tierra y de los mares afecta la evaporación, los vientos y las corrientes, se espera que cambien muchos patrones meteorológicos al seguir aumentando la temperatura. Por ejemplo, las temperaturas más altas se correlacionan con patrones extremos de precipitación pluvial: periodos de sequía interrumpidos por lluvias inusualmente abundantes. También, mares más cálidos incrementan la intensidad de los huracanes.

Como se explicó en la sección 42.8, la explicación más ampliamente aceptada del cambio climático global es el incremento de los gases invernadero, como el dióxido de carbono. Será un reto reducir las emisiones de gases invernadero. La quema de combustibles fósiles es la fuente más grande de emisiones de gases invernadero. El uso de combustible fósil está aún en aumento porque naciones grandes como China e India se industrializan más. Sin embargo, hay esfuerzos para aumentar la eficiencia de procesos que requieren combustibles fósiles, cambio a fuentes de energía alterna —como la energía solar y eólica— y desarrollo de formas innovadoras para almacenar dióxido de carbono.

### Para repasar en casa ¿Cómo está cambiando el clima global y cuáles son algunos efectos biológicos de los cambios?

- ▶ El aumento de la temperatura global está causando que se eleve el nivel del mar y afectando los patrones meteorológicos.
- ▶ Estos cambios están alterando la distribución de algunas especies, amenazando otras y alterando la estructura de las comunidades biológicas.

- › Los biólogos de la conservación analizan y buscan maneras para proteger la biodiversidad existente en el mundo.

### Valor de la biodiversidad

Cada nación tiene diversas formas de riqueza: la material, la cultural y la biológica. Esta última se llama **biodiversidad**. Medimos la biodiversidad de una región en tres niveles: la diversidad genética dentro de las especies, la diversidad de especies y la diversidad de ecosistemas. La biodiversidad está declinando en todos los niveles y en todas las regiones.

La conservación, o **biología de la conservación** enfrenta estos declives. Los propósitos de este relativamente nuevo campo de la biología son 1) analizar el alcance de la biodiversidad y 2) encontrar maneras de preservar y usar la biodiversidad para beneficiar las poblaciones humanas. El fin es conservar la biodiversidad alentando a la gente a valorarla y usarla de modo que no la destruyan.

¿Por qué debemos proteger la biodiversidad? Desde un punto de vista egoísta, hacerlo es una inversión a nuestro futuro. Los ecosistemas saludables son esenciales para la sobrevivencia de nuestra especie. Otros organismos producen el oxígeno que respiramos y el alimento que comemos, capturan el dióxido de carbono desechado en el aire, descomponen y desintoxican los desperdicios. Las plantas filtran el agua de lluvia y mantienen el suelo en su lugar, lo que previene la erosión y reduce el riesgo de inundación. Los compuestos en especies silvestres pueden servir como medicamentos. Los parientes silvestres de cultivos son reservas de diversidad genética que los reproductores utilizan para proteger y mejorar los cultivos.

Además, hay razones éticas para proteger la biodiversidad. Como hemos enfatizado muchas veces, todas las especies vivas son el resul-

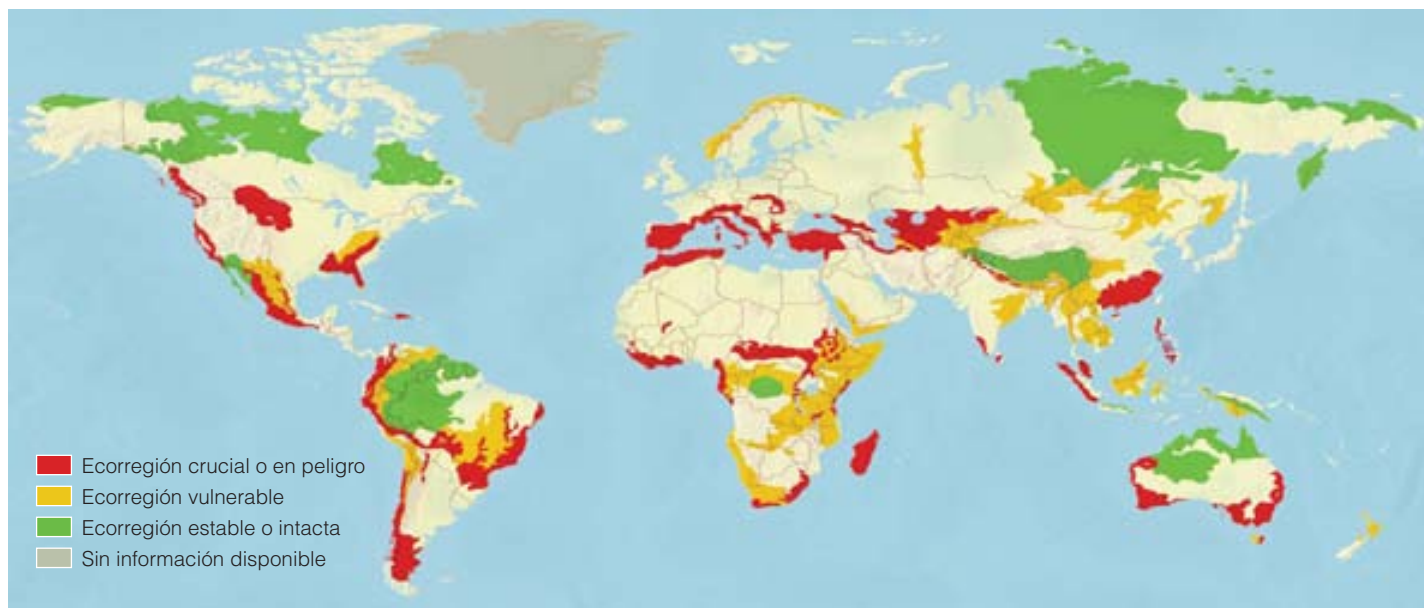
tado de un proceso evolutivo que empezó hace miles de millones de años. Todas las especies tienen una combinación única de caracteres. La extinción de una especie desaparece para siempre del mundo vivo y con él ese conjunto único de características.

### Establecer prioridades

Proteger la diversidad biológica es una propuesta compleja. Incluso en países desarrollados, la gente se opone a la protección del ambiente porque teme que esas medidas tengan consecuencias económicas adversas. Sin embargo, cuidar el ambiente puede tener una lógica económica. Con un poco de planeación, la gente puede preservar y obtener ganancia de su riqueza biológica.

Los biólogos de la conservación pueden ayudarnos a tomar decisiones difíciles acerca de qué regiones deben ser señaladas para protegerse primero. Estos biólogos identifican **hot spots** o **mancha ardiente** zonas que alojan especies que no se encuentran en otra parte y están bajo gran amenaza de destrucción. Una vez identificados, estas hot spots pueden tener prioridad en los esfuerzos de conservación mundiales.

A escala mayor, los biólogos de la conservación definen las ecorregiones, que son las regiones terrestres o marinas que se caracterizan por su clima, geografía y especies dentro de ellas. El sistema de ecorregiones más ampliamente utilizado fue elaborado por científicos de la conservación del Fondo Mundial para la Naturaleza. Estos científicos definieron 867 ecorregiones distintivas de tierra. La **figura 44.11** muestra la ubicación y estado de conservación de las ecorregiones consideradas máxima prioridad para los esfuerzos de conservación.



**Figura 44.11** Ubicación y estado de conservación de las ecorregiones de tierra consideradas más importantes por el Fondo Mundial para la Naturaleza.

El bosque de Klamath-Siskiyou en el suroeste de Oregón y el noroeste de California es una de las ecorregiones en peligro de Norteamérica. Es hogar de muchas coníferas inusuales; dos aves en peligro de extinción —la lechuza moteada del norte y el mérgulo jaspeado— anidan en las partes viejas del bosque, y el salmón coho que se reproduce en las corrientes que fluyen por el bosque. La tala amenaza a todas estas especies.

Mediante el enfoque de hot spots y las ecorregiones cruciales, los científicos esperan mantener los procesos del ecosistema que sostienen naturalmente la diversidad biológica, en lugar de enfocarse en especies en peligro.

### Preservación y restauración

Muchas regiones ecológicamente importantes alrededor del mundo se han protegido de forma que benefician a la gente local. La selva tropical nubosa de Monteverde, en Costa Rica, es un ejemplo. Durante la década de 1970, George Powell estudió las aves en esta selva, que se estaba acabando rápidamente. Powell decidió comprar parte de la selva para un santuario natural. Sus esfuerzos inspiraron a individuos y grupos de conservación para donar fondos y gran parte de esa selva está protegida ahora como una reserva natural privada (figura 44.12). Las plantas y animales de esa reserva incluyen más de 100 especies de mamíferos, 400 especies de aves y 120 especies de anfibios y reptiles. Éste es uno de los pocos hábitats libres para los jaguares y ocelotes. Una industria turística centrada en la reserva proporciona beneficios económicos a la gente local.

A veces, un ecosistema está tan dañado, o queda tan poco de él, que la sola conservación no es suficiente para sostener la biodiversidad. La **restauración ecológica** es trabajo designado para renovar un ecosistema natural que se ha degradado en parte o destruido completamente.

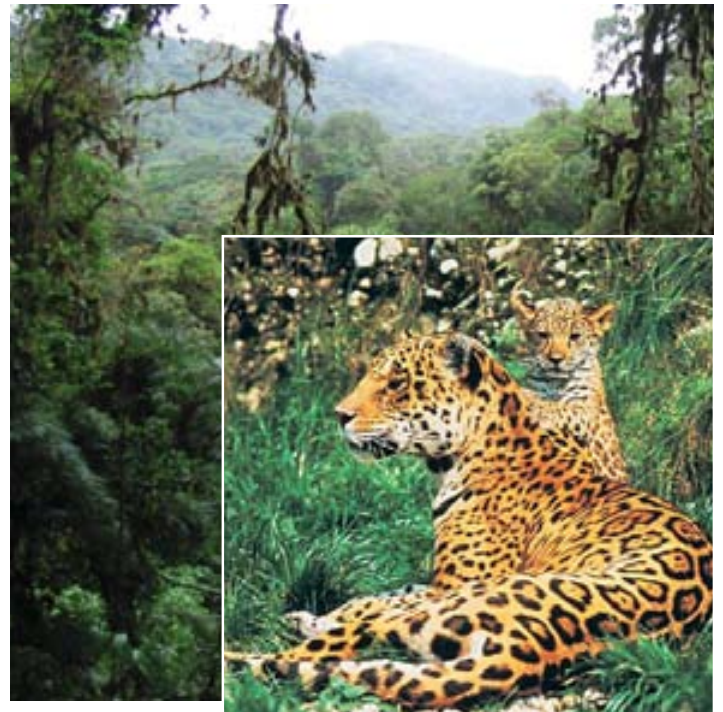
El trabajo de restauración en los humedales costeros de Luisiana es un ejemplo. Más de 40 por ciento de los humedales costeros de Estados Unidos están en Luisiana. Las ciénagas son un tesoro económico y ecológico, pero están en problemas. Las presas y los diques construidos corriente arriba de las ciénagas retienen los sedimentos que normalmente restaurarían los sedimentos perdidos al mar. Los canales que disecan las ciénagas para la exploración y explotación de petróleo han causado erosión, y el nivel del mar en incremento amenaza sumergir las plantas existentes. Desde la década de 1940, Luisiana ha perdido un área de ciénagas del tamaño de Rhode Island. Los esfuerzos de restauración ahora en proceso intentan revertir algunas de estas pérdidas (figura 44.13).

**biodiversidad** De una región, la variación genética entre sus especies, variedad de especies y variedad de ecosistemas.

**biología de la conservación** Campo de la biología aplicada que estudia la biodiversidad y busca maneras de mantenerla y aprovecharla.

**hot spot o mancha ardiente** Región amenazada con gran biodiversidad que se considera una alta prioridad para los esfuerzos de conservación.

**restauración ecológica** Alterar activamente una zona en un esfuerzo por restaurar o crear un ecosistema funcional.



**Figura 44.12** Una historia de éxito de la conservación. La Reserva de la Selva Tropical Nubosa de Monteverde, en Costa Rica, protege un área de selva tropical lluviosa que es hogar de muchas especies en peligro, incluyendo los jaguares (foto insertada).



**Figura 44.13** Restauración ecológica en el Refugio Nacional de la Vida Salvaje de Sabine en Luisiana. En lugares donde la ciénaga se ha convertido en aguas abiertas, los sedimentos se han acarreado hacia dentro y se han plantado pastos sobre éstos. Los cuadros son nuevos sedimentos con pasto de la ciénaga.

### Para repasar en casa ¿Cómo sostenemos la biodiversidad?

- ▶ La biodiversidad es la diversidad genética de los individuos de una especie, la variedad de especies y la variedad de ecosistemas.
- ▶ Los biólogos de la conservación identifican las regiones amenazadas con alta biodiversidad y dan prioridad a las que deben recibir protección primero.
- ▶ A través de la restauración ecológica, recreamos o renovamos un ecosistema biológicamente diverso que ha sido destruido o degradado.



## 44.10 Reducción del impacto negativo

- Los efectos crecientes de las acciones individuales determinarán la salud de nuestro planeta.

En última instancia, la salud de nuestro planeta depende de nuestra capacidad para reconocer que los principios del flujo de energía y de la limitación de recursos, que rige la sobrevivencia de todos los sistemas de vida, no cambian. Debemos tener en mente estos principios y encontrar la manera de vivir dentro de nuestros límites. La meta es vivir sustentablemente, lo que significa cubrir las necesidades de la generación presente sin reducir la capacidad de las generaciones futuras de cubrir sus propias necesidades.

Promover la sustentabilidad comienza reconociendo las consecuencias ambientales del estilo de vida propia. La gente en las naciones industriales utiliza una enorme cantidad de recursos, y la extracción, distribución y uso de estos recursos tienen efectos negativos en la biodiversidad. En Estados Unidos, el tamaño de la familia promedio ha declinado desde la década de 1950, mientras el tamaño de la casa promedio se ha duplicado. Todos los materiales utilizados para construir y amueblar estos hogares más grandes provienen del ambiente. Por ejemplo, un nuevo hogar promedio contiene alrededor de 226 kilogramos de cobre en su tubería y cableado.

¿De dónde proviene ese cobre? Como en la mayor parte de otros elementos minerales usados en la producción, casi todo el cobre se extrae del suelo (figura 44.14). La minería de superficie despoja un área de vegetación y suelo, lo que crea una zona ecológica muerta. Lanza polvo al aire, crea montañas de desechos rocosos y puede contaminar las corrientes cercanas.



**Figura 44.15** Voluntarios restauran el río Little Salmon en Idaho para que el salmón pueda emigrar corriente arriba a sus lugares de apareamiento.

La globalización hace difícil conocer la fuente de las materias primas de los productos que se compran. La extracción de recursos en los países en desarrollo se lleva a cabo con frecuencia bajo regulaciones que son menos estrictas o aplicadas menos estrictamente que las de Estados Unidos, por lo que el impacto ambiental es incluso mayor.



**Figura 44.14** Efectos de la extracción de recursos. La mina de cobre de Bingham cerca de Salt Lake City, Utah. Esta mina a cielo abierto tiene 4 kilómetros de ancho y 1200 metros de profundidad, la excavación más grande hecha por el hombre en la Tierra.

Los recursos minerales no renovables se usan también en aparatos electrónicos como teléfonos, computadoras, televisiones y MP3. Adquirir constantemente el más reciente modelo puede ser bueno para el ego y la economía, pero es malo para el ambiente. Reducir el consumo arreglando los modelos existentes es un uso de recurso sustentable, como lo es reciclar. Obtener materiales no renovables mediante el reciclado reduce la necesidad de la extracción de esos recursos y también ayuda a mantener los materiales lejos de los vertederos.

Reducir el uso de energía es otra manera de promover la sustentabilidad. Los combustibles fósiles, como el petróleo, el gas natural y el carbón, proporcionan la mayor parte de la energía usada por los países desarrollados. Ya sabes que quemar estos combustibles no renovables contribuye al calentamiento global y a la lluvia ácida. Además, extraer y transportar estos combustibles tiene impacto negativo. El petróleo daña muchas especies cuando se fuga de los acueductos y de plataformas petroleras.

Las fuentes de energía renovable no producen gases invernadero, pero tienen sus desventajas. Por ejemplo, las presas en los ríos del noroeste del Pacífico generan energía hidroeléctrica renovable, pero también evitan que el salmón en peligro regrese para aparearse a las corrientes río arriba sobre la presa. De manera similar, las turbinas de viento pueden dañar a las aves y a los murciélagos. Los paneles usados para recolectar energía solar se construyen utilizando recursos minerales no renovables, y producir los paneles genera contaminantes.

En resumen, toda la energía producida comercialmente tiene impacto ambiental negativo, de manera que la mejor manera de minimizar el impacto es usar menos energía. Compra aparatos que ahorren energía, usa focos fluorescentes, en vez de incandescente, no calientes o enfríes demasiado un cuarto y apaga las luces innecesarias. El caminar, andar en bicicleta y usar transporte público son alternativas al conducir que ahorran energía. Comprar localmente y comprar mercancías producidas en forma local también reduce el uso de energía.

Si quieres contribuir más, aprende sobre las amenazas a los ecosistemas en tu propia área. Apoya el esfuerzo para preservar y restaurar la biodiversidad local. Muchos proyectos de restauración ecológica son supervisados por biólogos especializados, pero llevados a cabo principalmente por el trabajo de voluntarios (figura 44.15). Ten en mente que las acciones irresponsables de miles de millones de individuos son la más grande amenaza a la biodiversidad. Cada uno de nosotros tiene poco impacto como tal, pero nuestro comportamiento colectivo, para bien o para mal, determinará el futuro del planeta.

### Para repasar en casa ¿Qué pueden hacer los individuos para reducir su impacto negativo en la biodiversidad?

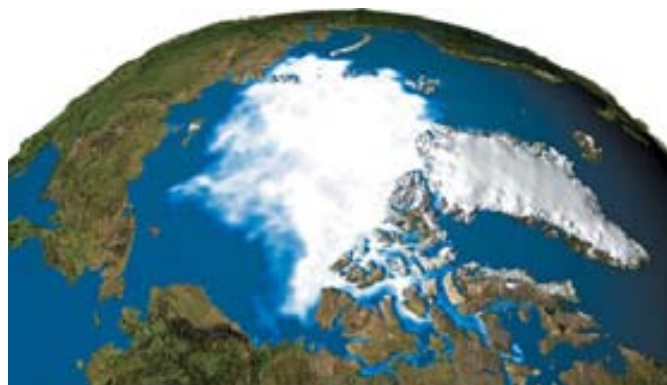
- La extracción y uso de recursos tiene efectos secundarios que amenazan la biodiversidad.
- Puedes ahorrar energía y otros recursos reduciendo el consumo de energía, reciclando y reusando materiales.

## Un largo tramo (una vez más)

El Ártico no es un continente separado como la Antártida, sino más bien una región que comprende las partes más al norte de varios continentes. Ocho países, incluidos Estados Unidos, Canadá y Rusia, controlan partes del Ártico y tienen derecho a sus extensos depósitos de petróleo, gas y minerales. Hasta hace poco, las capas de hielo cubrían el océano Ártico, lo que hacía difícil que las naves se desplazaran hacia la masa de tierra del Ártico y desde allí, pero esas capas se están rompiendo como resultado del cambio climático global (figura 44.16). Al mismo tiempo, el hielo que cubre la masa de tierra del Ártico se está derritiendo. Estos cambios harán más fácil remover minerales y combustibles fósiles del Ártico. La reducción del suministro mundial de combustibles y minerales hace que la presión para explotar los recursos del Ártico crezca. Sin embargo, los conservacionistas advierten que extraer estos recursos dañará las especies del Ártico, como el oso polar que ya está amenazado por el cambio climático global.



Mar congelado perenne del Ártico en 1979



Mar congelado perenne del Ártico en el 2003

Figura 44.16 El hielo perenne del Ártico desapareciendo.

**¿Cómo votarías?** El Ártico tiene grandes depósitos de minerales y combustibles fósiles, pero aprovechar estos recursos puede presentar un riesgo a especies ya amenazadas por el cambio climático global. ¿Debe Estados Unidos explotar su parte de los recursos árticos o defender la protección de la región? Para más detalles, visita CengageNow\* y vota en línea ([west.cengage.com](http://west.cengage.com)).

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



## Resumen



**Sección 44.1** Las actividades humanas afectan incluso lugares remotos como el Ártico. Los osos polares en el Ártico tienen contaminantes en su cuerpo y se ven amenazados por el adelgazamiento del hielo del mar, un efecto del cambio climático global.



**Sección 44.2** Estamos en medio de una extinción en masa causada por humanos, con un número creciente de **especies amenazadas** y **especies en peligro**. Las **especies endémicas** tienen probabilidad de ponerse en riesgo. La sobreexplotación, la introducción de especies y la destrucción, degradación y fragmentación de un hábitat pueden empujar a las especies a la extinción.

Sólo conocemos una pequeña fracción de las especies que actualmente están bajo amenaza.



**Sección 44.3** Cultivar o pastorear demasiado puede causar **desertificación**. Tanto la desertificación como la deforestación afectan las propiedades del suelo y la precipitación pluvial. Los cambios causados por la deforestación son especialmente difíciles de revertir.



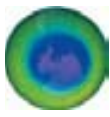
**Sección 44.4** Quemar los combustibles fósiles libera dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno. Estos **contaminantes** se mezclan con vapor de agua en el aire y luego caen a la Tierra como **lluvia ácida**. El aumento resultante en la acidez de los suelos y el agua puede enfermar o matar organismos.



**Sección 44.5** En la **bioacumulación**, un contaminante absorbido del ambiente se almacena en los tejidos de un organismo. En la **amplificación biológica**, un contaminante aumenta en concentración según va pasando por la cadena alimenticia. Como resultado de la bioacumulación y de la amplificación biológica, los tejidos de un organismo pueden tener alta concentración de un contaminante del ambiente.



**Sección 44.6** Las poblaciones humanas se deshacen de grandes cantidades de basura que se quema, entierra o se tira en los mares. Basura que lleva el agua o se tira en el océano representa una amenaza para la vida marina.



**Sección 44.7** La **capa de ozono** en la atmósfera superior protege contra la radiación UV. Las sustancias químicas como el CFC se prohibieron cuando se descubrió que causaban el adelgazamiento de la capa de ozono. Cerca del suelo, donde la concentración de ozono es naturalmente baja, el ozono emitido como resultado del uso de combustible fósil se considera un contaminante. El ozono irrita el sistema respiratorio animal e interfiere con la fotosíntesis de las plantas.



**Sección 44.8** El cambio climático global está causando que los glaciares se derritan y esto eleva el nivel del mar. También afecta la extensión de las especies y permiten a algunas mudarse a latitudes o mayores elevaciones. Otras especies, como los corales, están mostrando signos de estrés relacionados con la temperatura. Se estima también que el cambio climático global altere más los patrones de precipitación pluvial y se incremente la intensidad de los huracanes.



**Secciones 44.9, 44.10** La diversidad genética, la diversidad de especies y la diversidad de ecosistema son componentes de la **biodiversidad**, que está declinando en todas las regiones. La **biología de la conservación** implica estudiar la biodiversidad y desarrollar estrategias para protegerla y permitir su uso sustentable. Debido a que los recursos son limitados, los biólogos a menudo se centran en **hot spots** o **mancha ardiente**, donde muchas especies únicas están bajo amenaza. También intentan asegurar que partes de todas las ecorregiones estén protegidas. Cuando un ecosistema ha sido total o parcialmente degradado, la **restauración ecológica** puede ayudar a restaurar la biodiversidad.

Los individuos pueden ayudar a sustentar la biodiversidad mediante la limitación del uso de energía y del consumo de materiales. Reusar y reciclar ayuda a evitar prácticas destructivas requeridas para extraer recursos.

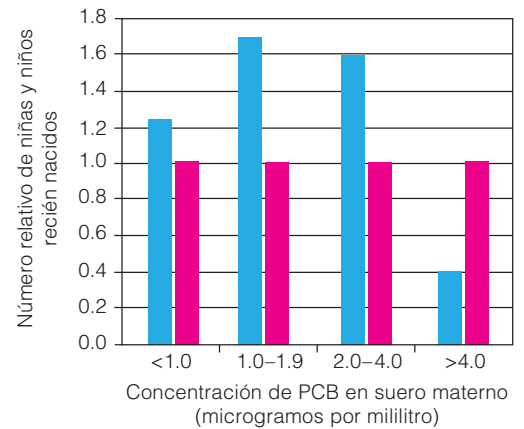
## Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Una especie \_\_\_\_\_ tiene niveles de población tan bajos que está en riesgo de extinción en el futuro cercano.
  - endémica
  - en peligro
  - amenazada
  - indicadora
- Las especies se ven amenazadas por la \_\_\_\_\_ del hábitat.
  - fragmentación
  - degradación
  - destrucción
  - todas las anteriores
- La deforestación \_\_\_\_\_ la cantidad de minerales que se filtran en el suelo.
  - incrementa
  - disminuye
  - no tiene efecto en
- El dióxido de azufre liberado por las plantas de energía que queman carbón contribuye a la \_\_\_\_\_.
  - destrucción del ozono
  - elevación del nivel del mar
  - lluvia ácida
  - desertificación
- Como resultado de la \_\_\_\_\_, un animal viejo por lo común tiene más contaminantes en su cuerpo que uno joven.
  - bioacumulación
  - amplificación biológica
- En la amplificación biológica, un \_\_\_\_\_ tendrá el peso más grande de contaminantes.
  - productor
  - consumidor primario
  - consumidor secundario
  - consumidor de nivel superior
- Se esperaría que un incremento en el tamaño del agujero de ozono \_\_\_\_\_.
  - incrementaría los cánceres de piel
  - reduciría los desórdenes respiratorios
  - a y b
- ¿Falso o verdadero? Todos los contaminantes son químicos sintéticos.
- El cambio climático global está causando \_\_\_\_\_.
  - una disminución en el nivel del mar
  - derretimiento glacial
  - lluvia ácida
  - todas las anteriores
- El Protocolo de Montreal prohibió el uso de \_\_\_\_\_ que contribuye a la destrucción de ozono.
  - DDT
  - CFC
  - combustibles fósiles
  - dióxido de azufre
- Una región muy amenazada que aloja a muchas especies únicas es un(a) \_\_\_\_\_.
  - ecorregión
  - bioma
  - hot spot
  - comunidad



## Contaminación por PCB en el Ártico

Los vientos llevan contaminantes químicos producidos y liberados en latitudes templadas al Ártico, donde los contaminantes químicos entran en las redes alimenticias. Los carnívoros superiores en las redes alimenticias árticas, incluidos el oso polar y la gente, terminan con altas concentraciones de estos químicos en su cuerpo. La gente del Ártico se alimenta de la vida salvaje local, por lo que tiende a tener niveles inusualmente altos de contaminantes químicos industriales llamados policlorobifenilos, o PCB, en su cuerpo. El Programa de Vigilancia y Evaluación del Ártico estudia los efectos de estos químicos industriales en la salud y la reproducción de la gente del Ártico. La **figura 44.17** muestra cómo la proporción de nacimientos por sexo varía con niveles maternos de PCB entre la gente nativa del Ártico ruso.



**Figura 44.17** Efecto de la concentración de suero materno de PCB en la proporción de nacimientos por sexo en poblaciones humanas nativas del Ártico ruso. Las barras azules indican el número relativo de niños nacidos por cada niña (barras rosas).

- ¿Qué género fue más común en la descendencia de mujeres con menos de 1 microgramo por mililitro de PCB en el suero materno?
- ¿En qué concentraciones de PCB tenían las mujeres más probabilidad de tener hijas?
- En algunas villas en Groenlandia, casi todos los recién nacidos son niñas. ¿Esperarías que los niveles de PCB en esas villas fuesen superiores o inferiores a 4 microgramos por mililitro?

- La biodiversidad se refiere a la \_\_\_\_\_.
  - diversidad genética
  - diversidad de especies
  - diversidad del ecosistema
  - todas las anteriores
- Restaurar una ciénaga que ha sido dañada por actividades humanas es un ejemplo de \_\_\_\_\_.
  - amplificación biológica
  - bioacumulación
  - restauración ecológica
  - globalización
- Los individuos ayudan a sustentar la biodiversidad al \_\_\_\_\_.
  - reducir el consumo de recursos
  - reusar materiales
  - reciclar materiales
  - todas las anteriores
- Relaciona los términos con la descripción más adecuada.
 

___ hot spot	a. bueno en lo alto; malo cerca
___ ozono	b. la pérdida de árboles altera el patrón de precipitación pluvial y es difícil de revertir
___ biodiversidad	c. puede incrementar tormentas de polvo
___ lluvia ácida	d. se desarrolla en una región y permanece ahí
___ especie endémica	e. la quema de carbón es una causa importante
___ amplificación biológica	f. resulta en el nivel más alto de contaminación al nivel trófico superior
___ cambio climático global	g. tiene muchas especies amenazadas
___ deforestación	h. causa el aumento del nivel del mar
___ desertificación	i. diversidad genética, de especies y de ecosistema

Preguntas adicionales se encuentran disponibles en **CENGAGENOW\***.

## Pensamiento crítico

- En una comunidad costera en Nueva Jersey, el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos sugirió atrapar y eliminar los gatos silvestres (gatos domésticos que viven libres). El propósito era proteger algunas aves silvestres en peligro (caradrinos) que anidaban en las playas del pueblo. Muchos residentes se enojaron con la propuesta y argumentaron que los gatos tienen tanto derecho a estar ahí como las aves. ¿Estás de acuerdo? ¿Por qué?
- Quemar combustible fósil produce en exceso dióxido de carbono a la atmósfera, pero la deforestación y la desertificación también afectan la concentración de dióxido de carbono. Explica por qué una disminución global en la cantidad de vegetación contribuye al aumento en el dióxido de carbono.
- La magnitud de los efectos de la lluvia ácida puede ser influenciada por las propiedades de la roca sobre la que se desliza el agua. Es menos probable que la lluvia ácida acidifique significativamente lagos en las regiones donde el lecho rocoso consista en piedra caliza rica en carbonato de calcio o mármol. ¿Cómo mitigan estas rocas el efecto de la lluvia ácida?
- Dos mamíferos del Ártico que viven en las mismas aguas tienen diferentes niveles de contaminantes en el cuerpo. Las ballenas polares tienen un nivel menor de contaminantes que las focas oceladas. ¿Cuáles son algunos factores que pueden explicar estas diferencias?

Animaciones e interacciones en **CENGAGENOW\***:

- Lluvia ácida, ozono y CFC.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

## Apéndice I. Sistema de clasificación

Este esquema de clasificación revisado está compuesto por varios sistemas utilizados por microbiólogos, botánicos y zoólogos. Existe, hasta cierto punto, un consenso general acerca de los agrupamientos mayores. Es decir, no siempre hay un acuerdo en el nombre que recibe un grupo particular o en qué nivel de la jerarquía general debe situarse. Sin embargo, hay varias razones por las cuales un consenso total no es posible en este momento.

La primera es que el registro fósil varía en su calidad e integridad. Por tanto, las relaciones filogenéticas de un grupo con los otros suele estar abierta a la interpretación. Actualmente, los estudios comparativos a nivel molecular están confirmando nuestra visión, pero el trabajo sigue en marcha. Al mismo tiempo, las comparaciones moleculares no siempre proporcionan respuestas definitivas a las preguntas relacionadas con la filogenia. Las comparaciones basadas en un grupo de genes pueden estar en conflicto con aquellas que comparan diferentes regiones del genoma. O bien, las comparaciones con un integrante de un grupo determinado pueden contradecir aquellas realizadas con otros miembros del grupo.

En segundo lugar, desde los tiempos de Linneo, el sistema de clasificación se ha basado en la observación de las similitudes y diferencias morfológicas entre los organismos. Aunque algunas interpretaciones originales ahora están abiertas al debate, estamos tan acostumbrados a pensar de una forma determinada en los organismos que su reclasificación es un proceso lento.

Estos son algunos ejemplos: tradicionalmente, las aves y los reptiles se agrupaban en distintas clases (reptilia y aves); pero existen argumentos de peso para agrupar a los lagartos y serpientes en un grupo y a los cocodrilos, dinosaurios y aves en otro. Muchos biólogos siguen apoyando el sistema de clasificación de seis reinos (arqueas, bacterias, protistas, plantas, hongos y animales). Otros abogan por un cambio hacia el sistema de los tres dominios (archaea, bacteria y eukarya) propuesto en años más recientes.

Por ejemplo, los botánicos y los microbiólogos suelen utilizar la *División* y los zoólogos el *Phylum*, para taxones de una jerarquía equivalente de la clasificación.

¿Por qué preocuparnos por la estructura de los sistemas de clasificación si sabemos que sólo reflejan de manera imperfecta la historia evolutiva de la vida? Lo hacemos por las mismas razones por las que un historiador divide la historia de la civilización en varios volúmenes, cada uno con un número determinado de capítulos. Ambos representan un esfuerzo por estructurar un enorme cuerpo de conocimiento y facilitar el acceso a la información que

almacena. Aún más importante es que, mientras mayor sea el grado en el que un sistema de clasificación moderno refleje las relaciones evolutivas, proporcionará bases más sólidas para los estudios de biología comparativa, que son el nexo entre todos los campos de la biología.

Ten en mente que incluimos este apéndice con el único propósito de que te sirva como referencia. Además de estar abierto a la discusión, este sistema está lejos de ser completo. Los nombres mostrados entre "comillas" son grupos polifiléticos y parafiléticos que están siendo revisados. Por ejemplo, los "reptiles" comprenden al menos tres o más posibles linajes.

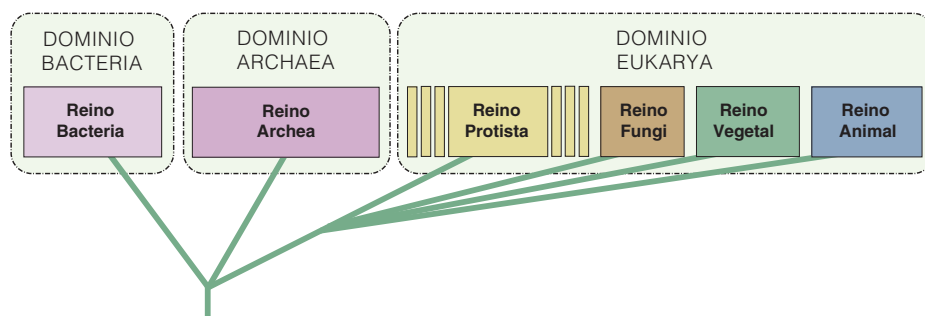
Las especies que han sido descubiertas de manera más reciente, como aquellas que provienen del fondo del océano, no están incluidas. Muchas especies existentes y extintas de los *phyla* menos conocidos tampoco se han incluido. Nuestra estrategia consiste en enfocarnos en los organismos mencionados en el libro o en los que son familiares para la mayoría de los estudiantes. Por ello, profundizamos más en las plantas con flor que en las briofitas y más en los cordados que en los anélidos.

### RELACIONES ENTRE LOS TRES DOMINIOS

Como un marco de referencia general, observa que casi todas las bacterias y arqueas son de tamaño microscópico. Su ADN se concentra normalmente en un nucleóide (una región del citoplasma) y no en un núcleo rodeado por una membrana. Se reproducen por fisión binaria o por gemación, transfieren genes entre ellas por conjugación y ninguna de ellas es pluricelular.

Históricamente, las bacterias y las arqueas han sido agrupadas en el mismo grupo como "procariontes". Sin embargo, actualmente algunos microbiólogos evitan utilizar ese término porque señalan que las bacterias y las arqueas no constituyen un grupo monofilético y que los dos linajes difieren en muchos caracteres estructurales y genéticos. Como una forma de respeto hacia el término "procarionte", lo utilizamos únicamente en la discusión de los sistemas de clasificación históricos. El empleo del término "eucarionte" permanece incontrovertible. Los eucariontes son un grupo monofilético que, se cree, descendió de un ancestro arqueano. Las células eucariontes suelen ser más grandes que las células de arqueas y bacterias, tienen un núcleo que rodea al ADN y otros organelos con membranas, como el retículo endoplásmico. La mitosis y la meiosis se realizan sólo en los eucariontes.

Los eucariontes incluyen un arreglo diverso de organismos unicelulares.



## DOMINIO BACTERIA

### REINO BACTERIA

Es el grupo más grande y más diverso de microorganismos. Incluye organismos autótrofos fotosintéticos, autótrofos quimiosintéticos y quimiótrofos. Incluye a varios de los patógenos más importantes de los vertebrados.

**PHYLUM AQUIFACAE** La mayoría pertenecen a las ramas más antiguas del árbol evolutivo bacteriano. Gram negativas, la mayoría son quimioautótrofos aerobios, principalmente de aguas termales volcánicas. *Aquifex*.

**PHYLUM DEINOCOCCUS-THERMUS** Gram positivas, quimioautótrofos amantes del calor. *Deinococcus* es el organismo conocido más resistente a la radiación. *Thermus* está presente en aguas termales y cerca de las ventilas termales.

**PHYLUM CHLOROFLEXI** Bacterias verdes no sulfurosas. Bacterias Gram negativas de aguas termales, lagos de agua dulce y hábitats marinos. Actúan como fotoautótrofos no productores de oxígeno o como quimiótrofos aerobios. *Chloroflexus*.

**PHYLUM ACTINOBACTERIA** Bacterias Gram positivas, predominantemente heterótrofos aerobios del suelo y el agua dulce, habitan en ambientes marinos y sobre la piel de los mamíferos. *Propionobacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*.

**PHYLUM CYANOBACTERIA** Gram negativas, fotoautótrofos productores de oxígeno principalmente en ambientes marinos. Tienen clorofila *a* y fotosistema I. Incluye muchos géneros de bacterias fijadoras de nitrógeno. *Anabaena*, *Nostoc*, *Oscillatoria*.

**PHYLUM CHLOROBIIUM** Bacterias verdes sulfurosas. Gram negativas fotosintéticas que no producen oxígeno, viven principalmente en sedimentos de ambientes de agua dulce. *Chlorobium*.

**PHYLUM FIRMICUTES** Células con pared Gram negativa y los micoplasmas que carecen de pared celular. Todos son heterótrofos. Algunas se desarrollan en el suelo, las aguas termales, los lagos y los océanos. Otras habitan sobre o dentro de animales. *Bacillus*, *Clostridium*, *Heliobacterium*, *Lactobacillus*, *Listeria*, *Mycobacterium*, *Mycoplasma*, *Streptococcus*.

**PHYLUM CHLAMYDIAE** Parásitos Gram negativos intracelulares de aves y mamíferos. *Chlamydia*.

**PHYLUM SPIROCHETES** Bacterias helicoidales Gram negativas, parasíticas y mutualistas. *Borelia*, *Pillotina*, *Spirillum*, *Treponema*.

**PHYLUM PROTEOBACTERIA** El grupo más grande de bacterias. Incluye fotoautótrofos, quimioautótrofos y heterótrofos; grupos de organismos de vida libre, parásitos y coloniales. Todas son Gram negativas.

Clase Alphaproteobacteria. *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Nitrobacter*, *Rickettsia*, *Rhizobium*.

Clase Betaproteobacteria. *Neisseria*.

Clase Gammaproteobacteria. *Chromatium*, *Escherichia*, *Haemophilus*, *Pseudomonas*, *Salmonella*, *Shigella*, *Thiomargarita*, *Vibrio*, *Yersinia*.

Clase Deltaproteobacteria. *Azotobacter*, *Myxococcus*.

Clase Epsilonproteobacteria. *Campylobacter*, *Helicobacter*.

## DOMINIO ARCHAEA

### REINO ARCHAEA

Organismos unicelulares que se localizan evolutivamente entre las células eucariontes y las bacterias. La mayoría son anaerobios. Ninguno es fotosintético. Fueron descubiertos en ambientes extremos, pero ahora se sabe que su distribución es muy amplia. En comparación con las bacterias, las arqueas tienen una estructura distintiva de la pared celular, así como lípidos de membrana, ribosomas y secuencias de ARN únicos. Algunos son simbioses de animales, pero no se conocen patógenos animales.

**PHYLUM EURYARCHAEOTA** El grupo más extenso de arqueas. Incluye termófilos, halófilos y metanógenos extremos. Otros abundan en las aguas superficiales del océano y en ambientes más moderados. *Methanocaldococcus*, *Nanoarchaeum*.

**PHYLUM CRENARCHAEOTA** Incluyen termófilos extremos, así como especies que sobreviven en aguas de la Antártida y en hábitats más moderados. *Sulfolobus*, *Ignicoccus*.

**PHYLUM KORARCHAEOTA** Sólo se ha podido aislar su ADN a partir de algunas muestras de las pozas hidrotermales. Hasta que se terminó de escribir este libro, nadie había podido cultivarlas ni se había nombrado ninguna especie.

## DOMINIO EUKARYOTA

### REINO "PROTISTA"

Es una colección de linajes unicelulares y pluricelulares que no constituyen un grupo monofilético. Algunos biólogos consideran a los grupos enlistados a continuación como Reinos independientes.

**PARABASALIA** Parabasálidos. Organismos unicelulares flagelados, heterótrofos anaeróbicos con una "columna vertebral" de citoesqueleto que corre a lo largo de la célula. No tienen mitocondrias, pero sí un hidrogenosoma que desempeña funciones similares a ellas. *Tricomonas*, *Trypanompha*.

**DIPLOMONADIDA** Diplomonádidos. Unicelulares flagelados, heterótrofos anaeróbicos que no tienen mitocondria ni aparato de Golgi y no forman un huso bipolar durante la mitosis. Pueden ser uno de los linajes más antiguos. *Giardia*.

**EUGLENOZOA** Euglenidos y kinetoplástidos. Organismos flagelados de vida libre y parásitos. Todos con una o más mitocondrias. Algunos euglenoides fotosintéticos tienen cloroplastos, otros son heterótrofos. *Euglena*, *Trypanosoma*, *Leishmania*.

**RHIZARIA** Foraminíferos y radiolarios. Células ameboides de vida libre que están encerradas en conchas. La mayoría habita en aguas o sedimentos oceánicos. *Pterocorys*, *Stylosphaera*.

**ALVEOLATA** Organismos unicelulares que tienen un arreglo único de sacos (alveolos) situados justo debajo de la membrana y unidos a ella.

**Ciliophora.** Protozoarios ciliados. Protistas heterótrofos con muchos cilios. *Paramecium*, *Didinium*.

**Dinoflagellata.** Células flageladas heterótrofas y fotosintéticas, depositan celulosa en sus alveolos. *Gonyaulax*, *Gymnodinium*, *Karenia*, *Noctiluca*.

**Apicomplexa.** Parásitos unicelulares de animales. Tienen un dispositivo microtubular único que utilizan para unirse y penetrar las células del hospedero. *Plasmodium*.

**STRAMENOPHILA** Estramenópilos o heterocontos. Formas unicelulares y pluricelulares; flagelos con filamentos similares al oropel.

**Oomycota.** Mohos acuáticos. Descomponedores, algunos parásitos. *Saprolegnia*, *Phytophthora*, *Plasmopara*.

**Chrysophyta.** Algas doradas, algas verde-amarillas, diatomeas, coccolitóforos. Fotosintéticos. *Emiliana*, *Mischococcus*.

**Phaeophyceae.** Algas pardas. Fotosintéticas; casi todas habitan en ambientes marinos templados. Todas son pluricelulares. *Macrocystis*, *Laminaria*, *Sargassum*, *Postelsia*.

**RODOPHYTA** Algas rojas. La mayoría son fotosintéticas, algunas parásitas. Casi todas marinas, algunas en ambientes de agua dulce. La mayoría son pluricelulares. *Porphyra*, *Antithamion*.

**CHLOROPHYTA** Algas verdes, predominantemente fotosintéticas, algunas parásitas. La mayoría habitan en agua dulce, aunque algunas son marinas o terrestres. Formas unicelulares, coloniales y pluricelulares. Algunos biólogos las colocan, junto con las carofitas y las plantas terrestres, en el reino Viridiplantae. *Acetabularia*, *Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Codium*, *Udotea*, *Ulva*, *Volvox*.

**CHAROPHYTA** Fotosintéticas. Son los parientes más cercanos de las plantas. Incluyen organismos pluricelulares y unicelulares. Desmidiales, carales. *Micrasterias*, *Chara*, *Spirogyra*.

**AMOEOZOA** Amoebas verdaderas y mohos mucilaginosos. Heterótrofos que pasan gran parte de su ciclo de vida en forma unicelular que utiliza pseudópodos para capturar alimento. *Amoeba*, *Entamoeba* (amibas), *Dictyostelium* (moho mucilaginoso celular), *Physarum* (moho mucilaginoso plasmodial).





- Clase Turbellaria. Tricládidos (planarias), policládidos. *Dugesia*.  
 Clase Trematoda. Tremátodos. *Chlonorchis*, *Schistosoma*.  
 Clase Cestoda. Cestodos. *Dyphilloboarothrium*, *Taenia*.  
 PHYLUM ROTIFERA Rotíferos. *Asplancha*, *Philodina*.  
 PHYLUM MOLLUSCA Moluscos.  
 Clase Polyplacophora. Poliplacóforos o quitones. *Cryptochiton*, *Tonicella*.  
 Clase Gastropoda. Caracoles, babosas marinas, babosas terrestres. *Aplasia*, *Ariolimax*, *Cypraea*, *Haliotis*, *Helix*, *Liguus*, *Limax*, *Littorina*.  
 Clase Bivalva. Almejas, mejillones, escalopes, berberechos, ostras, bromas. *Ensis*, *Chlamys*, *Mytilus*, *Patinoplectin*.  
 Clase Cephalopoda. Calamares, pulpos, sepias, nautilus. *Dosidiscus*, *Loligo*, *Nautilus*, *Octopus*, *Sepia*.  
 PHYLUM ANNELIDA Gusanos segmentados.  
 Clase Polychaeta. Mayoritariamente gusanos marinos. *Eunice*, *Neanthes*.  
 Clase Oligochaeta. Predominantemente gusanos terrestres y de agua dulce, algunos marinos. *Lumbricus* (lombrices), *Tubifex*.  
 Clase Hirudinea. Sanguijuelas. *Hirudo*, *Placobdella*.  
 PHYLUM NEMATODA Nemátodos o gusanos redondos. *Ascaris*, *Caenorhabditis elegans*, *Necator* (anquilostoma), *Trichinella*.  
 PHYLUM ARTHROPODA  
 Subphylum Chelicerata. Quelicerados. Cacerolas de mar, arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros.  
 Subphylum Crustacea. Camarones, cangrejos de río, percebes, copépodos, isópodos (cochinillas).  
 Subphylum Miriapoda. Centípedos y milípedos.  
 Subphylum Hexapoda. Insectos y colémbolos.  
 PHYLUM ECHINODERMATA Equinodermos.  
 Clase Asteroidea. Estrellas de mar. *Asterias*.  
 Clase Ophiuroidea. Ofiuras.  
 Clase Equinoidea. Erizos de mar, erizos con forma de corazón, galletas de mar.  
 Clase Holothuroidea. Pepinos de mar.  
 Clase Crinoidea. Crinoideos o lirios de mar.  
 Clase Concentricycloidea. Margaritas de mar.  
 PHYLUM CHORDATA Cordados  
 Subphylum Urochordata. Tunicados y formas relacionadas.  
 Subphylum Cephalochordata. Lancetas.

## **CRANEADOS**

Clase Myxini. Peces bruja.

## **VERTEBRADOS (SUBGRUPO DE LOS CRANEADOS)**

Clase Cephalaspidomorphi. Lampreas.  
 Clase Chondrichthyes. Peces cartilaginosos (tiburones, rayas, tiburones fantasma).  
 Clase "Osteichthyes". Peces óseos. No es un grupo monofilético (esturión, peces espátula, arenque, carpas, bacalao, truchas, caballitos de mar, atunes, peces pulmonados y celacantos).

## **TETRÁPODOS (SUBGRUPO DE LOS VERTEBRADOS)**

Clase Amphibia. Anfibios. Requieren agua para reproducirse.  
 Orden Caudata. Salamandras y caudados.  
 Clase Anura. Ranas y sapos.  
 Clase Apoda. Ápodos (cecilias).

## **AMNIOTAS (SUBGRUPO DE LOS TETRÁPODOS)**

Clase "Reptilia". Piel con escamas, embriones protegidos y nutridos por membranas extraembrionarias.

Subclase Anapsida. Tortugas, testudínidos o tortugas terrestres.  
 Subclase Lepidosauria. *Sphenodon*, lagartos, serpientes.  
 Subclase Archosara. Cocodrilos, caimanes.

Clase Aves. Aves. En algunas clasificaciones las aves se agrupan en los arcosaurios.

Orden Struthioniformes. Avestruces.  
 Orden Sphenisciformes. Pingüinos.  
 Orden Procellariiformes. Albatros, petreles.

Orden Ciconiiformes. Garzas, avetoros, cigüeñas, flamencos.  
 Orden Anseriformes. Cisnes, gansos, patos.  
 Orden Falconiformes. Águilas, halcones, buitres.  
 Orden Galliformes. Lagópodos, guajolotes, gallos y gallinas.  
 Orden Columbiformes. Palomas.  
 Orden Strigiformes. Búhos.  
 Orden Apodiformes. Vencejos, colibríes.  
 Orden Passeriformes. Gorriónes, arrendajos, pinzones, cuervos, petirrojos, estorninos, chochines.  
 Orden Piciformes. Pájaros carpinteros, tucanes.  
 Orden Psittaciformes. Loros, cacatúas, guacamayas.  
 Clase Mammalia. Piel con vello; las crías son alimentadas con la leche que es secretada por las glándulas mamarias de las hembras adultas.

Subclase Prototheria. Mamíferos que ponen huevos (monotremas; ornitorrincos, equidnas).

Subclase Methateria. Marsupiales o mamíferos con bolsas (zarigüeyas, canguros, *wombats*, demonios de Tasmania).

Subclase Eutheria. Mamíferos placentarios.

Orden Edentata. Osos hormigueros, perezosos, armadillos.

Orden Insectivora. Musarañas, topos, erizos.

Orden Chiroptera. Murciélagos.

Orden Scandentia. Musarañas arborícolas.

Orden Primates.

Suborden Strepsirhini (prosimios). Lémures, loris.

Suborden Haplorhini (tarsioides y antropoides).

Infraorden Tarsiiformes. Tarseros.

Infraorden Platyrrhini (monos del Nuevo Mundo).

Familia Cebidae. Mono araña, mono aullador, capuchino.

Infraorden Catarrhini (monos del Viejo Mundo y hominoides).

Superfamilia Cercopithecoidea. Mandriles, macacos, langures.

Superfamilia Hominoidea. Grandes monos y humanos.

Familia Hylobatidae. Gibón.

Familia Pongidae. Chimpancés, gorilas, orangutanes.

Familia Hominidae. Especies humanas extintas y la actual (*Homo*), especies similares al ser humano, incluyendo los australopitecos.

Orden Lagomorpha. Conejos, liebres, pikas.

Orden Rodentia. La mayoría de los animales que roen (ardillas, ratas, ratones, cobayos, puercoespín, castor, etcétera).

Orden Carnivora. Carnívoros (lobo, gatos, osos, etcétera).

Orden Pinnipedia. Focas, morsas, leones marinos.

Orden Proboscidea. Elefantes, mamuts (extintos).

Orden Sirenia. Vacas marinas (manatíes, dugones).

Orden Perissodactyla. Perisodáctilos o ungulados con dedos impares (caballos, tapires, rinocerontes).

Orden Tubulidentata. Cerdo hormiguero africano.

Orden Artiodactyla. Artiodáctilos o ungulados con dedos pares (camellos, venados, bisontes, ovejas, cabras, antílopes, jirafas, etcétera).

Orden Cetacea. Ballenas, marsopas.

En este artículo se describen los movimientos de una loba durante el verano de 2002 en el noroeste de Canadá. También reporta un proceso científico de investigación, observación e interpretación para aprender dónde, cómo y por qué la loba siguió ese recorrido. En algunos aspectos, el artículo aborda el proceso de “cómo hacer ciencia” que se explicó en la sección 1.5 del libro. Estos apuntes te ayudarán a leer y entender cómo trabajan los científicos y cómo comunican los resultados.

1 Título de la revista, que ofrece información sobre trabajos científicos efectuados en las regiones del Ártico.

2 Número de volumen, número y fecha de la revista y número de páginas del artículo.

3 Título del artículo: una descripción breve pero concreta del tema de estudio: el largo viaje de una loba en busca de alimento en las tundras del Ártico.

4 Autores del artículo: científicos que trabajan en las instituciones citadas al pie de página. La nota #2 indica que P.F. Frame es el *autor correspondiente*, es decir, al que se le envían las preguntas o comentarios. Se incluye su correo electrónico.

5 Fecha en que el editor de la revista recibió el artículo y luego la fecha en que se aceptó la revisión del borrador para su publicación. Entre ambas fechas el manuscrito fue revisado y criticado por otros científicos, proceso llamado revisión por pares. Los autores revisaron el artículo para hacerlo más claro siguiendo las sugerencias de los colegas.

6 **ABSTRACT:** descripción sucinta del trabajo de investigación que contiene los elementos principales del informe. En la primera oración se sintetizan los *antecedentes*. En la segunda se describe el *método* usado. En el resto del párrafo se sintetizan los *resultados*. Después los autores introducen el *tema* principal de su investigación —una loba (#388)— con sus cachorros en una madriguera— y mencionan la *discusión* posterior sobre las explicaciones posibles de la conducta de la loba.

7 Se incluyen para que los investigadores utilicen más fácilmente la base de datos. Obtienen así una lista de estudios relacionados con su trabajo.

8 **RÉSUMÉ:** traducción al francés del resumen y las palabras clave. Muchos investigadores en este campo son canadienses francoparlantes. Algunas revistas proporcionan traducciones en francés u otros idiomas.

9 **INTRODUCCIÓN:** se dan los antecedentes de esta investigación acerca de los lobos. En el párrafo se comenta su comportamiento conocido o sospechado que es importante. Nótese que *a)* las especies principales aquí mencionadas siempre se acompañan del nombre científico y *b)* que los hechos (afirmaciones o *suposiciones* sobre lo que probablemente es cierto) se complementan con citas de estudios que las prueban o apoyan.

10 Este párrafo se centra directamente en las conductas de los lobos que se investigaron.

11 Este párrafo comienza con una formulación de la *hipótesis* que va a probarse: proviene de otros estudios y cuenta con el respaldo de éste. La hipótesis se resume en la última oración del párrafo. Es la parte *inquisitiva* del proceso científico: se hacen preguntas y se proponen respuestas.

### 1 ARTÍCULO

2 VOL. 57, NÚM. 2 (JUNIO DE 2004). PP. 196-203

## 3 El largo viaje de una loba de las tundras en busca de alimento

4 Paul F. Frame,<sup>1,2</sup> David S. Hik,<sup>1</sup> H. Dean Cluff<sup>3</sup> y Paul C. Paquet<sup>4</sup>

5 (Recibido el 3 de septiembre de 2003; aceptado en su forma revisada el 16 de enero de 2004)

6 **ABSTRACT** Los lobos (*Canis lupus*) en las tundras sin árboles de Canadá están estrechamente vinculados a las manadas emigrantes de caribúes o renos (*Rangifer tarandus*). A una loba adulta le colocamos un collar con un radio del Sistema de Posicionamiento Global o radiocollar satelital para registrar los movimientos en respuesta a la densidad cambiante de los caribúes cerca de sus madrigueras durante el verano. La loba y otras hembras fueron observadas amamantando un grupo de 11 cachorros. La loba cubrió un mínimo de 341 km durante una travesía de 14 días. La distancia en línea recta entre la madriguera y el lugar más lejano fue 103 km, con un promedio global mínimo de 3.1 km/h. La distancia entre ella y el caribú disminuyó de 242 km una semana antes del viaje a 8 km 4 días después de iniciado. Ofrecemos varias explicaciones posibles de un viaje tan largo en busca de forraje.

7 **Palabras clave:** lobo, seguimiento con el Sistema de Posicionamiento Global, *Canis lupus*, forraje, caribú, territorios del noroeste.

8 **RÉSUMÉ** Les loups (*Canis lupus*) dans la toundra canadienne sont étroitement liés aux hardes de caribous des tundras (*Rangifer tarandus*). On a équipé une louve adulte d'un collier émetteur muni d'un système de positionnement mondial (GPS) afin d'enregistrer ses déplacements en réponse au changement de densité du caribou près de sa tanière durant l'été. On a observé cette louve ainsi que deux autres en train d'allaiter un groupe de 11 louveteaux. Elle a parcouru un minimum de 341 km durant une sortie de 14 jours. La distance en ligne droite de la tanière à l'endroit le plus éloigné était de 103 km, et la vitesse minimum durant tout le voyage était de 3,1 km/h. La distance entre la louve et le caribou muni du collier émetteur a diminué de 242 km une semaine avant la sortie à 8 km quatre jours après la sortie. On commente diverses explications possibles pour ce long épisode de recherche de nourriture.

**Mots clés:** loup, repérage GPS, déplacements, *Canis lupus*, recherche de nourriture, caribou, Territoires du Nord-Ouest

Traduit pour la revue *Arctic* par Nésida Loyer.

### 9 Introducción

Los lobos (*Canis lupus*) que habitan en las tundras centrales del Canadá continental siguen los movimientos estacionales de su presa más importante: el caribú migratorio (*Rangifer tarandus*) (Kuyt, 1962; Kelsall, 1968; Walton *et al.*, 2001). Sin embargo, la mayoría de ellos no viven cerca de los territorios donde se reproduce el caribú, sino en algunos sitios más al sur y más cerca de la línea de árboles (Heard y Williams, 1992). En general los caribúes emigran a mediados de junio más allá de las áreas primarias donde viven los lobos; regresan entre mediados y fines de julio (Heard *et al.*,

1996; Gunn *et al.*, 2001). En consecuencia, su densidad cerca de las madrigueras es baja durante una parte del verano.

En este periodo de separación espacial de las principales manadas de caribúes, los lobos deben cazar cerca del hábitat los pocos caribúes que queden allí o buscar otras presas (o bien hacer ambas cosas), viajar a donde abunden las presas o utilizar una combinación de esas estrategias.

Walton y sus colegas (2001) propusieron que el viaje de los lobos de las tundras fuera de su hábitat se debe a la escasez de caribúes y no a una exploración antes de dispersarse, como la observada en los lobos territoriales (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985). Esta hipótesis se debe a que los lobos se dirigieron especialmente a los territorios donde se reproducen los caribúes. Para registrar los detalles de un recorrido tan largo, criamos una loba y le pusimos un collar de radio con el Sistema de Posicionamiento Global, es decir, un radiocollar satelital. Explicamos la relación entre el viaje y los movimientos del caribú con este dispositivo satelital (Gunn *et al.*, 2001). Así corroboramos la hipótesis de que los lobos de las tundras suelen realizar movimientos direccionales, rápidos y de grandes distancias atendiendo a la disponibilidad estacional de su presa.

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canadá.

<sup>2</sup> Autor correspondiente: pframe@ualberta.ca

<sup>3</sup> Departamento de Recursos, Vida Silvestre y Desarrollo Económico, North Slave Region, Gobierno de los Territorios del Noroeste, Apartado postal 2668, 3803 Bretziuff Dr., Yellowknife, Northwest Territories X1A 2P9, Canadá; Dean\_Cluff@gov.nt.ca

<sup>4</sup> Facultad de Diseño Ambiental, Universidad de Calgary, Alberta T2N 1N4, Canadá; dirección actual: Apartado postal 150, Meacham Saskatchewan S0K 2V0, Canadá

© The Arctic Institute of North America.



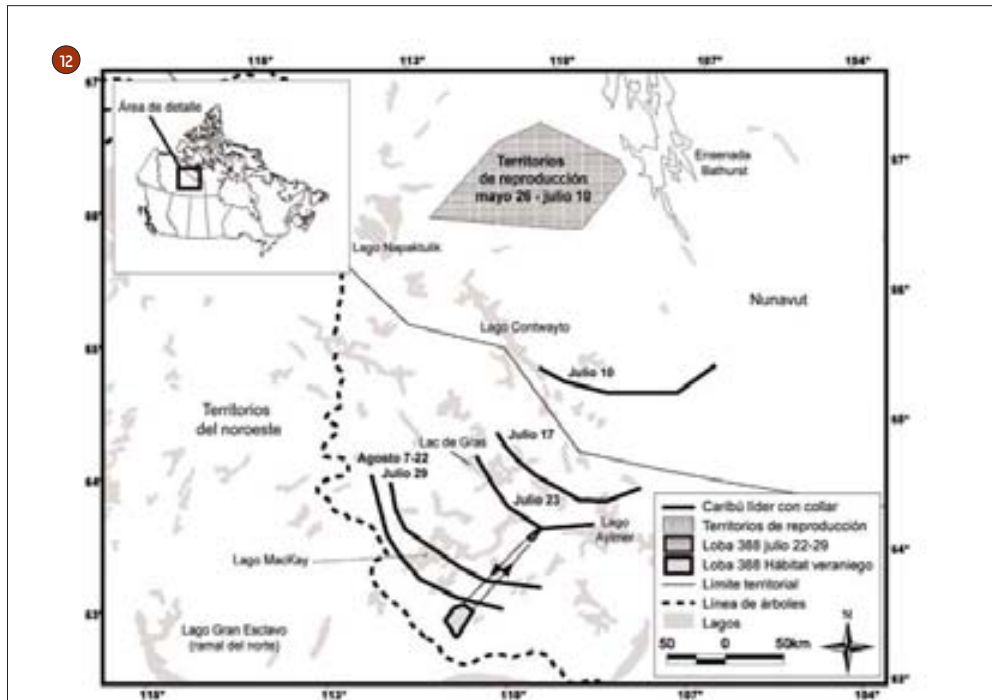


Figura 1. Mapa que muestra los movimientos de los caribúes con collar de radio respecto al hábitat de verano de la loba 388 y un largo recorrido en busca de alimento durante el verano de 2002.

13 **Área de estudio**

Nuestra investigación tuvo lugar en la zona de transición entre los bosques boreales del norte y las tundras del Ártico bajo ( $63^{\circ} 30' N$ ,  $110^{\circ} 00' W$ ; figura 1, Timoney et al., 1992). El permafrost del área cambia de discontinuo a continuo (Harris, 1986). Zonas de abetos (*Picea mariana*, *P. glauca*) se observan en el sur y luego aparecen tundras abiertas en el noreste. Lomos de cascajo, morenas y otros depósitos glaciales están dispersos a lo largo del área de investigación. Ésta se caracteriza por agua estancada y lechos de roca expuestos.

14 **Detalles del sistema caribú-lobo**

La manada de caribúes o renos Bathurst utiliza esta área de estudio. La mayoría de las hembras caribúes han empezado a migrar a fines de abril, llegando en junio a los territorios de reproducción (Gunn et al., 2001; figura 1). La reproducción alcanza su nivel máximo el 15 de junio

(Gunn et al., 2001) y los terneros empiezan a viajar con la manada a la semana de nacidos (Kelsall, 1968). Se conocen menos los patrones de emigración de los caribúes machos, pero a mediados de junio frecuentan zonas cercanas a los territorios de reproducción (Heard et al., 1996; Gunn et al., 2001). En verano las hembras de los renos Bathurst suelen dirigirse de allí al sur y luego al noroeste, siempre en línea paralela a los árboles. En octubre el celo generalmente se realiza en la línea de árboles (Gunn et al., 2001). El sitio donde la manada pasa el invierno varía según los años: abarca desde la taiga y hasta la línea de árboles, desde el sur del Lago Gran Oso hasta el sureste del Lago Gran Esclavo. Algunos caribúes invernan en la tundra (Gunn et al., 2001; Thorpe et al., 2001).

En invierno los osos que los cazan no muestran una conducta territorial. Más bien siguen la manada a través del territorio donde invernan (Walton et al., 2001; Musiani, 2003). Pero durante la reproducción (mayo-agosto, parto de fines de mayo a mediados de junio), los

15

12 Este mapa muestra el área de estudio y describe la ubicación y los movimientos de la loba y del caribú durante un verano. Parte de la información se explica en seguida.

13 **ÁREA DE ESTUDIO:** esta sección sienta las bases del estudio: lo sitúa exactamente mediante las coordenadas de latitud y longitud y describiendo el área (ilustrada por el mapa de la figura 1).

14 Aquí inicia la historia de cómo la presa (caribú) y los depredadores (lobos) interactúan en la tundra. Los autores describen los movimientos de esos animales nómadas a lo largo del año.

15 Nos concentramos en la temporada de vida en la madriguera (verano) y nos enteramos de cómo los lobos la ubican y se desplazan según el movimiento de las manadas de caribúes.

**16** Se analizan otras variables: otras presas además de los caribúes y su abundancia relativa en el 2002.

**17** MÉTODOS: no hay uno sino varios métodos científicos. Es necesario explicar detenidamente los procedimientos a seguir en cada investigación.

**18** Los autores explican cuándo rastrearon a los caribúes y los lobos, describiendo además las herramientas usadas y los procedimientos exactos.

**19** En esta importante subsección se explica cuáles datos se calcularon (distancia promedio...) y con qué medios, incluyendo el software y su procedimiento. (Los cálculos se incluyen en la tabla 1.) Nótese que la conducta medida (viajar) se define rigurosamente.

**20** RESULTADOS: son la esencia del informe y la parte de la investigación correspondiente a la observación. Esta sección está organizada paralelamente al método.

**21** Esta subsección se divide en periodos de observación. El periodo pre-excurción abarca el tiempo transcurrido entre la captura de la loba 388 y el inicio de su largo viaje. Los investigadores utilizaron la observación visual junto con la telemetría (mediante el Sistema de Posicionamiento Global) para recabar datos. Observaron cómo la loba 388 cuidaba a sus cachorros, interactuaba con otros adultos y se desplazaba por el área de su madriguera.

**Tabla 1.** Distancias diarias de la loba 388 y de la madriguera respecto al caribú más cercano con collar de radio durante una larga excursión en el verano de 2002.

Fecha (2002)	Distancia media entre el caribú y la loba (km)	Distancia diaria del caribú más cercano y la madriguera
12 de julio	242	241
13 de julio	210	209
14 de julio	200	199
15 de julio	186	180
16 de julio	163	162
17 de julio	151	148
18 de julio	144	137
19 de julio <sup>1</sup>	126	124
20 de julio	103	130
21 de julio	73	130
22 de julio	40	110
23 de julio <sup>2</sup>	9	104
29 de julio <sup>3</sup>	16	43
30 de julio	32	43
31 de julio	28	44
1 de agosto	29	46
2 de agosto <sup>4</sup>	54	52
3 de agosto	53	53
4 de agosto	74	74
5 de agosto	75	75
6 de agosto	74	75
7 de agosto	72	75
8 de agosto	76	75
9 de agosto	79	79

<sup>1</sup> Inicia la excursión.

<sup>2</sup> Menor distancia entre la loba y el caribú con collar.

<sup>3</sup> Ubicación no disponible del caribú en los cinco días anteriores.

<sup>4</sup> Termina la excursión.

movimientos de los lobos se ven limitados por la necesidad de llevar alimento a la madriguera. Para facilitar en lo posible el acceso a los caribúes que emigran, muchos lobos escogen sitios de madriguera más cercanos a la línea de árboles que al territorio donde se reproduce su presa (Heard y Williams, 1992). Debido a los patrones de movimiento de los caribúes, en cierto momento del verano cientos de kilómetros separan a los lobos de la manada principal de su presa (Williams, 1990:19; figura 1; tabla 1).

**16** No existen toros almizcleros en el área de estudio (Fournier y Gunn, 1998) y los alces escasean (H.D. Cluff, observaciones personales). Por tanto, otras presas de los lobos son las aves acuáticas, las aves que anidan en el suelo, sus huevos, los roedores y las libras (Kuyt, 1972; Williams, 1990:16; H.D. Cluff y P.F. Frame, datos inéditos). Observamos las madrigueras durante 56 horas y no vimos ardillas ni liebres, sólo aves. Sin duda hubo pocas presas alternas en el 2002.

## 17 Métodos

### Monitoreo de los lobos

**18** Desde un helicóptero, capturamos con un arma lanzarredes a la loba 388 cerca de su madriguera el 22 de junio de 2002 (Walton *et al.*, 2001). Le pusimos un radiocollar satelital (Merrill *et al.*, 1998), programado para transmitir la ubicación a intervalos de 30 minutos. Por medios electrónicos se

le quitó el collar (por ejemplo, Mech y Gese, 1992) el 20 de agosto de 2002. Del 27 de junio al 3 de julio del mismo año, observamos desde una distancia de 390 m su madriguera con una mira de precisión de 78 mm.

### Monitoreo de los caribúes (renos)

En la primavera del 2002 capturamos 10 caribúes hembras con el mismo método y les pusimos el mismo tipo de collar que a los lobos; el número total de hembras fue de 19. Ocho de ellas pasaron ese verano en el sur del Golfo de la Reina Maud, muy al este del hábitat normal de los caribúes Bathurst. Usamos 11 en este análisis. Los collares nos daban una ubicación diaria durante la investigación, con excepción de cinco días del 24 al 28 de julio. La localización de los collares satelitales la obteníamos a través de Service Argos, Inc. (Landover, Maryland).

### Análisis de los datos

Los datos de localización fueron analizados con el programa ArcView GIS (Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California). Todos los días de la investigación calculamos la distancia promedio del caribú más cercano respecto a la loba y su madriguera.

Sus excursiones en busca de alimento las calculamos desde el momento en que la loba 388 salía de una zona amortiguadora (500 m de radio alrededor de la madriguera) hasta que regresaba. Suponíamos que viajaba cuando había más de 100 m entre dos lugares consecutivos. La distancia mínima recorrida era la suma de las que había entre cada lugar y el siguiente durante la excursión.

Comparemos los datos anteriores y posteriores a la excursión mediante el análisis de varianza (ANOVA; Zar, 1999). Primero efectuamos pruebas de la homogeneidad de la varianza aplicando la prueba de Levene (Brown y Forsythe, 1974). No hubo necesidad de transformar esta información.

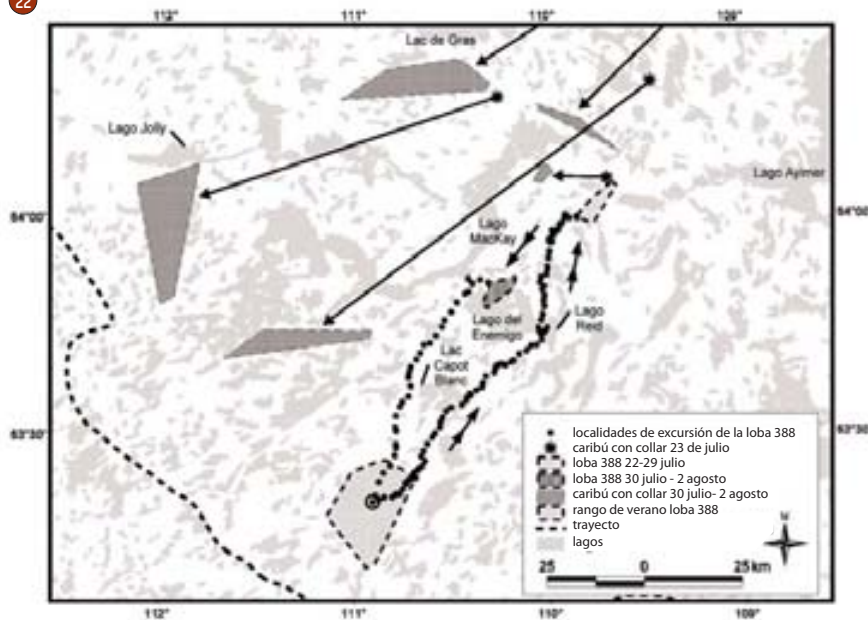
## 20 Resultados

### Monitoreo de los lobos

**Periodo pre-excurción:** La loba 388 estaba amamantando cuando fue capturada el 22 de junio. La observamos junto con otras dos hembras que amamantaban un grupo de 11 cachorros, entre el 27 de junio y el 3 de julio. Durante nuestras observaciones el grupo estaba formado al menos por cuatro adultos (tres hembras y un macho) y 11 cachorros. El 30 de junio tres de estos últimos fueron llevados a un lugar a 310 m de los ocho restantes donde los cuidaba una hembra sin collar. El macho no fue visto en la madriguera después de la noche del 30 de junio.

**21** Antes de la excursión la telemetría indicaba 18 excursiones en busca de forraje. La distancia promedio recorrida durante ellas fue de 25.29 km ( $\pm 4.5$  al sudeste con un intervalo de 3.1-82.5 km). La distancia promedio máxima

22



**Figura 2.** Detalles de un largo recorrido en busca de alimento de la hembra 388 entre el 19 de julio y el 2 de agosto de 2002. También se muestra la localización y los movimientos de tres caribúes o renos con radiocollar satelital del 23 de julio al 21 de agosto de 2002. El 23 de julio la loba se encontraba a 8 km de distancia de los caribúes (renos). El punto más lejano de la madriguera (103 km de distancia) se registró el 27 de julio. Las flechas indican la dirección del viaje.

respecto a la madriguera en las excursiones fue 7.1 km ( $\pm 0.9$  sureste, con un intervalo de 1-7 h). La duración promedio de las excursiones en busca de forraje durante el periodo fue 20.9 h ( $\pm 4.5$  sureste, intervalo 1-71 h).

La distancia promedio diaria entre la loba y el caribú más cercano provisto de collar disminuyó de 242 km el 12 de julio —una semana antes del periodo de excursión— a 126 km el 19 de julio, día en que comenzó la excursión (tabla 1).

23

**Periodo de excursión:** El 19 de julio de 2003, después de pasar 14 h en la madriguera, la loba 388 se dirigió al noreste y no regresó durante 336 h (14 d; figura 2). No sabemos si viajaba sola o con otros lobos. Durante la excursión se registraron 476 ubicaciones (71%) de 672 posibles. La loba cruzó el extremo sudeste de Lac Capot Blanc sobre un pequeño puente de terracería, donde se detuvo 4.5 h luego de

recorrer 19.5 h (37.5 km). Después de descansar viajó 9 h (26.3 km) llegando a la península en el Lago Reid, donde pasó 2 h antes de dar marcha atrás y detenerse a 8 h de la península. El siguiente periodo de viaje duró 16.5 h (32.7 km) terminando en un descanso de 9.5 h, a 3.8 km de la concentración de lugares en el extremo de su excursión, donde suponemos que se encontró con los caribúes. La duración promedio de estos tres periodos de movimiento fue de 15.7 h ( $\pm 2.5$  sureste); los descansos fueron de 7.3 h ( $\pm 1.5$ ). La loba tardaba 72.5 h (3.0 d) en cubrir un mínimo de 95 km desde su madriguera hasta esta área cercana a los caribúes (figura 2). Permaneció allí (35.5 km<sup>2</sup>) 151.5 h (6.3 d) para luego dirigirse al sur rumbo al Lago del Enemigo donde se detuvo (31.9 km<sup>2</sup>) 74 h (3.1 d) antes de regresar a su madriguera. La distancia máxima respecto a ésta —103 km— se registró 174.5 h (7.3 d) después de iniciarse la excursión, a 0433 del 27 de julio. El 23 de ese mes se

22 La clave colocada en el rectángulo de la parte inferior derecha del mapa incluye las áreas (sombreadas) donde se desplazaron los lobos y los caribúes, así como la ruta punteada de la loba 388 durante su excursión. Basándose en los resultados descritos en el mapa, los investigadores determinaron cuándo y dónde la loba podría haber encontrado al caribú y cómo los sitios de ambos habrían influido en su conducta de viaje.

23 El estudio se centra en la excursión de la loba (un largo viaje lejos del área de su madriguera). En el párrafo se incluyen mediciones detalladas de los movimientos diarios durante su viaje de dos semanas: hasta dónde llegó, a qué distancia se hallaba del caribú o reno con radiocollar, el tiempo de viaje y de reposo, la rapidez con que se desplazaba. Los autores usan la designación “distancia mínima recorrida” para indicar que no podían seguirla paso por paso, pues se limitaban a tomar muestras de los movimientos. Sabían que llegaría por lo menos hasta donde habían medido. Esto muestra cómo los científicos tratan de ser precisos al comunicar los resultados. Los obtenidos en este trabajo se describen gráficamente en el mapa de la figura 2.



24 Las mediciones de la loba 388 después de la excursión se hicieron para compararlas con las del periodo previo a la excursión. Cuando efectúan una comparación, los científicos a menudo se sirven de medias —o promedios— de una serie de mediciones: distancia promedio, duración media, etcétera.

25 En las comparaciones los autores utilizaron cálculos estadísticos ( $F$  y  $df$ ) a fin de averiguar si las diferencias entre las mediciones realizadas antes de la excursión y después de ella eran estadísticamente no significativas, o sea lo bastante cercanas para ser consideradas esencialmente idénticas o similares.

26 Igual que en el caso de la loba 388, los investigadores midieron los movimientos de los caribúes durante el periodo de estudio. Las áreas donde éstos se desplazaron se muestran en la figura 2 con los polígonos sombreados que se mencionan en el segundo párrafo de la subsección.

27 En esta sección se indica que la distancia que separaba a los depredadores de su presa varió durante el periodo de estudio.

28 EXPLICACIÓN: esta sección es la parte del proceso científico correspondiente a la interpretación.

29 En esta subsección se revisan las observaciones hechas en otros trabajos y se señala que éste encaja en los patrones de ellas.

30 Los autores exponen una teoría dominante que podría explicar por qué un lobo iría tan lejos con tal de satisfacer sus necesidades de energía, al mismo tiempo que lleva a sus cachorros el alimento atrapado cerca de la madriguera. Los resultados de la investigación parecen corresponder a este patrón.

encontraba a 8 km del caribú con collar, cuatro días después de comenzada la excursión (tabla 1).

El viaje de regreso inició en 0403 el 2 de agosto, 318 h (13.2 d) después de dejar la madriguera. La loba siguió una ruta bastante directa de 18 h en el viaje de regreso, recorriendo una distancia de 75 km.

La distancia mínima cubierta durante la excursión fue 339 km. Se calcula que la velocidad mínima global fue 3.1 km/h en el viaje de ida y 4.2 km/h en el viaje de regreso.

24 **Periodo post-excursión:** Vimos a tres crías cuando recobraron el collar el 20 de agosto, pero probablemente otros se habían ocultado en la vegetación.

La telemetría registró 13 series en busca de forraje durante el periodo post-excursión. La distancia promedio cubierta durante ellas fue 18.3 km (+ 2.7 sureste, intervalo 1.2-47.7 km) y la distancia media más grande respecto a la madriguera fue de 7.1 km (+ 0.7 sureste, intervalo 1.1-11.0 km). La duración promedio de las series fue 10.9 h (+ 2.4 sureste, intervalo 1-33 h).

Cuando la loba 388 llegó a su madriguera el 2 de agosto, la distancia al caribú más cercano provisto de collar era 54 km y 79 km (tabla 1) el 9 de agosto, una semana después de haber regresado.

#### *Comparación entre la pre-excursión y la post-excursión*

25 No hallamos diferencias en la distancia promedio de las series en busca de alimento antes y después del periodo de excursión ( $F = 1.5$ ,  $df = 1$ ,  $29$ ,  $p = 0.24$ ). Asimismo la distancia máxima respecto a la madriguera era similar antes y después de la excursión ( $F = 0.004$ ,  $df = 1$ ,  $29$ ,  $p = 0.95$ ). Sin embargo, la duración promedio de las series en busca de alimento de la loba 388 disminuyó 10.0 h después de terminado su largo viaje ( $F = 3.1$ ,  $df = 1$ ,  $29$ ,  $p = 0.09$ ).

26 **Monitoreo de los caribúes (renos)**

**Movimientos de verano:** El 10 de julio, cinco de los 11 caribúes provistos de collar con radio estaban dispersos en una distancia de 10 km, 140 al sur de sus territorios de reproducción (figura 1). En el mismo día, tres de ellos se hallaban todavía allí, dos se encontraban entre esos territorios y los líderes; el tercero estaba perdido. Una semana después (julio 17), las hembras caribúes líderes provistas de collar se hallaban a 100 km más al sur (figura 1). Dos se encontraban a 5 km de distancia una de otra delante de las demás que estaban más dispersas. El 23 de julio, el caribú líder había recorrido 35 km más al sur y toda la manada estaba más dispersa. Las dos vacas más cercanas a él se encontraban a 26 y 33 km de distancia, con 37 km entre ellas. En el siguiente lugar (julio 29), el caribú situado más al sur se hallaba a 60 km. Todos estaban ahora en las áreas donde permanecieron durante toda la investigación (figura 2).

200 P.F. Frame et al.

Un polígono convexo mínimo (Mohr y Stumpf, 1966) alrededor de todos los sitios de los caribúes o renos —que había sido adquirido durante la investigación— abarcaba 85 119 km<sup>2</sup>.

27 **Respecto a la distancia con la madriguera de la loba:** La distancia entre el caribú más cercano con collar y la madriguera se redujo de 241 km una semana antes de la excursión a 124 km el día en que comenzó. Lo más cerca que un caribú con collar llegó a la madriguera fue 43 km los días 29 y 30 de julio. Durante la investigación se localizaron cuatro caribúes con collar a una distancia de 100 km de la madriguera. Los cuatro estuvieron más cerca de la loba por lo menos un día durante el periodo registrado.

## 28 Discusión

### *Abundancia de las presas*

29 Los caribúes o renos son la presa más importante de los lobos de las tundras (Clark, 1971; Kuyt, 1972; Stephenson y James, 1982; Williams, 1990). Pastan en extensas áreas; durante una parte del verano escasean o no están en el hábitat de los lobos (Heard et al., 1996). Lo siguiente indica que había pocos cerca de la madriguera: por una parte, la larga distancia entre los provistos de radio y la madriguera la semana antes de la excursión; por la otra, el aumento del tiempo que la loba 388 dedicó buscar alimento. Las observaciones de que los becerros eran dejados solos hasta 18 h —supuestamente mientras los adultos buscaban comida— vienen a corroborar el pequeño número de caribúes en esas áreas. La duración promedio de las series en busca de forraje disminuyó 10.0 h una vez concluida la excursión, cuando los caribúes estaban más cerca de la madriguera. Eso significa un aumento de los caribúes cercanos.

### *Excursión de forrajeo*

30 Un aspecto de la teoría de llevar forraje a un sitio central se refiere a la ventaja de devolver a los dependientes situados en un lugar central (la madriguera) las cargas de alimentos de diferente tamaño acarreados desde distancias variables (Orians y Pearson, 1979). Esto lo probó Carlson (1985) demostrando lo siguiente: el depredador en general consumía lejos de ese sitio la presa capturada; en cambio, daba a sus dependientes la capturada cerca. La loba 388 pasó 7.2 días en un área cercana a los caribúes antes de dirigirse a un lugar situado a 23 km de regreso a la madriguera donde pasó otros 3.1 días, seguramente cazando caribúes. Inició el viaje de regreso desde este sitio más cercano, dirigiéndose hacia la madriguera. Mientras se hallaba lejos, quizá hizo una o más cacerías exitosas y satisfizo sus necesidades de energía antes de regresar a la madriguera. Otra posibilidad consiste en que haya efectuado varios intentos de cazar y que luego se haya alimentado

antes de emprender el viaje de regreso. No sabemos si llevó comida a sus crías, pero esa conducta estaría apoyada por la teoría de llevar alimento a un sitio central.

Otros investigadores describieron los viajes redondos hechos por los lobos y los llamaron incursiones “extraterritoriales” o “pre-dispersión” (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985; Ballard *et al.*, 1997; Merrill y Mech, 2000). Por lo regular los lobos jóvenes (1-3 años de edad) son los que hacen esos movimientos en áreas donde los territorios anuales se mantienen y las presas son bastante sedentarias (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985). La larga excursión de la loba 388 se distingue en que esos lobos de la tundra no mantienen territorios anuales (Walton *et al.*, 2001) y en que las presas principales emigran a través de extensas zonas (Gunn *et al.*, 2001).

Otra diferencia entre la excursión de la loba 388 y las registradas anteriormente radica en que ella es una hembra madura en edad de procrear. Ningún estudio dedicado a los lobos territoriales ha señalado que las adultas en edad de reproducirse realizan movimientos extraterritoriales durante el verano (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985; Ballard *et al.*, 1997; Merrill y Mech, 2001). No obstante, Walton y sus colegas (2001) también aseguran que las lobas en edad de procrear realizaron excursiones.

#### Dirección del movimiento

La explicación de las rutas bastante directas que la loba 388 tomó hacia los caribúes (renos) incluye la influencia del paisaje y la experiencia. Teniendo en cuenta la duración de su viaje y los sitios de los caribúes, podría haberlos perdido por completo o el encuentro con ellos se habría retrasado de haberse dirigido al noreste.

Según una posibilidad razonable, su ruta estuvo subordinada al territorio. Las planicies sin árboles están entrecruzadas con senderos que durante siglos recorrieron miles de caribúes y otros animales para llegar a las tundras (Kelsall, 1968; Thorpe *et al.*, 2001). En el cruce de ríos, de lagos y de penínsulas estrechas los senderos convergen y conducen hacia los territorios de reproducción y veranigos de los caribúes. Los lobos los utilizan para viajar (Paquet *et al.*, 1996; Mech y Boitani, 2003; P. Frame, observación personal). En conclusión, posiblemente el paisaje rige los movimientos del animal guiándolo a donde las pistas —entre ellas el olor de los caribúes en el viento o de otros lobos— pueden conducirlo a los caribúes.

Otra posibilidad es que la loba 388 supiera dónde encontrar los caribúes en el verano. A veces los lobos sexualmente inmaduros de las tundras los siguen hacia los territorios de reproducción (D. Heard, datos inéditos). Quizá esta loba había emprendido esos viajes en años anteriores y había cazado caribúes. De ser así, en épocas de una escasez local de presas podría dirigirse a zonas donde ya había cazado antes con éxito. El monitoreo continuo de los lobos de las tundras podría contestar las preguntas sobre cómo satisfacen sus necesidades alimenticias cuando hay pocos caribúes cerca de sus madrigueras.

A menudo los caribúes forman grandes grupos al desplazarse al sur de la línea de árboles (Kelsall, 1968). Después que una manada cruza un área, su olor persiste semanas enteras (Thorpe *et al.*, 2001:104). Posiblemente la loba 388 lo olfateó en el viento, que soplabla del noreste en los días 19-21 de julio (Environment Canada, 2003) al mismo tiempo en que emprendió el viaje. Muchos factores —entre ellos la intensidad del olor, la dirección y fuerza del viento— hacen difícil examinar sistemáticamente en el campo la detección de olores por parte de los lobos (Harrington y Asa, 2003). Sin embargo, la gente percibe a más de 100 km algunos olores como los de incendios forestales o los de refinerías de petróleo. La capacidad olfativa de los perros, que se asemeja a la de los lobos, es de 100 a un millón de veces mayor (Harrington y Asa, 2003). Es, pues, razonable suponer que en condiciones adecuadas de viento el olor de muchos caribúes que viajan juntos podría ser detectado por lobos desde grandes distancias. Se desencadenaría así una larga serie de excursiones en busca de forraje.

#### Tasa del viaje

Mech (1994) señaló que la rapidez con que los lobos del Ártico recorren suelos áridos es 8.7 km/h durante un viaje normal y de 10.0 km/h cuando regresan a su madriguera, lo cual significa una diferencia de 1.3 km/h. Estas velocidades se basan en la observación directa y excluyen los periodos en que los lobos se desplazan lentamente o no se desplazan en absoluto. Las velocidades calculadas por nosotros no incluyen dichos periodos. Pero nuestro patrón se parece al de Mech (1994): el viaje de regreso era 1.6 km/h más rápido que el regular. Quizá se debió a la necesidad de llevar alimento a la madriguera. La supervivencia de las crías aumenta con el número de adultos de la manada que pueden llevarlo (Harrington *et al.*, 1983). Por tanto, al aumentar la velocidad del viaje de regreso, también podría mejorar la capacidad reproductiva de la loba al proporcionar con más rapidez alimento a sus crías.

#### Destino de los cachorros de la loba 388

La loba 388 cuidaba a sus cachorros durante las observaciones de la madriguera. Se estima que los cachorros tenían seis semanas de edad y se vio que se alejaban hasta 800 m de la madriguera. Recibían un poco de alimento regurgitado de dos de las hembras, pero se les desatendía por periodos prolongados. La excursión comenzó 16 días después de nuestras observaciones; así que es poco probable que los cachorros hayan cubierto la distancia recorrida por la loba 388. En caso de que hubieran muerto, la habrían liberado de la responsabilidad parental y le habrían permitido mayores desplazamientos.

Nuestras observaciones y la ubicación de los caribúes provistos de collar con radio indican que las presas iban

31 En estos dos párrafos los autores ofrecen explicaciones alternas de la excursión de los lobos ofrecidas por otros investigadores, pero al parecer el trabajo no las apoya.

32 Los autores exponen los motivos por los que la loba 388 se dirigió a donde se hallaban los caribúes. Aplican a este caso lo que aprendieron en trabajos anteriores, señalando que la configuración del terreno ciertamente influyó. Nótese que nos dan una descripción clara del paisaje.

33 Los autores dicen que posiblemente en sus viajes de veranos anteriores la loba 388 aprendió el lugar donde estaban los caribúes. Las dos últimas oraciones proponen ideas para investigaciones futuras.

34 O quizá la loba 388 siguió el olor de los caribúes. Los autores admiten la dificultad de demostrarlo, pero mencionan otro campo de investigaciones futuras.

35 Los autores aseguran que los resultados de este estudio corroboran los trabajos previos sobre la rapidez con que los lobos se dirigen hacia la madriguera y se alejan de ella. En la última oración señalan la manera en que los patrones observados encajarían en la teoría de la evolución.

36 Los autores también se refieren a la suerte de los cachorros de la loba 388, mientras estaba de viaje. Esto nos lleva a...

37 La descripción de la crianza cooperativa de los cachorros y luego la idea de cómo este estudio y lo que conocemos sobre la crianza cooperativa podrían encajar en las estrategias del animal tendientes a la supervivencia de la especie. Una vez más, los autores presentan la teoría más general de la evolución y la manera en que podría explicar algunos de sus resultados.

38 Y otra vez insisten en que este experimento muestra varias áreas donde otros trabajos arrojarán un poco de luz.

39 En conclusión, a juicio de los autores su investigación apoya la hipótesis que se prueba aquí. Se refieren a los efectos que el aumento de la actividad humana tiene en las tundras y que predijeron sus resultados.

40 AGRADECIMIENTOS: los autores mencionan el apoyo de otras instituciones, compañías e individuos. También se mencionan los permisos y subsidios que permitieron llevar a cabo la investigación.

41 BIBLIOGRAFÍA: lista de los trabajos citados en el informe. Puede parecer tediosa pero es parte esencial de los informes científicos. Contiene las fuentes en que se basa la investigación. Ofrece a los lectores abundantes recursos para profundizar el tema. Gran parte de ellos constituirán el fundamento de estudios científicos futuros como este.

escaseando en el área de la madriguera conforme avanzaba el verano. La loba 388 pudo haber abandonado a sus cachorros para buscar alimento para ella. Pero regresó al finalizar la excursión y fue vista cerca de ellos. De hecho, buscó alimento con un patrón similar antes y después de la excursión, lo cual indica que volvió a ocuparse de sus cachorros al regresar a la madriguera.

37 He aquí una posibilidad más probable: una o las otras dos hembras que amamantaban cuidaban a los cachorros en ausencia de la loba 388. Las tres hembras de esta madriguera no fueron vistas con ellos al mismo tiempo. Sin embargo, dos semanas antes observamos en otra madriguera a tres hembras que atendían a seis cachorros. Allí las tres fueron vistas alimentándose unas a otras e intercambiando lugares mientras los amamantaban. Esa situación en la madriguera de la loba 388 podría haber creado condiciones que permitieran a una o a varias alejarse de allí durante un tiempo, reanudando después sus deberes parentales. Sin embargo, los cachorros habrían sido destetados a las ocho semanas de edad (Packard *et al.*, 1992); así que las adultas que no amamantaban podrían haberlos atendido, como sucede con tanta frecuencia entre las manadas de lobos (Packard *et al.*, 1992; Mech *et al.*, 1999).

38 La crianza cooperativa de muchos cachorros por un grupo podría facilitar que algunas lobas en edad reproductiva buscaran alimento en sitios distantes durante los periodos veraniegos de escasez. Desde 1997 hemos visto en una o varias madrigueras a muchas hembras que amamantan. Esta estrategia reproductiva quizá refleja la adaptación a recursos alimenticios temporal y espacialmente impredecibles. Todas las posibilidades citadas requieren estudio ulterior, pero ponen de manifiesto tanto la adaptabilidad de los lobos a vivir en sitios áridos como su dependencia de los caribúes o renos.

39 Según otros investigadores (Kuyt, 1972; Walton *et al.*, 2001) y el conocimiento ecológico tradicional (Thorpe *et al.*, 2001), el movimiento de largo alcance de los lobos se debe a la disponibilidad de caribúes. Nuestro informe demuestra una rápida y extrema respuesta a la distribución y movimientos de esos animales durante el verano. La intensificación de la actividad humana en las tundras (minería, construcción de carreteras, oleoductos y ecoturismo) puede influir en los patrones de los movimientos, modificando además las interacciones entre los lobos y caribúes de la región. El monitoreo continuo de ambas especies nos ayudará a determinar si el cambio antropogénico está afectando a la asociación.

#### 40 Agradecimientos

Esta investigación contó con el apoyo de los siguientes organismos e instituciones: Department of Resources, Wildlife and Economic Development, Government of the Northwest Territories; Department of Biological Sciences de la University of Alberta; Natural Sciences and Enginee-

ring Research Council of Canada; Department of Indian and Northern Affairs Canada; Canadian Circumpolar Institute; DeBeers Canada, Ltd. Lorna Ruechel colaboró realizando las observaciones de las madrigueras. A. Gunn aportó datos sobre la ubicación de los caribúes. Agradecemos a Dave Mech por habernos permitido utilizar los radio-collares. M. Nelson, A. Gunn y tres revisores anónimos hicieron comentarios útiles a los primeros borradores del manuscrito. Esta investigación se hizo con el Wildlife Research Permit – WL002948 concedido por el Government of the Northwest Territories, Department of Resources, Wildlife, and Economic Development.

#### 41 Bibliografía

- BALLARD, W.B., AYRES, L.A., KRAUSMAN, P.R., REED, D.J. y FANCY, S.G. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monographs* 135. 47 p.
- BROWN, M.B. y FORSYTHE, A.B. 1974. Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association* 69:364–367.
- CARLSON, A. 1985. Central place foraging in the red-backed shrike (*Lanius collurio* L.): Allocation of prey between forager and sedentary consumer. *Animal Behaviour* 33:664–666.
- CLARK, K.R.F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin Island. Tesis doctoral. University of Toronto, Ontario, Canadá.
- ENVIRONMENT CANADA. 2003. National climate data information archive. Disponible en línea: [http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/Welcome\\_e.html](http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/Welcome_e.html)
- FOURNIER, B. y GUNN, A. 1998. Musk ox numbers and distribution in the NWT, 1997. File Report No. 121. Yellowknife: Department of Resources, Wildlife, and Economic Development, Government of the Northwest Territories. 55 p.
- FRITTS, S.H. y MECH, L.D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80. 79 p.
- GUNN, A., DRAGON, J. y BOULANGER, J. 2001. Seasonal movements of satellite-collared caribou from the Bathurst herd. Final Report to the West Kitikmeot Slave Study Society, Yellowknife, NWT. 80 p. Disponible en línea: [http://www.wkss.nt.ca/HTML/08\\_ProjectsReports/PDF/SeasonalMovementsFinal.pdf](http://www.wkss.nt.ca/HTML/08_ProjectsReports/PDF/SeasonalMovementsFinal.pdf)
- HARRINGTON, F.H. y ASA, C.S. 2003. Wolf communication. In: Mech, L.D., y Boitani, L., eds. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. 66–103.
- HARRINGTON, F.H., MECH, L.D. y FRITTS, S.H. 1983. Pack size and wolf pup survival: Their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13:19–26.
- HARRIS, S.A. 1986. Permafrost distribution, zonation and stability along the eastern ranges of the cordillera of North America. *Arctic* 39(1):29–38.
- HEARD, D.C. y WILLIAMS, T.M. 1992. Distribution of wolf dens on migratory caribou ranges in the Northwest



- Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 70:1504–1510.
- HEARD, D.C., WILLIAMS, T.M. y MELTON, D.A. 1996. The relationship between food intake and predation risk in migratory caribou and implication to caribou and wolf population dynamics. *Rangifer Special Issue No. 2*:37–44.
- KELSALL, J.P. 1968. The migratory barren-ground caribou of Canada. *Canadian Wildlife Service Monograph Series* 3. Ottawa: Queen's Printer. 340 p.
- KUYT, E. 1962. Movements of young wolves in the Northwest Territories of Canada. *Journal of Mammalogy* 43:270–271.
- . 1972. Food habits and ecology of wolves on barren-ground caribou range in the Northwest Territories. *Canadian Wildlife Service Report Series* 21. Ottawa: Information Canada. 36 p.
- MECH, L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of Arctic wolves. *Journal of Mammalogy* 75:741–742.
- MECH, L.D. y BOITANI, L. 2003. Wolf social ecology. In: Mech, L.D. y Boitani, L., eds. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. 1–34.
- MECH, L.D. y GESE, E.M. 1992. Field testing the Wildlink capture collar on wolves. *Wildlife Society Bulletin* 20:249–256.
- MECH, L.D., WOLFE, P. y PACKARD, J.M. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian Journal of Zoology* 77:1192–1195.
- MERRILL, S.B. y MECH, L.D. 2000. Details of extensive movements by Minnesota wolves (*Canis lupus*). *American Midland Naturalist* 144:428–433.
- MERRILL, S.B., ADAMS, L.G., NELSON, M.E. y MECH, L.D. 1998. Testing releasable GPS radiocollars on wolves and white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 26:830–835.
- MESSIER, F. 1985. Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology* 63:239–245.
- MOHR, C.O. y STUMPF, W.A. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *Journal of Wildlife Management* 30:293–304.
- MUSIANI, M. 2003. Conservation biology and management of wolves and wolf-human conflicts in western North America. Tesis doctoral. University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada.
- ORIAN, G.H. y PEARSON, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. In: Mitchell, R.D., and Stairs, G.F., eds. *Analysis of ecological systems*. Columbus: Ohio State University Press. 154–177.
- PACKARD, J.M., MECH, L.D. y REAM, R.R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: Behavioral mechanisms. *Canadian Journal of Zoology* 70:1269–1275.
- PAQUET, P.C., WIERZCHOWSKI, J. y CALLAGHAN, C. 1996. Summary report on the effects of human activity on gray wolves in the Bow River Valley, Banff National Park, Alberta. In: Green, J., Pacas, C., Bayley, S., and Cornwell, L., eds. *A cumulative effects assessment and futures outlook for the Banff Bow Valley*. Prepared for the Banff Bow Valley Study. Ottawa: Department of Canadian Heritage.
- STEPHENSON, R.O. y JAMES, D. 1982. Wolf movements and food habits in northwest Alaska. In: Harrington, F.H., and Paquet, P.C., eds. *Wolves of the world*. New Jersey: Noyes Publications. 223–237.
- THORPE, N., EYEGETOK, S., HAKONGAK, N. y QITIRMIUT ELDERS. 2001. The Tuktu and Nogak Project: A caribou chronicle. Final Report to the West Kitikmeot/Slave Study Society, Ikaluktuutiak, NWT. 160 p.
- TIMONEY, K.P., LA ROI, G.H., ZOLTAL, S.C. y ROBINSON, A.L. 1992. The high subarctic forest-tundra of northwestern Canada: Position, width, and vegetation gradients in relation to climate. *Arctic* 45(1):1–9.
- WALTON, L.R., CLUFF, H.D., PAQUET, P.C. y RAMSAY, M.A. 2001. Movement patterns of barren-ground wolves in the central Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy* 82: 867–876.
- WILLIAMS, T.M. 1990. Summer diet and behavior of wolves denning on barren-ground caribou range in the Northwest Territories, Canada. Tesis de maestría en ciencias. University of Edmonton, of Alberta, Edmonton, Alberta, Canadá.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4a. ed. Nueva Jersey: Prentice Hall. 663 p.

## Apéndice III. Respuestas de las autoevaluaciones y los problemas genéticos

Los números en *itálicas* se refieren al número de la sección relevante para cada respuesta.

### CAPÍTULO 1

1. átomos	1.2
2. célula	1.2
3. animales	1.4
4. energía, nutrientes	1.3
5. homeostasis	1.3
6. d	1.3
7. reproducción	1.3
8. d	1.3
9. a	1.2
d	1.3
e	1.4
10. a	1.2
d	1.3
f	1.4
11. b	1.9
12. b	1.6
13. c	1.2
b	1.5
d	1.9
e	1.6
a	1.6
f	1.8

### CAPÍTULO 2

1. Falso, el H no tiene neutrones	2.2
2. d	2.2
3. b	2.2
4. b	2.3
5. a	2.3
6. a	2.4
7. covalente polar	2.4
8. c	2.5
9. H <sup>+</sup> y OH <sup>-</sup>	2.5
10. d	2.6
11. a	2.6
12. c	2.6
13. b	2.5
14. c	2.5
b	2.2
d	2.3
h	2.2
g	2.5
f	2.3
e	2.3
a	2.3

### CAPÍTULO 3

1. c	3.2
2. cuatro	3.2
3. a	3.2
4. e	3.3, 3.7
5. c	3.4
6. Falso	3.4
7. b	3.4
8. almidón, glucógeno, celulosa	3.3
9. e	3.4
10. d	3.5, 3.7
11. d	3.6
12. d	3.7
13. a	3.7
14. a, aminoácido	3.5
b, carbohidrato	3.3
c, polipéptido	3.5
d, ácido graso	3.4
15. c	3.5
e	3.7
f	3.4
d	3.7

a	3.3
b	3.4
16. g	3.5
b	3.5
d	3.7
f	3.7
a	3.4
c	3.4
e	3.3
i	3.5
h	3.3

### CAPÍTULO 4

1. célula	4.2
2. c	4.2
3. Falso	4.6
4. c	4.4
5. c	4.5
6. c	4.4
7. lisosomas	4.8
8. c, b, d, a	4.8
9. lípidos y proteínas	4.8
10. Falso. Algunas secretan una cubierta	4.5
11. a	4.4
12. d	4.11
13. a	4.11
14. c	4.9
f	4.9
a	4.5
e	4.8
d	4.8
b	4.8

### CAPÍTULO 5

1. c	5.2
2. a	5.3
3. b	5.2
4. d	5.4
5. c	5.3, 5.4

### CAPÍTULO 6

1. autótrofo: mala hierba; heterótrofos: gato, ave, oruga	6.1
2. dióxido de carbono; luz solar	6.1
3. a	6.2
4. a	6.4
5. d	6.5

6. b	6.5
7. b	6.5
8. c	6.4, 6.7
9. b	6.7
10. e	6.7
11. f	6.7
12. f	6.7
h	6.7
g	6.5
d	6.5, 6.6
e	6.8
b	6.1
a	6.2
c	6.1

### CAPÍTULO 7

1. Falso (las plantas también realizan la respiración aerobia)	7.2
2. d	7.3
3. a	7.2
4. c	7.3
5. b	7.4
6. e	7.3 - 7.5
7. b	7.4
8. c	7.5
9. c	7.6
10. b	7.6
11. c	7.5
12. d	7.7
13. f	7.6
14. b	7.3
c	7.6
a	7.4
d	7.5
15. b	7.4
d	7.3
a	7.3, 7.6
c	7.5
f	7.5
e	7.4

### CAPÍTULO 8

1. b	8.2
2. centrómero	8.2
3. d	8.2
4. c	8.4
5. d	8.4
6. c	8.4
7. a	8.6
8. d	8.6
9. 3'-CCAAAGAAGTCTCT-5'	8.6
10. d	8.7
11. c	8.4
12. d	8.7
13. b	8.2
14. clonación terapéutica	8.7
15. d	8.3
b	8.1, 8.7
a	8.4
f	8.2
e	8.6
g	8.6
c	8.2

### CAPÍTULO 9

1. c	9.2
2. b	9.3
3. d	9.3

4. a	9.2
5. c	9.2
6. c	9.4
7. a	9.4
8. 15 aminoácidos	9.4
9. a	9.3
10. a	9.5
11. d	9.5
12. a	9.4
13. c	9.4
14. f	9.6
15. c	6.1
g	6.2
e	6.1
a	6.1
f	6.1
d	6.1
b	6.1

### CAPÍTULO 10

1. d	10.2
2. d	10.2, 10.3
3. d	10.2
4. factores de transcripción	10.2
5. b	10.2
6. h	10.2
7. c	10.3
8. d	10.4
9. d	10.2
10. b	10.4
11. c	10.4
12. c	10.3
13. d	10.3
14. b	10.5
15. f	10.4
a	10.4
b	10.5
e	10.4
c	10.2
d	10.2

### CAPÍTULO 11

1. d	11.2
2. b	11.2
3. d	11.2
4. e	11.2
5. b	11.3
6. c	11.3
7. b	11.2
8. a	11.2
9. interfase, profase, metafase, anafase, telofase	11.3
10. c	11.2
11. a	11.2
12. El receptor del FCE (RFCE), al igual que BRCA1, BRCA2 y 53BP1, todos ellos mencionados en este capítulo	11.5, 11.6
13. b	11.6
14. c	11.4
f	11.3
a	11.6
g	11.4
b	11.4
e	11.6
d	11.3
15. d, b, c, a	11.3

### CAPÍTULO 12

1. b	12.1
2. c	12.2
3. d	12.2
4. b	12.2
5. b	12.4
6. profase I	12.4
7. c	12.3, 12.6
8. a	12.2
9. e	12.4
10. las cromátidas hermanas permanecen unidas	12.3
11. b	12.4, 12.6
12. b	12.2
c	12.3
a	12.2
e	12.5
d	12.2

### CAPÍTULO 13

1. b	13.2
2. a	13.2
3. descendencia	13.3
4. b	13.3
5. c	13.3
6. a	13.3
7. b	13.3
8. d	13.4
9. c	13.4
10. c	13.5
11. b	13.5
12. variación continua	13.6
13. b	13.4
d	13.3
a	13.2
c	13.2

### CAPÍTULO 14

1. b	14.2
2. b	14.2
3. a	14.2
4. b	14.3
5. Falso	14.4
6. c	14.4
7. d	14.4
8. Herencia dominante ligada al cromosoma Y	14.4, 14.6
9. Un cromosoma X de la madre y otro del padre	14.6
10. d	14.6
11. b	14.6
12. d	14.6
13. Verdadero	14.6
14. c	14.6
15. c	14.6
e	14.5
f	14.6
b	14.5
a	14.2
d	14.6

### CAPÍTULO 15

1. c	15.2
2. a	15.2
3. b	15.2
4. b	15.3
5. c	15.3

6. secuenciación del ADN	15.4	<b>CAPÍTULO 18</b>	<b>CAPÍTULO 21</b>	<b>CAPÍTULO 24</b>	<b>CAPÍTULO 27</b>				
7. b	15.4	1. c	18.2, 18.5	1. c	24.2	1. b	27.2		
8. d	15.3, 15.5	2. c	18.4	2. a	21.4	2. d	24.2	2. néctar, aceites, polen, sexo	27.2
9. d	15.5	3. a	18.4	3. b	21.3	3. a	24.3	3. b	27.3
10. b	15.10	4. a	18.4	4. c	21.4	4. c	24.2, 24.3	4. b	27.3
d	15.2	5. c	18.5	5. a	21.5	5. d	24.3, 24.4	5. c	27.4
e	15.10	6. b	18.6	6. e	21.3, 21.4, 21.6	6. c	24.5	6. a	27.4
f	15.7	7. electrodos	18.3	7. b	21.5	7. f	24.5	7. c	27.5
11. c	15.6	8. d	18.5	8. Verdadero	21.4	8. a	24.5, 24.6	8. c	27.6
12. b	15.10	9. c	18.5	9. c	21.6, 21.7	9. c	24.7	9. d	27.7
13. a	15.3	10. ARN	18.4	10. a	21.3, 21.4	10. f	24.2, 24.8 - 24.10	10. d	27.8
d	15.2	11. a	18.5	11. a	21.2	11. c	24.10, 24.11	11. b	27.9
c	15.2	12. d	18.7	12. d	21.8	12. Verdadero	24.6	12. a	27.8
e	15.4	13. c	18.6	13. b	21.8	13. b	24.2	13. c	27.9
b	15.2	14. ADN	18.4	14. c	21.3	i	24.3	14. c, e, b, a, d	27.7
14. c	15.5	15. f	18.2	d	21.4	g	24.4	15. c	27.3
g	15.7	c	18.4	a	21.6	f	24.9	f	27.2
d	15.3	d	18.5	b	21.7	c	24.7	g	27.3
e	15.10	a	18.5	15. c	21.5	d	24.8	d	27.2
b	15.1	b	18.7	i	21.2	a	24.8	b	27.3
a	15.6	e	18.7	a	21.2	h	24.8	a	27.3
f	15.6			e	21.7	e	24.9		
				d	21.4				
				g	21.4				
				h	21.5				
<b>CAPÍTULO 16</b>		<b>CAPÍTULO 19</b>		<b>CAPÍTULO 22</b>		<b>CAPÍTULO 25</b>		<b>CAPÍTULO 28</b>	
1. b	16.2	1. c	19.2	1. c	22.2	1. a	25.2	1. a	28.3
2. d	16.3, 16.4	2. b	19.4	2. a	22.2	2. d	25.2, 25.7	2. a	28.3
3. e	16.5	3. c	19.2	3. a	22.2	3. c	25.3	3. a	28.3
4. Gondwana	16.7	4. ARN	19.2	4. c	22.4	4. c	25.3	4. b	28.4
5. c	16.2, 16.8	5. c	19.3	5. d	22.5	5. a, b, e	25.3	5. b	28.4
6. d	16.5	6. Falso	19.6	6. hifa	22.2	6. A; B; tallo	25.4	6. c	28.4
7. a	16.2, 16.3	7. uno	19.5	7. c	22.5	7. b	25.3	7. c	28.5
c	16.7	8. c	19.7	8. b	22.5	8. b	25.3	8. a	28.5
e	16.7	9. b	19.7	9. a	22.3	9. b	25.7	9. d	28.6
f	16.3	10. d	19.7	10. b	22.6	10. c	25.7	10. a	28.8
g	16.1	11. a	19.7	11. a	22.3, 22.6	11. b	25.2	11. a	28.7
h	16.7	12. a	19.5	12. d	22.3, 22.7	d	25.7	12. b	28.9
8. 65.5	16.6	13. c	19.3, 19.7	13. d	22.7	e	25.3	13. c	28.3
9. Eón Arqueano	16.6	14. a	19.8	14. b	22.7	c	25.3	14. b	28.3
10. a	16.8	15. e	19.8	15. d	22.2	f	25.6	j	28.3
11. d	16.8	f	19.7	b	22.2	a	25.7	a	28.4
12. e	16.4	b	19.2	a	22.3			c	28.8
a	16.2	a	19.4	f	22.4			d	28.5
d	16.9	g	19.6	g	22.5			h	28.4
h	16.5	h	19.8	c	22.6			f	28.3
c	16.8	d	19.5	e	22.6			i	28.4
b	16.3	c	19.8					k	28.4
f	16.8							e	28.4
g	16.4							g	28.3
<b>CAPÍTULO 17</b>		<b>CAPÍTULO 20</b>		<b>CAPÍTULO 23</b>		<b>CAPÍTULO 26</b>		<b>CAPÍTULO 29</b>	
1. poblaciones	17.2	1. c	20.3	1. Verdadero	23.2	1. e	26.2	1. a	29.1
2. b	17.2	2. d	20.4	2. d	23.2	2. b	26.2	2. b	29.4
3. a	17.2	3. b	20.3	3. a	23.5	3. b	26.3	3. b	29.4
4. c	17.2, 17.3	4. c	20.5	4. a	23.6	4. b	26.3	4. a	29.6
5. especiación alopátrica	17.11	5. d	20.3	5. b	23.13	5. e	26.4	5. a	29.8
6. a, d	17.6	6. d	20.9	6. a	23.8	7. d	26.4	6. c	29.8
7. b, c	17.6	7. d	20.8	7. b	23.11	8. b	26.3	7. b	29.8
8. b, e	17.5	8. b	20.6	8. a	23.2	9. c	26.5	8. a	29.6
9. d	17.7	9. c	20.7	9. c	23.10, 23.13	10. a	26.5	9. a	29.10
10. e	17.7	10. d	20.7	10. b	23.15	11. d	26.4	10. endorfinas	29.7
11. b	17.9	11. c	20.8	11. cerrado	23.7, 23.8	12. c	26.6	11. b	29.7
12. c	17.14	12. a	20.9	12. b	23.3	13. c	26.5	12. blanca	29.9
13. b	17.14	13. a	20.3	j	23.3	14. e	26.6	13. f	29.9
14. c	17.9	14. a	20.8	d	23.4	15. c	26.5	d	29.6
e	17.4	15. d	20.3	i	23.5	g	26.2	g	29.11
g	17.2	g	20.6	c	23.6	e	26.6	b	29.10
b	17.8	a	20.3	a	23.2, 23.9	b	26.3	h	29.10
f	17.13	b	20.7	g	23.7	d	26.5	e	29.2
a	17.13	f	20.7	e	23.10	a	26.5	i	29.2
d	17.14	h	20.8	f	23.8	f	26.6	c	29.10
h	17.14	e	20.8	h	23.15			f	29.9
		c	20.9						



**CAPÍTULO 30**

1. b	30.3
2. c	30.2
3. c	30.3
4. e	30.7
5. a	30.3
6. b	30.8
7. b	30.9
8. a	30.3
9. b	30.9
10. c	30.5
11. d	30.5
12. b	30.4
13. c	30.6
14. a	30.4
15. d	30.5
g	30.9
f	30.4
a	30.4
h	30.5
e	30.7
b	30.8
i	30.9
c	30.7

**CAPÍTULO 31**

1. a	31.2
2. b	31.4
3. a	31.4
4. d	31.3
5. insulina; glucagón	31.8
6. negativa	31.6
7. b	31.8
8. d	31.6
9. a	31.10
10. c	31.7
11. a	31.4, 31.10
12. d	31.10
13. f	31.11
14. insulina	31.9
15. d	31.7
f	31.6
c	31.6
e	31.8
a	31.10
b	31.2

**CAPÍTULO 32**

1. a	32.2
2. d	32.3
3. b	32.4
4. a	32.3
5. a	32.3
6. bíceps	32.4
7. a	32.4
8. b	32.5
9. d	32.5
10. d	32.6
11. c	32.6
12. d	32.6
13. Falso	32.1, 32.7
14. a	32.7
15. h	32.4
f	32.6
g	32.6
e	32.3
i	32.5
c	32.3
b	32.2
d	32.3
a	32.6

**CAPÍTULO 33**

1. d	33.2
2. d	33.2
3. pulmonar	33.2
4. plasma	33.5
5. b	33.5
6. d	33.5
7. b	33.4
8. b	33.4
9. a	33.7
10. b	33.9
11. ventrículo izquierdo	33.4
12. arteria	33.3
13. b	33.11
14. b	33.10
15. f	33.6
a	33.11
e	33.4
g	33.4
b	33.4
c	33.6
d	33.3

**CAPÍTULO 34**

1. e	34.2, 34.3
2. g	34.4, 34.5
3. c	34.4
4. d	34.4
5. d	34.2
6. Rápida, fija y general, son respuestas correctas	34.4
7. Discrimina entre lo propio y extraño, es diversa, específica y tiene memoria, son respuestas correctas	34.6
8. d	34.5
9. b	34.7
10. e	34.9
11. b	34.9
12. c	34.10
13. e	34.10
b	34.2
c	34.9
d	34.9
a	34.5

**CAPÍTULO 35**

1. d	35.2
2. b	35.3
3. a	35.4
4. c	35.4
5. d	35.6
6. a	35.6
7. fierro	35.7
8. b	35.7
9. d	35.7
10. c	35.7
11. d	35.6
12. Verdadero	35.6
13. a	35.6
14. bacteria	35.8
15. d	35.5
h	35.5
f	35.4
e	35.7
g	35.5
c	35.5
b	35.5
a	35.6

**CAPÍTULO 36**

1. d	36.2
2. b	36.5
3. c	36.3
4. b	36.7
5. a	36.7
6. c	36.8, 36.11
7. a	36.5, 36.7
8. b	36.7
9. b	36.11
10. d	36.9
11. microvellosidades	36.6
12. c	36.10
13. b	36.12
14. a	36.11
15. f	36.7
b	36.8
a	36.7
d	36.7
e	36.5
c	36.7

**CAPÍTULO 37**

1. c	37.2
2. d	37.2
3. c	37.2
4. a	37.3
5. b	37.4
6. a	37.4
7. b	37.4
8. a	37.4
9. agua	37.4
10. diálisis	37.5
11. c	37.3
a	37.3
b	37.3
e	37.4
d	37.4
12. c	37.6
13. b	37.6
a	37.6
d	37.6
c	37.6
e	37.6

**CAPÍTULO 38**

1. a	38.2
2. b	38.2
3. a	38.3
4. c	38.5
5. b	38.4
6. c	38.8
7. c	38.3
d	38.3
g	38.4
e	38.3
b	38.3
a	38.4
f	38.5
8. a	38.11
9. Falso	38.10
10. ectodermo, mesodermo, endodermo	38.9
11. c	38.12
12. b	38.15
a	38.3
d	38.5
c	38.5
e	38.5
g	38.12
f	38.15
13. a	38.12
d	38.12

c	38.12
f	38.12
b	38.13
e	38.13

**CAPÍTULO 39**

1. d	39.2
2. b	39.2
3. c	39.4
4. c	39.5
5. a	39.1
6. aves	39.6
7. protección ante depredadores; mayor capacidad para proteger un territorio en un grupo	39.7
8. d	39.8
9. d	39.8
10. parientes cercanos	39.8
11. h	39.3
e	39.8
c	39.3
b	39.6
d	39.6
a	39.3
f	39.7
g	39.3

**CAPÍTULO 40**

1. grupal	40.2
2. f	40.3
3. 400	40.2
4. 1600	40.3
5. a	40.3
6. d	40.4
7. d	40.5
8. b	40.7
9. d	40.8
10. a	40.7
11. a	40.5
12. c	40.5
13. c	40.4
d	40.3
a	40.3
e	40.4
b	40.4

**CAPÍTULO 41**

1. b	41.2
2. d	41.2
3. e	41.4
4. d	41.4
5. b	41.3
d	41.6
c	41.2
a	41.5
e	41.4
6. b	41.6
7. b	41.7
8. pioneras	41.7
9. c	41.7
10. a	41.9
11. b	41.4
12. c	41.6
13. a	41.5
14. c	41.9
b	41.7
d	41.8
a	41.8
f	41.8
e	41.4

**CAPÍTULO 42**

1. b	42.2
2. d	42.2
3. d	42.3
4. d	42.2
5. a	42.2
6. c	42.7
7. b	42.8
8. d	42.8
9. d	42.8
10. a	42.10
11. c	42.10
12. b	42.8
13. a	42.9
14. b	42.8
15. d	42.8
c	42.8
b	42.9
a	42.9

**CAPÍTULO 43**

1. b	43.2
2. d	43.2
3. d	43.2
4. a	43.3
5. b	43.3
6. b	43.4
7. d	43.4
8. c	43.6
9. a	43.10
10. menos	43.11
11. d	43.14
12. c	43.13
13. c	43.10
14. b	43.4
15. d	43.10
e	43.7
f	43.5
c	43.6
b	43.12
h	43.9
i	43.6
a	43.8
g	43.14

**CAPÍTULO 44**

1. b	44.2
2. d	44.2
3. a	44.3
4. c	44.4
5. a	44.5
6. d	44.5
7. a	44.7
8. Falso	44.4
9. b	44.8
10. b	44.7
11. c	44.9
12. d	44.9
13. c	44.9
14. d	44.10
15. g	44.9
a	44.7
i	44.9
e	44.4
d	44.2
f	44.5
h	44.8
b	44.3
c	44.3

## Capítulo 13: Problemas de genética

1. amarillo
2. a.  $AB$   
b.  $AB, aB$   
c.  $Ab, ab$   
d.  $AB, Ab, aB, ab$
3. a. Toda la descendencia será  $AaBB$ .  
b.  $1/4 AaBB$  (25% de cada genotipo)  
 $1/4 AaBb$   
 $1/4 AaBB$   
 $1/4 AaBb$   
c.  $1/4 AaBb$  (25% de cada genotipo)  
 $1/4 Aabb$   
 $1/4 aaBb$   
 $1/4 aabb$   
d.  $1/16 AaBB$  (6.25% de los genotipos)  
 $1/8 AaBB$  (12.5%)  
 $1/16 aaBB$  (6.25%)  
 $1/8 AaBb$  (12.5%)  
 $1/4 AaBb$  (25%)  
 $1/8 aaBb$  (12.5%)  
 $1/16 AAbb$  (6.25%)  
 $1/8 Aabb$  (12.5%)  
 $1/16 aabb$  (6.25%)
4. Una cruce monohíbrida.
5. Dominancia incompleta; una cruce entre dos gatos  $Mm$  produce una descendencia  $1/2 Mm$ ,  $1/4 MM$  y  $1/4 mm$ . Debido a que el genotipo  $MM$  es letal, la probabilidad de que cualquier gatito se encuentre entre los heterocigotos sobrevivientes es de  $2/3$ .
6. a. Ambos padres son heterocigotos ( $Aa$ ), los hijos con el fenotipo albino son homocigotos recesivos ( $aa$ ); los hijos no afectados pueden ser homocigotos dominantes ( $AA$ ) o heterocigotos ( $Aa$ ).  
b. Todos son homocigotos recesivos ( $aa$ ).  
c. El padre homocigoto recesivo ( $aa$ ) y la madre heterocigota ( $Aa$ ). El hijo con el fenotipo albino es homocigoto recesivo ( $aa$ ) y los hijos no afectados son heterocigotos ( $Aa$ ).

## Capítulo 14: Problemas de genética

1. Autosómico dominante. Una de las hembras de la primera generación no es afectada, por lo que el alelo no puede ser portado en el cromosoma X. El alelo autosómico no puede ser recesivo, porque si lo fuera, ambos padres serían homocigotos para el alelo y por tanto todos sus hijos serían afectados.
2. a. En lo que respecta a los alelos ligados al cromosoma X, un individuo masculino puede producir un solo tipo de gameto. Por ello, la mitad de los gametos que produce portan un cromosoma X y la otra mitad portan un cromosoma Y. De esta forma, todos los gametos que portan el cromosoma X tendrán el alelo ligado al mismo.  
b. Un individuo femenino homocigoto para un alelo X produce sólo un tipo de gametos.  
c. El 50% de los gametos de una hembra heterocigota para un alelo ligado al sexo porta uno de los dos alelos en ese locus; el otro 50% porta el alelo correspondiente para ese locus.
3. a. 25%; b. 25%; c. 50%
4. Mediante la translocación, uno de los tres cromosomas 21 del individuo pudo haberse unido al extremo de un cromosoma 14. El individuo seguiría teniendo 46 cromosomas, pero sus células somáticas tendrían el cromosoma 31 translocado además de los dos cromosomas 21 normales.
5. 50%.

## Apéndice IV. Tabla periódica de los elementos

El símbolo de cada elemento es una abreviatura de su nombre. Los símbolos de algunos elementos son abreviaturas del nombre en latín. Por ejemplo, Pb (plomo) es la forma corta de *plumbum*, de la cual se deriva la palabra "plomiería"; los antiguos romanos fabricaban sus tuberías con este material.

Los elementos en cada columna se comportan de manera similar. Por ejemplo, todos los elementos de la primera columna a la derecha son gases inertes; no interactúan con otros átomos. En la naturaleza, estos elementos están formados por átomos aislados.

Grupo		Las masas atómicas están basadas en el carbono 12. Los números que se encuentran entre paréntesis corresponden a la masa de los isótopos más estables o más conocidos de los elementos radiactivos.																Gases nobles						
IA(1)		VIII										IIIA(13)					IVA(14)	VA(15)	VIA(16)	VIIA(17)	(18)			
1	1											11						13	14	15	16	17	18	2
	H											Na						Al	Si	P	S	Cl	Ar	He
	1.008											22.99						26.98	28.09	30.97	32.06	35.45	39.95	4.003
2	3	4																5	6	7	8	9	10	
	Li	Be																B	C	N	O	F	Ne	
	6.941	9.012																10.81	12.01	14.01	16.00	19.00	20.18	
3	11	12																						
	Na	Mg																						
	22.99	24.31																						
4	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36						
	K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr						
	39.10	40.08	44.96	47.90	50.94	52.00	54.94	55.85	58.93	58.7	63.55	65.38	69.72	72.59	74.92	78.96	79.90	83.80						
5	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54						
	Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe						
	85.47	87.62	88.91	91.22	92.91	95.94	98.91	101.1	102.9	106.4	107.9	112.4	114.8	118.7	121.8	127.6	126.9	131.3						
6	55	56	57*	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86						
	Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn						
	132.9	137.3	138.9	178.5	180.9	183.9	186.2	190.2	192.2	195.1	197.0	200.6	204.4	207.2	209.0	(210)	(210)	(222)						
7	87	88	89**	104	105	106	107	108	109															
	Fr	Ra	Ac	Unq	Unp	Unh	Uns	Uno	Une															
	(223)	226.0	(227)	(261)	(262)	(263)	(262)	(265)	(266)															

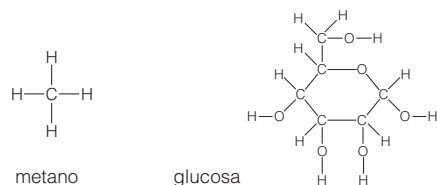
Elementos de transición interna														
* Serie de los lantánidos	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
	Ce	Pr	Nd	Pm	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb	Lu
	140.1	140.9	144.2	(145)	150.4	152.0	157.3	158.9	162.5	164.9	167.3	168.9	173.0	175.0
** Serie de los actínidos	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103
	Th	Pa	U	Np	Pu	Am	Cm	Bk	Cf	Es	Fm	Md	No	Lr
	232.0	231.0	238.0	237.0	(244)	(243)	(247)	(247)	(251)	(252)	(257)	(258)	(259)	(260)



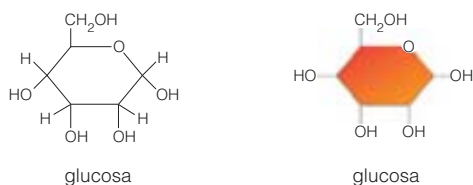
## Apéndice V. Modelos moleculares

La estructura de una molécula puede ser representada mediante diferentes tipos de modelos moleculares. Tales modelos nos permiten visualizar características diferentes de la misma estructura.

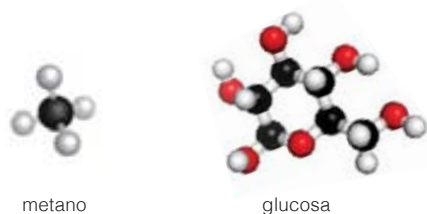
Los modelos estructurales muestran cómo se conectan entre sí los átomos en una molécula:



En tales modelos, cada línea indica un enlace covalente: los enlaces dobles se representan con dos líneas; los enlaces triples con tres. Algunos átomos o enlaces pueden estar implícitos pero no se muestran. Por ejemplo, las estructuras que contienen un anillo de carbono, como las de la glucosa y otros azúcares, se representan a menudo como polígonos. Si no se muestra ningún átomo en la esquina de un polígono, está implícito que se trata de un átomo de carbono. Los átomos de hidrógeno enlazados a uno de los átomos en el eje de carbono de una molécula también se pueden omitir:



Los modelos de barras y esferas muestran los tamaños relativos de los átomos y sus posiciones en tres dimensiones:



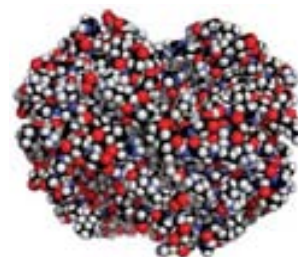
Todos los tipos de enlaces covalentes (simple, doble o triple) se muestran como una barra. Por lo regular, los elementos que aparecen en tales modelos se encuentran codificados en colores estandarizados:



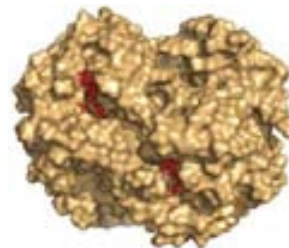
Los modelos de espacio lleno muestran las fronteras externas de los átomos en tres dimensiones:



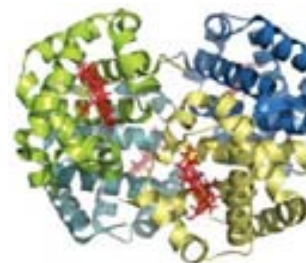
Un modelo de una molécula grande puede ser bastante complejo si se muestran todos los átomos. Este modelo de relleno de espacio de la hemoglobina es un ejemplo:



Para reducir la complejidad visual, otros tipos de modelos omiten a los átomos individuales. Los modelos superficiales de grandes moléculas pueden mostrar características tales como una hendidura del sitio activo (figura 5.10). En este modelo superficial de la hemoglobina, puedes observar dos grupos hemo (en rojo) acomodados en las bolsas de la proteína:



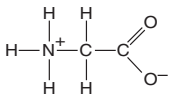
Las moléculas grandes, como las proteínas, a menudo se muestran como modelos de listones. Tales modelos resaltan las estructuras secundarias, como las hélices o las láminas. En este modelo de listón de la hemoglobina puedes apreciar las cuatro cadenas de polipéptidos acopladas, cada una de las cuales se pliega alrededor de un grupo hemo:



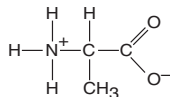
Tales detalles estructurales son pistas para saber cómo funciona una molécula. La hemoglobina es el principal portador de oxígeno en la sangre de los vertebrados. El oxígeno se une a los grupos hemo, de manera que una molécula de hemoglobina puede sostener cuatro moléculas de oxígeno.

**Neutros, grupo lateral no polar**

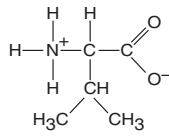
glicina (gly)



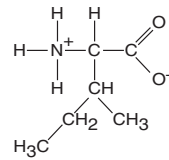
alanina (ala)



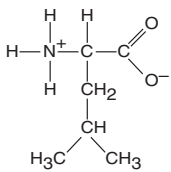
valina (val)



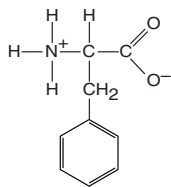
isoleucina (ile)



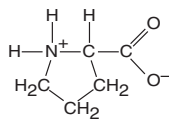
leucina (leu)



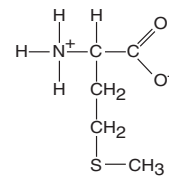
fenilalanina (fe)



prolina (pro)

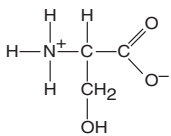


metionina (met)

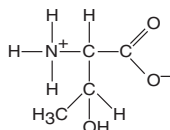


**Neutros, grupo lateral polar**

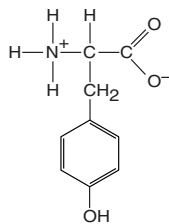
serina (ser)



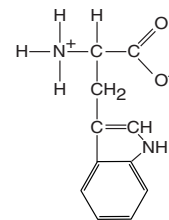
treonina (thr)



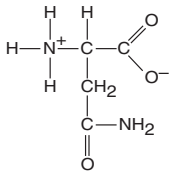
tirosina (tyr)



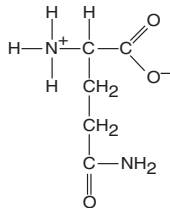
triptófano (trp)



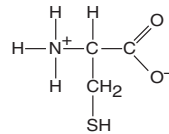
asparagina (asn)



glutamina (gln)

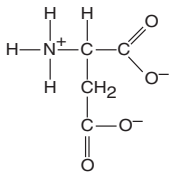


cisteína (cys)

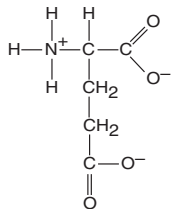


**Grupo lateral ácido**

ácido aspártico (asp)

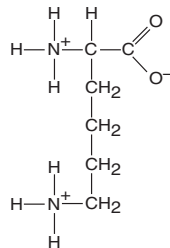


ácido glutámico (glu)

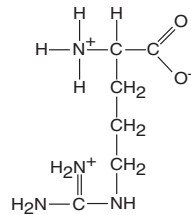


**Grupo lateral básico**

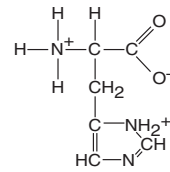
lisina (lys)



arginina (arg)



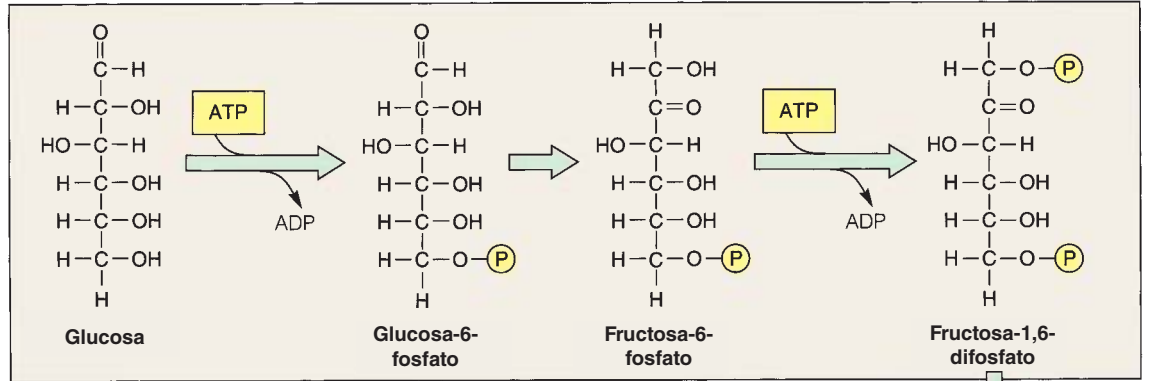
histidina (his)



## Apéndice VI. Un vistazo más cercano a algunas de las principales vías metabólicas

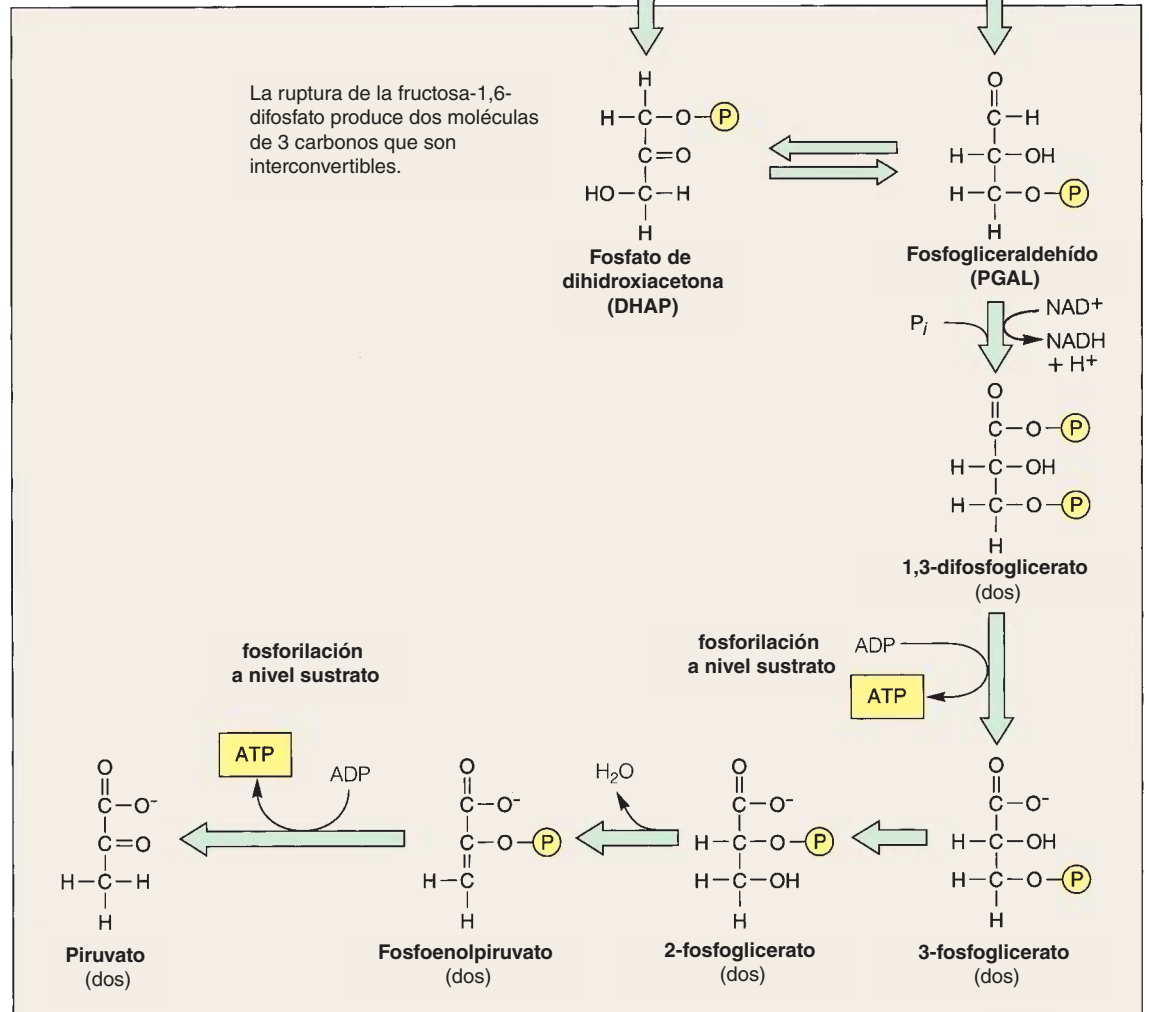
PASOS DE LA GLUCÓLISIS CON REQUERIMIENTOS DE ENERGÍA

(Se invierten dos ATP)



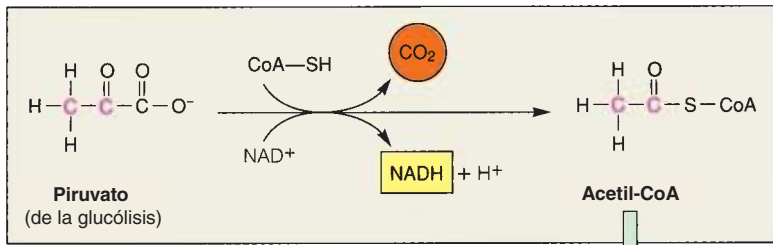
PASOS DE LA LIBERACIÓN DE ENERGÍA EN LA GLUCÓLISIS

(Se producen cuatro ATP)



**Figura A** La glucólisis da como resultado dos moléculas de piruvato de 3 carbonos por cada molécula de glucosa de 6 carbonos que entra en las reacciones. El rendimiento neto de energía es de dos moléculas de ATP (se invierten dos, se producen cuatro).



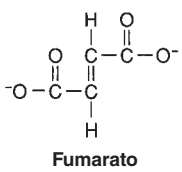
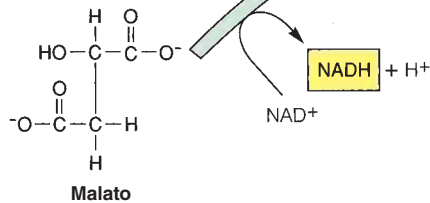


**Paso 1. Conversiones preparatorias.** El grupo  $\text{COO}^-$  del piruvato se pierde (en forma de  $\text{CO}_2$ ); hidrógeno y electrones son transferidos al  $\text{NAD}^+$ , para formar  $\text{NADH} + \text{H}^+$ . El fragmento de acetil de 2 carbonos se enlaza con la coenzima A para formar acetil-CoA.

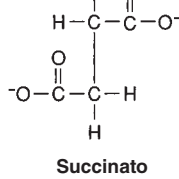
**Paso 2.** El fragmento de acetilo se transfiere al oxaloacetato (el punto de entrada al ciclo de Krebs), para formar citrato de 6 carbonos.

**Paso 3.** Se pierde una molécula de  $\text{H}_2\text{O}$  y después se agrega otra molécula de  $\text{H}_2\text{O}$  para convertir el citrato en su isómero, el isocitrato. Se pierde el grupo  $\text{COO}^-$  del isocitrato (en forma de  $\text{CO}_2$ ). Hidrógeno y electrones del compuesto resultante son transferidos hacia el  $\text{NAD}^+$ , para formar  $\text{NADH} + \text{H}$ .

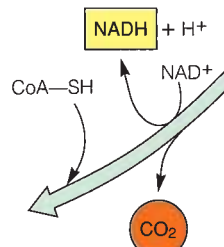
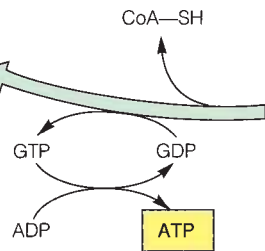
**Paso 7.** El oxaloacetato se regenera y se transfieren hidrógeno y electrones al  $\text{NAD}^+$  para formar  $\text{NADH} + \text{H}$ .



**Paso 6.** Transporte de electrones al  $\text{FAD}$  para formar  $\text{FADH}_2$ .



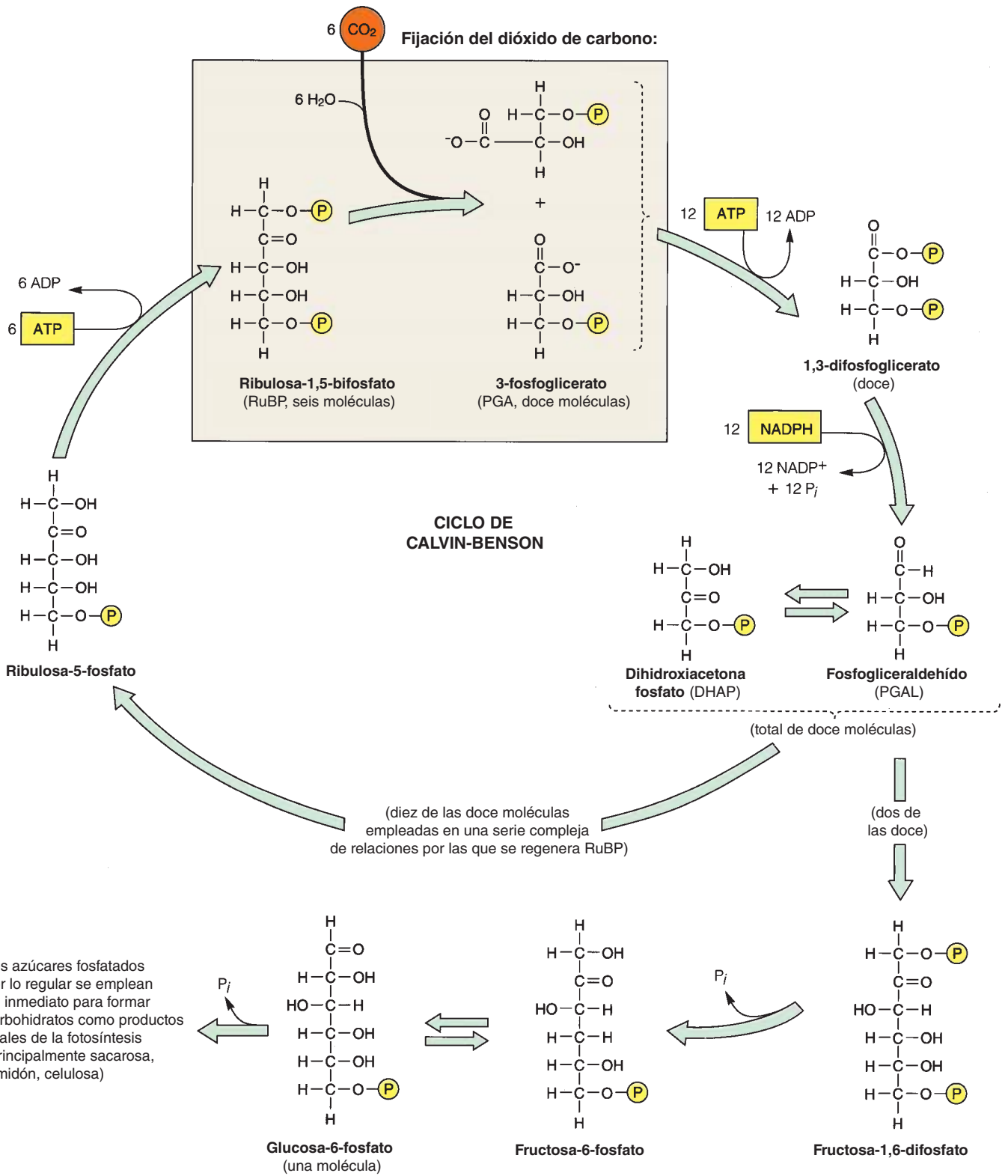
**Paso 5.** Fosforilación a nivel sustrato. Desplazamiento del grupo  $\text{CoA}$  por el fosfato y su transferencia al  $\text{GDP}$  (para formar  $\text{GTP}$  que dona el grupo fosfato al  $\text{ADP}$ ).



**Paso 4.** El grupo  $\text{COO}^-$  se pierde (en forma de  $\text{CO}_2$ ) del compuesto resultante; se transfieren hidrógeno y electrones para formar otro  $\text{NADH} + \text{H}$ . El compuesto resultante queda unido a la  $\text{CoA}$ .

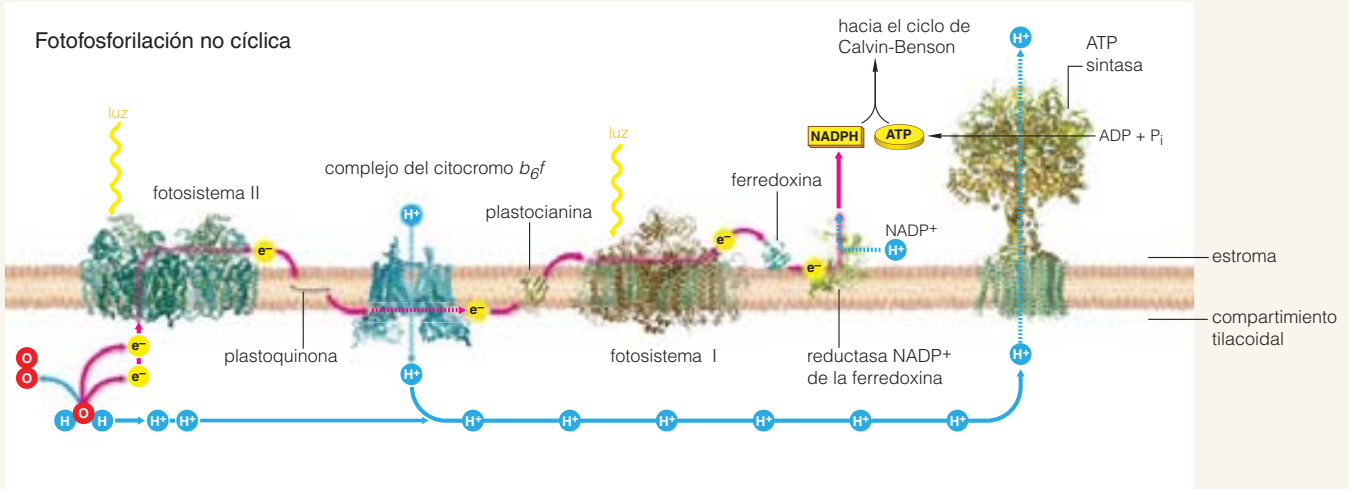
**CICLO DE KREBS**

**Figura B** Ciclo de Krebs, también conocido como el ciclo del ácido cítrico. El color rojo identifica los átomos de carbono que se introducen a la trayectoria cíclica (a través de la acetil-CoA) y salen (a través del dióxido de carbono). Estas reacciones cíclicas se efectúan dos veces por cada molécula de glucosa que ha sido degradada a dos moléculas de piruvato.

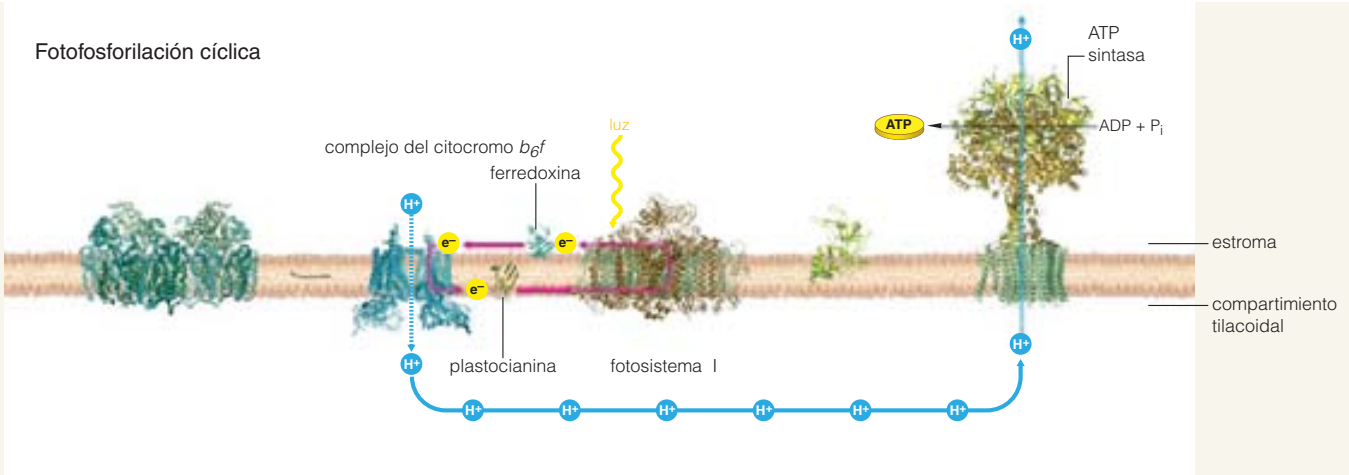


**Figura C** Ciclo de Calvin-Benson de las reacciones de fotosíntesis que se llevan a cabo de manera independiente de la luz.

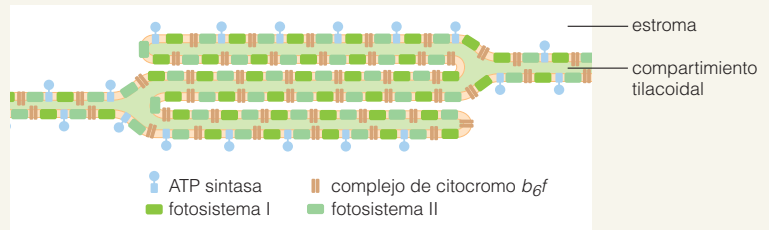
### Fotofosforilación no cíclica



### Fotofosforilación cíclica



El arreglo de los componentes de la cadena de transporte de electrones en membranas tilacoidales altamente plegadas maximiza la eficacia de la producción de ATP. Las ATP sintasas se ubican únicamente sobre las superficies exteriores de los grupos de tilacoides, y están en contacto con el estroma y sus suministros de  $NADP^+$  y  $ADP$ .



**Figura D** Transferencia de electrones en las reacciones fotosintéticas dependientes de la luz. Los miembros de las cadenas de transporte de electrones se encuentran densamente empaquetados en membranas tilacoides; los electrones son transferidos directamente de una molécula a la siguiente. Con fines didácticos, se muestran los componentes de las cadenas exageradamente espaciados.

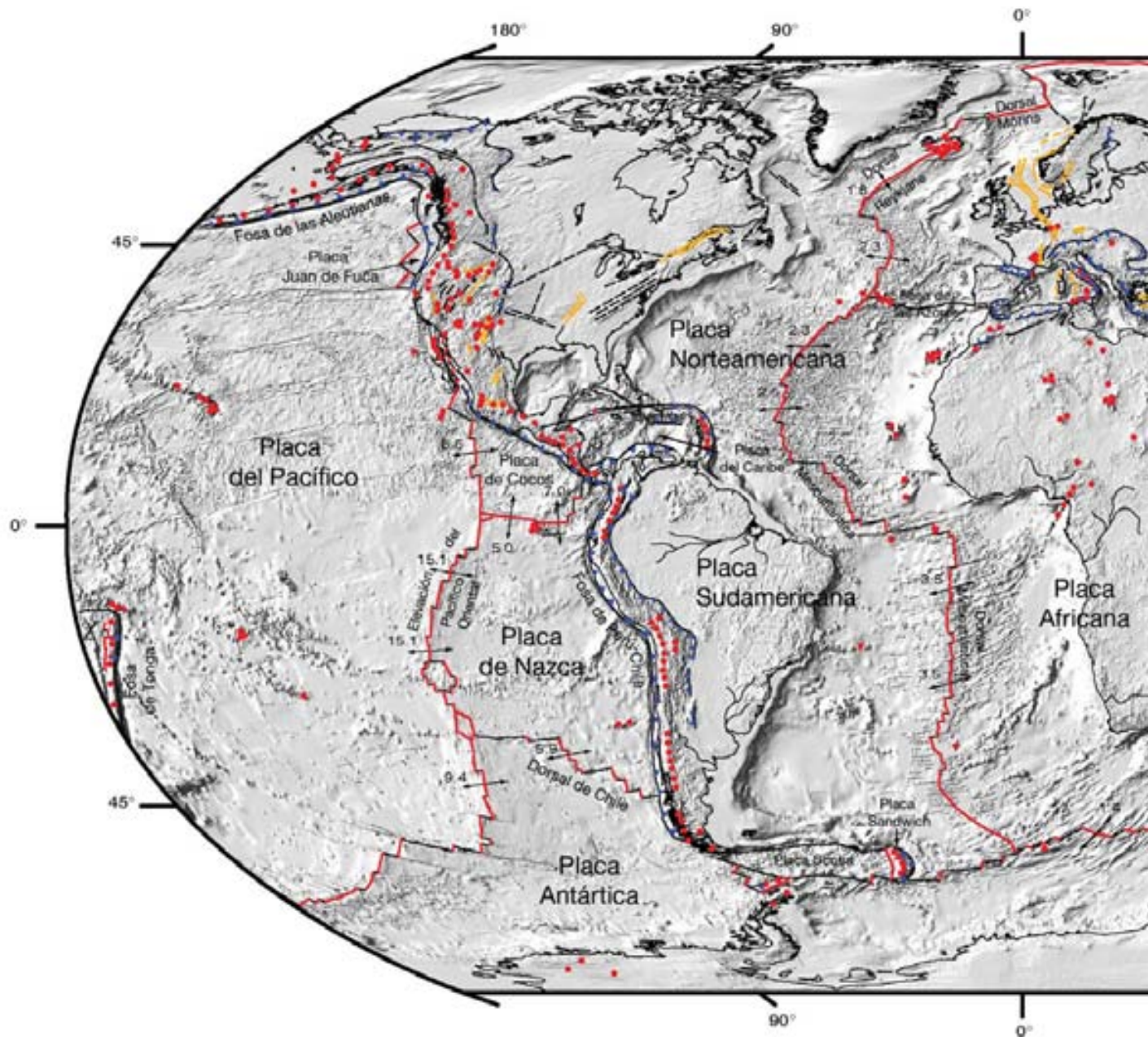


## Apéndice VII. Un mapa simplificado de los cromosomas humanos



© 2002 Susan Offner/SK45176-02

Conjunto haploide de cromosomas humanos. Los patrones de banda característicos de cada tipo de cromosoma aparecen después de que son teñidos con un reactivo conocido como Giemsa. Se indican las ubicaciones de algunos de los 20065 genes conocidos (hasta noviembre de 2005). También se muestran las ubicaciones que, cuando mutan, provocan alguna de las enfermedades genéticas discutidas en el texto.



### Apéndice VIII. Escenarios geológicos de la vida

Este mapa de la NASA resume la actividad tectónica y volcánica de la Tierra durante el pasado millón de años. Las reconstrucciones que puedes apreciar a la extrema derecha indican las posiciones de las principales masas terrestres de la Tierra a través del tiempo.



Crestas en expansión activa y fallas en transformación.

Tasa o velocidad de expansión total, en cm/año.

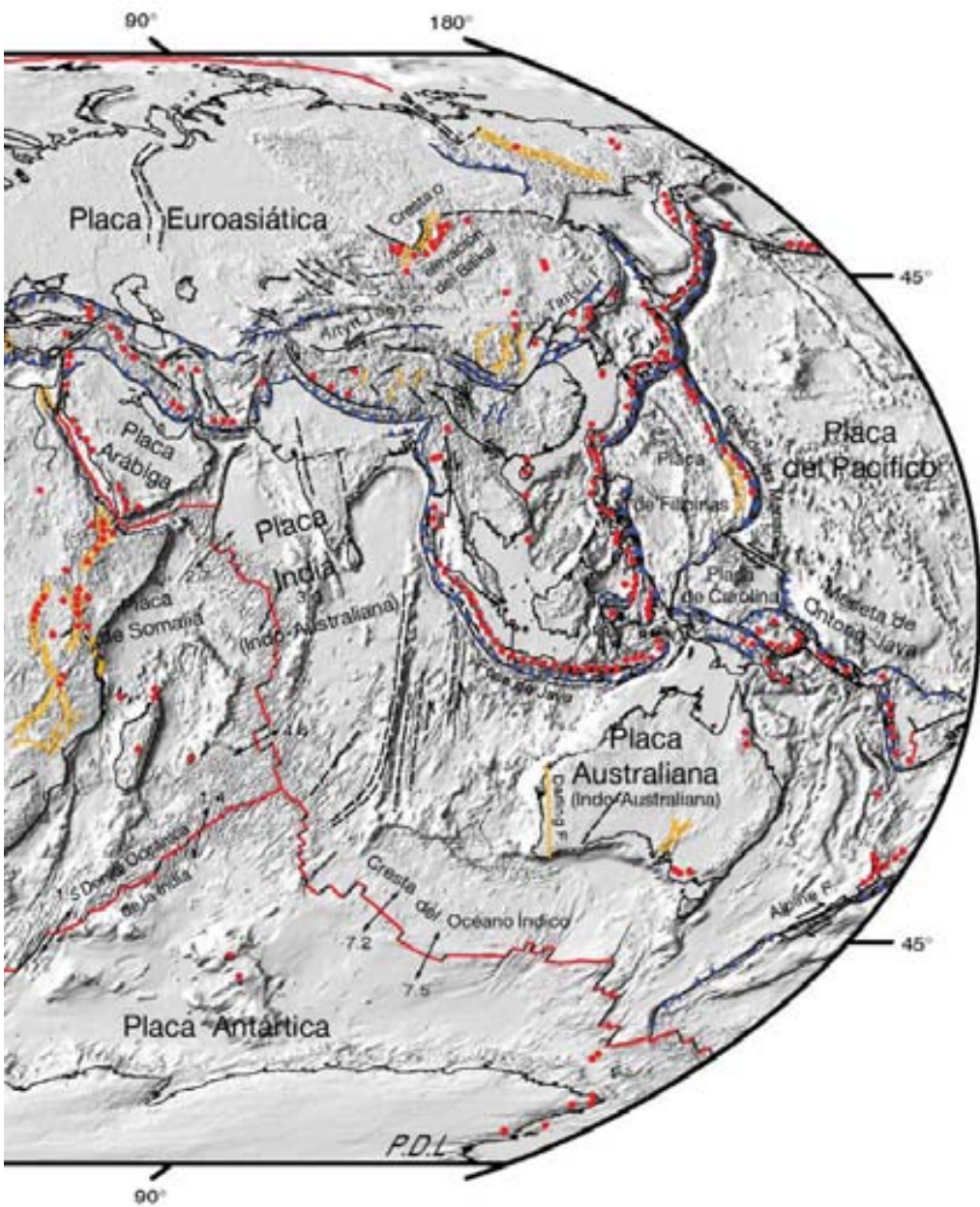
Zona principal activa o de fallas; marcada donde su naturaleza, ubicación o actividad son inciertas.

Falla o grieta normal; las líneas topográficas paralelas van hacia el flanco descendente.

Falla inversa (sobrefalla, zonas de subducción); generalizada; con púas en el flanco de solevantamiento.

Centros volcánicos activos en el último millón de años; generalizado. Se omiten los centros basálticos menores y los montes submarinos.





Hace 10 millones de años  
Mioceno medio. Las regiones polares se cubren de hielo nuevamente, como en el Cámbrico. Todas las masas terrestres han asumido su distribución actual.



Hace 65 millones de años  
Cretácico entrando al Terciario. Extinción de los dinosaurios; surgimiento de los mamíferos.



Hace 240 millones de años  
Pérmico entrando al Triásico. Inmensos bosques pantanosos (fuente eventual de carbono); surgieron las plantas con semillas.



Hace 370 millones de años  
Devónico. Surgen los peces mandibulados, los ancestros diversificados de los anfibios invaden la Tierra.



Hace 420 millones de años  
Silúrico. Aumenta el nivel de los mares, variada vida marina; plantas e invertebrados invaden la Tierra.



Hace 540 millones de años  
Cámbrico. Quedan fragmentos de Rodinia, el primer supercontinente. Principal radiación adaptativa en los mares ecuatoriales; las regiones polares se cubren de hielo.



## Apéndice IX. Unidades de medida

### Longitud

1 kilómetro (km) = 0.62 millas (mi)  
 1 metro (m) = 39.37 pulgadas (in)  
 1 centímetro (cm) = 0.39 pulgadas (in)

<i>Para convertir</i>	<i>multiplica por</i>	<i>para obtener</i>
pulgadas	2.25	centímetros
pies	30.48	centímetros
centímetros	0.39	pulgadas
milímetros	0.039	pulgadas

### Área

1 kilómetro cuadrado = 0.386 millas cuadradas  
 1 metro cuadrado = 1.196 yardas cuadradas  
 1 centímetro cuadrado = 0.155 pulgadas cuadradas

### Volumen

1 metro cúbico = 35.31 pies cúbicos  
 1 litro = 1.06 cuartos de galón  
 1 mililitro = 0.034 onzas líquidas = 1/5 cucharaditas

<i>Para convertir</i>	<i>multiplica por</i>	<i>para obtener</i>
cuartos de galón	0.95	litros
onzas líquidas	28.41	mililitros
litros	1.06	cuartos de galón
mililitros	0.03	onzas líquidas

### Peso

1 tonelada métrica (tm) = 2205 libras (lb) = 1.1 toneladas (t)  
 1 kilogramo (kg) = 2.205 libras (lb)  
 1 gramo (g) = 0.035 onzas (oz)

<i>Para convertir</i>	<i>multiplica por</i>	<i>para obtener</i>
libras	0.454	kilogramos
libras	454	gramos
onzas	28.35	gramos
kilogramos	2.205	libras
gramos	0.035	onzas

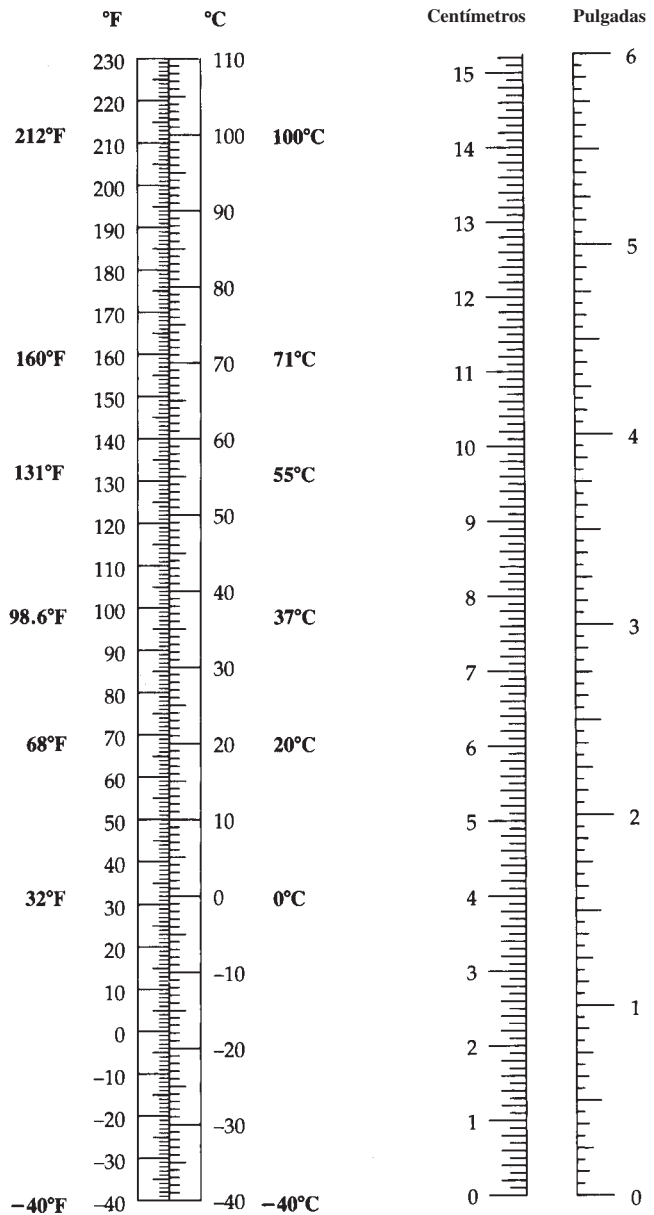
### Temperatura

Grados Celsius o centígrados (°C) a Fahrenheit (°F):  
 $^{\circ}\text{F} = 1.8 (^{\circ}\text{C}) + 32$

Fahrenheit (°F) a Celsius (°C):  

$$^{\circ}\text{C} = \frac{(^{\circ}\text{F} - 32)}{1.8}$$

	°C	°F
Punto de ebullición del agua	100	212
Temperatura del cuerpo humano	37	98.6
Punto de congelación del agua	0	32



## Apéndice X. Una vista comparativa de la mitosis en células vegetales y animales

Para la descripción detallada de las etapas de la mitosis, consulta la [figura 9.6](#)

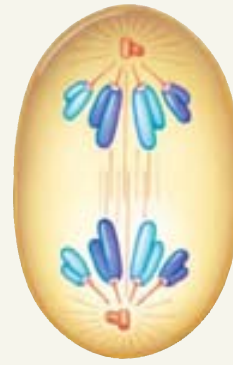
La mitosis en una célula animal. Por simplicidad, se muestra únicamente un par de cromosomas.



Profase



Metafase

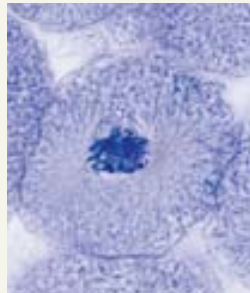


Anafase

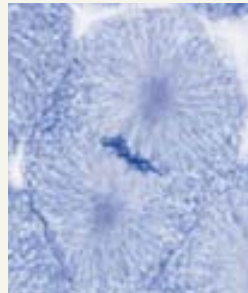


Telofase

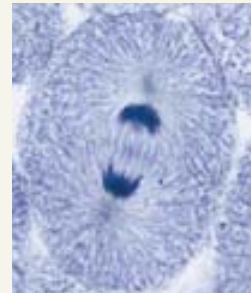
Mitosis en la célula de un pez blanco.



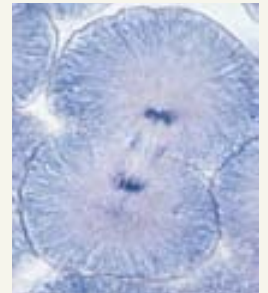
Profase



Metafase

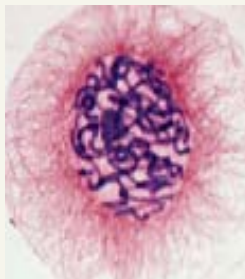


Anafase



Telofase

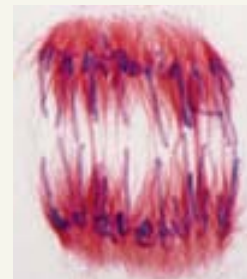
Mitosis en una célula de lirio.



Profase



Metafase



Anafase



Telofase

# Glosario

**abscisión** Proceso por el cual algunas partes de la planta se desprenden en respuesta al cambio estacional, a la sequía, al daño o alguna deficiencia de nutrientes. **444**

**acervo génico** Todos los alelos de todos los genes de una población; una poza de recursos genéticos. **259**

**acetilcolina (ACh)** Neurotransmisor liberado por las neuronas en las uniones neuromusculares y en las sinapsis en el corazón y el cerebro. **474**

**ácido** Sustancia que libera iones hidrógeno en agua. **32**

**ácido abscísico** Hormona vegetal que estimula el cierre de los estomas en respuesta al estrés hídrico y, entre otros efectos, induce latencia en yemas y semillas. **439**

**ácido graso** Compuesto orgánico formado por una cadena de átomos de carbono con un grupo carboxilo en uno de sus extremos. La cadena de carbono de los ácidos grasos saturados posee únicamente enlaces sencillos; la de los insaturados tiene uno o más enlaces dobles. **42**

**ácido graso esencial** Ácido graso que no puede sintetizarse y debe obtenerse de la dieta. **606**

**ácido nucleico** Cadena de nucleótidos sencilla o doble unida por enlaces azúcar fosfato; por ejemplo, el ADN o el ARN. **47**

**ácido úrico** Compuesto principal que contiene nitrógeno en la excreción de los insectos, aves y reptiles. **617**

**acomodación visual** Proceso de hacer ajustes a la forma de la lente de modo que la luz de un objeto caiga en la retina. **493**

**actina** Proteína que forma los microfilamentos; es el componente principal de los filamentos delgados en las fibras musculares. **528**

**activador** Proteína reguladora que aumenta la tasa de transcripción cuando se une a un promotor o a un potenciador. **152**

**acuífero** Estratos rocosos permeables que contienen agua subterránea. **714**

**adaptación (rasgo adaptativo)** Rasgo heredable que mejora la aptitud de un individuo. **242**

**adaptación sensorial** Disminución o cese de la respuesta de un receptor sensorial a la presencia de un estímulo. **490**

**adecuación** Grado de adaptación a un ambiente medido por la contribución genética relativa del individuo a las generaciones futuras. **242**

**ADN (ácido desoxirribonucleico)** Ácido nucleico que contiene la información de los rasgos hereditarios; consta de dos cadenas de nucleótidos enrolladas en forma de doble hélice. **7, 47**

**ADN ligasa** Enzima que sella los espacios en el ADN de doble hebra. **131**

**ADN polimerasa** Enzima de replicación del ADN que utiliza un molde de ADN para formar una cadena de ADN complementario. **130**

**ADN recombinante** Molécula de ADN que contiene material genético de más de un organismo. **220**

**ADNc** ADN sintetizado por la enzima transcriptasa inversa a partir de un molde de ARN. **221**

**aerobio** Que incluye o se lleva a cabo en presencia de oxígeno. **108**

**agallas** Pliegues o extensiones corporales que aumentan el área de superficie para la respiración. **581**

**aglutinación** Coagulación de células extrañas unidas por anticuerpos. **569**

**agua del suelo** Agua contenida entre las partículas del suelo. **714**

**agua subterránea** Agua contenida en el suelo y en los mantos acuíferos. **714**

**aislamiento reproductivo** Ausencia de flujo génico entre poblaciones; parte de la especiación. **270**

**alantoides** Membrana extraembrionaria que, en los mamíferos, llega a ser parte del cordón umbilical. **648**

**albura** Xilema secundario funcional localizado entre el cambium vascular y el duramen en los tallos o raíces más viejos de las plantas leñosas. **409**

**aldosterona** Hormona adrenal que hace que los túbulos sean más permeables al sodio; estimula la reabsorción de sodio, y de esta manera aumenta la reabsorción de agua y la concentración de orina. **621**

**alelos** Formas de un gen que codifica versiones ligeramente diferentes del mismo producto génico. **176**

**alérgeno** Sustancia que normalmente no es dañina, pero que produce una respuesta inmune en algunas personas. **571**

**alergia** Sensibilidad a un alérgeno. **571**

**alga parda (feofita)** Protista marino pluricelular con un pigmento accesorio café en sus cloroplastos. **317**

**alga roja** Protista fotosintético con paredes celulares de celulosa, almacena azúcares en forma de almidón y sus cloroplastos contienen clorofila A y pigmentos rojos (ficobilinas). **318**

**alga verde** Protista fotosintético que deposita celulosa en su pared celular, almacena azúcares del tipo del almidón y posee cloroplastos con clorofilas A y B. **318**

**alostérica** Describe la región de una enzima distinta del sitio activo que puede unir moléculas reguladoras. **82**

**alternancia de generaciones** Ciclo de vida de plantas terrestres y algunas algas en el cual se forman ambas estructuras pluricelulares haploide y diploide. **318**

**alveolado** Miembro de un linaje de protistas que poseen pequeños sacos localizados debajo de la membrana; por ejemplo, dinoflagelados, ciliados o apicomplejos. **314**

**alveolo** Saco diminuto localizado en el pulmón de los mamíferos donde se realiza el intercambio de gases. **583**

**amiba** Protista unicelular que extiende sus pseudópodos para desplazarse y capturar a su presa. **320**

**amebozoario** Protista heterótrofo que cambia de forma, no posee película o pared celular; una amiba o moho mucilaginoso. **320**

**aminoácido** Compuesto orgánico pequeño que es la subunidad de las proteínas. Contiene un grupo carboxílico, un grupo amino y un grupo (R) lateral característico, todos unidos al mismo átomo de carbono. **44**

**aminoácido esencial** Aminoácido que el cuerpo no puede sintetizar y, por lo tanto, debe obtenerse a través de los alimentos. **607**



**amnios** Membrana extraembrionaria que encierra el embrión amniota y el líquido amniótico. **648**

**amniota** Vertebrados cuyos embriones se desarrollan dentro de un líquido encerrado en una membrana (el amnios); reptiles (incluyendo a las aves) o mamíferos. **379**

**amonio** Desecho que contiene nitrógeno producido por la degradación de los aminoácidos y de los ácidos nucleicos. **616**

**amortiguador (buffer)** Sustancias químicas que pueden mantener estable el pH de una solución a través de alternar la donación o aceptación de los iones que contribuyen al pH. **33**

**amplificación biológica** Cuando un contaminante químico va aumentando su concentración conforme pasa a través de las cadenas alimenticias. **752**

**anaerobio** Que ocurre en ausencia de oxígeno. **108**

**anafase** Etapa de la mitosis durante la cual las cromátidas hermanas se separan y se desplazan a los polos opuestos del huso mitótico. **166**

**análisis personalizado de ADN (perfil personal de ADN)** Estudio de la secuencia de nucleótidos del ADN para establecer un diagnóstico genético del individuo. **219**

**anérido** Invertebrado bilateral celomado, con el cuerpo dividido en segmentos; los principales grupos son los poliquetos, los oligoquetos y las sanguijuelas. **362**

**aneuploidía** Anormalidad cromosómica en la cual las células de un individuo contienen más o menos copias de un cromosoma particular. **212**

**anfibios** Tetrápodos con un corazón de tres cámaras y piel sin escamas; de manera típica se desarrollan en el agua y más tarde viven en tierra firme como carnívoros que respiran aire. **382**

**angiospermas** El linaje más grande de plantas con semilla. Es el único grupo que produce flores y frutos. **336**

**anhidrasa carbónica** Enzima de los eritrocitos que acelera la degradación del ácido carbónico en bicarbonato y H<sup>+</sup>. **589**

**animal** Consumidor pluricelular con células sin pared; se desarrolla a través de una serie de etapas y se desplaza durante todo su ciclo de vida o parte del mismo. **8, 354**

**ano** Abertura a través de la cual el desecho digestivo se expulsa de un sistema digestivo completo. **599**

**antenas** Son estructuras sensitivas que se localizan en la cabeza de algunos artrópodos y detectan el tacto y los olores. **367**

**anticuerpo** Proteína receptora de antígeno en forma de "Y" fabricada únicamente por las células B. **564**

**antígeno** Molécula o partícula que el sistema inmune reconoce como ajena al organismo. Desencadena la respuesta inmune. **558**

**antioxidante** Sustancia que evita que las moléculas reaccionen con el oxígeno. **81**

**aorta** Arteria mayor que recibe la sangre bombeada del ventrículo izquierdo del corazón. **541**

**aparato de Golgi** Organelo que modifica los polipéptidos y los lípidos; también clasifica y empaqueta los productos terminales en vesículas. **63**

**aparato vestibular** Sistema de sacos y canales llenos de líquido en el oído interno que contienen los órganos del equilibrio. **497**

**apéndice** Proyección en forma de gusano de la primera parte del intestino grueso. **604**

**apicomplejo** Protista unicelular que vive como parásito dentro de las células animales. **315**

**apoptosis** Mecanismo de muerte celular. **463, 646**

**arácnido** Artrópodo terrestre con cuatro pares de patas; arañas, escorpiones, ácaros y garrapatas. **368**

**árbol evolutivo** Diagrama que condensa las relaciones evolutivas entre un grupo taxonómico. **278**

**árbol genealógico** Representación gráfica que muestra el patrón de herencia de un carácter a través de las generaciones de una familia. **204.**

**ARN** Ácido ribonucleico; por ejemplo, ARNm, ARNr, ARNt. **47**

**ARN de transferencia (ARNt)** Tipo de ARN que acarrea aminoácidos a los ribosomas durante la traducción. **138**

**ARN mensajero (ARNm)** Tipo de ARN que lleva el mensaje para la formación de una proteína. **138**

**ARN polimerasa** Enzima que lleva a cabo la transcripción. **140**

**ARN ribosómico (ARNr)** Tipo de ARN que es componente de los ribosomas. **138**

**arquea** Miembro de un grupo de microorganismos unicelulares parecido a las bacterias,

pero que son genética y estructuralmente distintos. **8**

**arrecife de coral** Ecosistema marino altamente diverso dispuesto alrededor de arrecifes formados por corales vivos que secretan carbonato de calcio. **741**

**arteria** Vaso sanguíneo de gran diámetro que transporta sangre desde el corazón. **540**

**arteria pulmonar** Vaso que transporta la sangre del corazón a los pulmones. **542**

**arteriola** Vaso que transporta la sangre de una arteria hacia los capilares. **540**

**articulación** Región donde se unen los huesos. **525**

**artrópodo** Invertebrado con patas articuladas que posee un exoesqueleto duro, el cual muda periódicamente. **367**

**asa de Henle** Porción en forma de "U" de un túbulo renal que se extiende profundamente en la médula renal. **619**

**ascomiceto** El grupo de hongos más diverso; su reproducción sexual produce ascosporas en el interior de estructuras en forma de saco (ascas). **346**

**astrobiología** Estudio científico del origen de la vida y su distribución en el Universo. **283**

**átomo** Partícula que es la unidad fundamental de toda materia. **4, 24**

**ATP** Adenosín trifosfato. Nucleótido compuesto por una base de adenina, el azúcar de cinco carbonos, llamado ribosa, y tres grupos fosfato. Con frecuencia participa como transportador de la energía que acopla las reacciones endergónicas y exergónicas en las células. **47, 79**

**aurícula (atrio)** Cámara del corazón que recibe sangre de las venas. **542**

**australopitécidos** Colección de linajes de homínidos actualmente extintos; alguno podría ser ancestro de los humanos. **390**

**autosoma** Cualquier cromosoma distinto de los cromosomas sexuales. **125**

**autótrofo** Organismo que elabora su propio alimento usando el carbono que proviene de moléculas inorgánicas como el CO<sub>2</sub> y la energía del ambiente; productor. **93**

**auxina** Hormona vegetal que induce la división y la elongación celulares, entre otros efectos. **438**

**ave** Animal con plumas. **386**

**axón** Extensión citoplasmática de una neurona que transmite las señales eléctricas a lo largo de su eje y secreta señales químicas en sus terminaciones. **470**

**bacteria** Organismo unicelular que pertenece al Dominio Eubacteria; en general, sus células tienen pared celular, pero no poseen núcleo. **8**

**bacteriófago** Virus que infecta bacterias. **127, 298**

**banda de Caspari** Banda cerosa impermeable al agua que sella las paredes celulares colindantes de las células endodérmicas de la raíz. **419**

**barrera hematoencefálica** Capilares sanguíneos que protegen al cerebro y a la médula espinal manteniendo un control estricto acerca de qué solutos pueden entrar al líquido cerebroespinal. **482**

**base** Sustancia que acepta iones hidrógeno cuando se disuelve en agua. **32**

**base reproductiva** De una población, todos los individuos que están en edad reproductiva son más jóvenes. **675**

**basidiomiceto** Hongo que posee hifas con septos y produce esporas por meiosis en células colocadas en basidios. **347**

**basófilo** Glóbulo blanco granular circulante que participa en el proceso de inflamación. **559**

**bastón** Célula fotorreceptora que se activa en la luz tenue; proporciona percepción no fina de una imagen y detecta el movimiento. **494**

**bazo** Órgano grande linfoide que filtra la sangre. **553**

**biblioteca de ADN** Colección de células con diferentes fragmentos de ADN ajeno; con frecuencia el conjunto de estos fragmentos pueden representar el genoma total de un organismo. **222**

**bicapa de lípidos** Base estructural de las membranas celulares; doble capa de lípidos dispuestas cola con cola. **56**

**bilis** Mezcla de sales, pigmentos y colesterol elaborada por el hígado, se almacena y concentra en la vesícula, y forma una emulsión con las grasas cuando se secreta en el intestino delgado. **603**

**bioacumulación** Cuando un organismo acumula un contaminante químico en sus tejidos durante su tiempo de vida. **752**

**biodiversidad** Comprende la variación genética dentro de sus especies, la diversidad de especies y la diversidad de ecosistemas de una región. **756**

**biogeografía** Estudio de los patrones de la distribución geográfica de las especies y comunidades. **238**

**biología** Estudio científico de la vida. **3**

**biología de la conservación** Campo de la biología aplicada que estudia la biodiversidad y busca las maneras de usarla y preservarla. **756**

**bioma** Región discontinua caracterizada por su clima y vegetación dominante. **728**

**biomarcador** Molécula producida por un tipo específico de célula. **289**

**biopelícula** Comunidad de microorganismos que viven dentro de una masa mucilaginoso. **53**

**biosfera** Todas las regiones de la Tierra donde viven los organismos. **5, 723**

**bipedalismo** Permanecer y caminar sobre dos piernas. **389**

**bivalvo** Molusco con una concha articulada en dos partes. **364**

**blanqueamiento de coral (decoloración de los corales)** Cuando el coral expulsa a sus dinoflagelados simbiosis fotosintéticos en respuesta al estrés y llega a decolorarse. **741**

**blastocisto** Blástula de los mamíferos. **648**

**blástula** Esfera de células con una cavidad que se forma como resultado del clivaje (segmentación). **642**

**bloqueado (knockout)** Experimento en el cual un gen de un organismo es inactivado de manera deliberada. **154**

**bosque boreal** Extenso bosque de las altas latitudes del hemisferio norte; las coníferas son su vegetación predominante; también se conoce como taiga. **736**

**bosque templado deciduo** Bioma del hemisferio norte en el cual las plantas principales son árboles de hoja ancha que pierden sus hojas durante el otoño y entran en latencia durante los inviernos fríos. **734**

**bosque tropical lluvioso (perennifolio)** Bioma rico en especies, altamente productivo, en el cual las abundantes lluvias durante el año y las cálidas temperaturas apoyan el crecimiento continuo de árboles perennes de hoja ancha. **734**

**briofita** Miembro de un linaje vegetal que apareció muy temprano en la evolución y cuyo gametofito es dominante durante su ciclo de vida; musgos, hepáticas o antoceros. **328**

**bronquiolo** En el pulmón, pequeñas vías aéreas que conducen el aire de un bronquio a los alveolos. **585**

**bronquios** Vías aéreas que conectan la tráquea al pulmón. **585**

**cadena alimenticia** Descripción de quién se alimenta de quién en la dirección del flujo de energía de un ecosistema. **711**

**cadena alimenticia de detritus** Cadena alimenticia en la cual la energía se transfiere directamente de los productores a los que se alimentan de detritus (detritívoros). **712**

**cadena de transporte de electrones** Arreglo de enzimas y otras moléculas que aceptan y donan electrones de manera secuencial, liberando de este modo la energía de los electrones en incrementos utilizables. **83**

**cambio climático global** Aumento de la temperatura y cambios en los patrones del clima. **717**

**cambium del corcho** En las plantas, un meristemo lateral que da origen al peridermo. **409**

**cambium vascular** De las plantas vasculares, un anillo de tejido meristemático que produce xilema secundario y floema. **408**

**cáncer** Enfermedad que se presenta cuando un neoplasma perturba física y metabólicamente los tejidos del cuerpo. **151, 170**

**capa de ozono** Capa atmosférica alta con una gran concentración de ozono (O<sub>3</sub>); evita que gran parte de la radiación ultravioleta alcance la superficie de la Tierra. **754**

**capa germinal** Una de las tres capas primarias en un embrión temprano. **642**

**capacidad de carga** Máximo número de individuos de una especie que puede sostener un ambiente. **678**

**capacidad vital** Cantidad de aire movido dentro y fuera de los pulmones con inhalación y exhalación forzadas. **586**

**capilar** Vaso sanguíneo pequeño y de pared delgada que intercambia sustancias con el líquido intersticial. **538**

**capilares peritubulares** Capilares que rodean e intercambian sustancias con el túbulo renal. **619**

**cápsula de Bowman** Porción de la nefrona que encierra al glomérulo y recibe los filtrados que provienen de éste. **619**

**caracter** Característica o rasgo cuantificable y heredable. **278**

**carbohidrato** Molécula compuesta de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en una proporción 1:2:1. **40**

**carbón** Combustible fósil formado durante millones de años por compactación y calentamiento de detrito vegetal. **332**

**carga** Propiedad eléctrica. Cargas opuestas se atraen y cargas iguales se repelen. **24**

**cariotipo** Imagen del complemento de cromosomas de un individuo ordenados por tamaño, longitud, forma y localización del centrómero. **125**

**carpelo** Estructura reproductiva de la flor que produce gametofitos femeninos; un estigma pegajoso o en forma de cabello, además de un ovario y un estilo. **336, 431**

**cartilago** Tejido conectivo con células rodeadas de una matriz gomosa y elástica (cartilaginosa) elaborada con sus propias secreciones. **454**

**catálisis** Aceleración de la velocidad de reacción por una molécula que no se modifica durante su participación en la reacción. **80**

**catastrofismo** Hipótesis ahora desechada, sostenía que fuerzas geológicas catastróficas distintas de las actuales formaron la superficie de la Tierra. **240**

**caudal** Agua dulce que corre por la superficie del suelo hacia los afluentes. **714**

**cebador (primer)** Segmento corto de ARN de cadena sencilla específica a partir de la cual se elonga el ADN o ARN. **223**

**cefalización** Concentración de células nerviosas y sensoriales en el extremo que forma la cabeza. **355**

**cefalópodo** Molusco predador que posee un sistema circulatorio cerrado; se mueve mediante propulsión a chorro. **365**

**celoma** Cavidad corporal cubierta con tejido derivado del mesodermo. **355**

**célula** La unidad más pequeña que posee propiedades de vida; en esencia, está formada de membrana, citoplasma y ADN. **5, 52**

**célula acompañante** En el floema, célula de parénquima que descarga los azúcares en los tubos o elementos de la criba. **401**

**célula B** Linfocito B. Único tipo de glóbulo blanco que puede elaborar anticuerpos. **559**

**célula con borde en cepillo** Tipo celular especializado en la absorción; se encuentra a los lados y en la punta de una vellosidad del intestino delgado. **601**

**célula de cabello** Mecanorreceptor que se activa cuando el movimiento de superposición de membranas causa que sus cilios, parecidos a cabellos, se doblen. **497**

**célula de memoria** Célula B o T de vida larga, sensibilizada por antígenos que

pueden actuar en una respuesta inmune secundaria. **566**

**célula dendrítica** Leucocito fagocítico que patrulla los tejidos líquidos; es el principal tipo de célula que presenta antígeno. **559**

**célula efectora** Célula B sensibilizada al antígeno o célula T que se forma en la respuesta inmune y actúa de manera inmediata. **566**

**célula germinal** Célula reproductiva diploide que da origen a gametos haploides en la meiosis. **177**

**célula madre** Célula que puede dividirse para producir más células madres o diferenciarse en tipos celulares especializados. **449**

**célula neuroglial** Célula que da soporte a las neuronas. **468**

**célula NK** Célula asesina natural; un tipo de linfocito. Leucocito que puede matar células cancerígenas no detectables por las células T citotóxicas. **559**

**célula oclusiva** Una de las dos células que forman un estoma localizadas en la epidermis de las hojas y los tallos. **422**

**célula T** Linfocito T, linfocito que produce receptores de células T; importante en la inmunidad adaptativa. **559**

**célula T citotóxica** Linfocito T. Leucocito o glóbulo blanco especializado para destruir células cancerosas o infectadas. **559**

**centriolo** Organelo en forma de barril a partir del cual crecen los microtúbulos. **67**

**centrómero** Región constreñida de un cromosoma eucarionte donde se unen las cromátidas hermanas. **124**

**cera** Mezcla de lípidos repelente al agua con colas largas de ácidos grasos unidas a alcoholes de cadena larga o anillos de carbono. **43**

**cerebelo** Región posterior del encéfalo responsable de coordinar los movimientos voluntarios. **482**

**cerebro** Región anterior del encéfalo que controla las funciones superiores. **483**

**cérvix** Parte estrecha del útero que conecta la vagina. **634**

**chaparral** Bioma de arbustos secos de baja altura en las regiones con veranos calientes y secos, e inviernos frescos y lluviosos. **733**

**cianobacterias** Bacterias fotosintéticas productoras de oxígeno. **304**

**cícada** Gimnosperma tropical o subtropical con anterzoides flagelados, hojas palmeadas y semillas carnosas. **334**

**ciclo atmosférico** Ciclo biogeoquímico en el cual la forma gaseosa de un elemento participa de manera importante. **716**

**ciclo biogeoquímico** Circulación de un nutriente químico entre reservorios ambientales, y hacia adentro y fuera de las redes alimenticias. **714**

**ciclo cardíaco** Secuencia de contracción y relajación de las cámaras del corazón que ocurre con cada latido. **542**

**ciclo celular** Serie de eventos que comprenden desde la formación de una célula hasta la división de su citoplasma. **164**

**ciclo de ATP/ADP** Proceso en el que las células regeneran ATP. El ADP se forma cuando el ATP pierde uno de sus grupos fosfato, luego el ATP se genera cuando el ADP gana un grupo fosfato. **79**

**ciclo de carbono** Movimiento del carbono, principalmente entre los océanos, la atmósfera y los organismos vivos. **716**

**ciclo de Calvin-Benson** Reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz; ruta cíclica de fijación de carbono que forma azúcares a partir de CO<sub>2</sub>. **101**

**ciclo de Krebs** Ruta metabólica cíclica que, junto con la formación de acetil-CoA, degrada a su vez dos piruvatos a dióxido de carbono para producir un rendimiento neto de dos ATP y muchas coenzimas reducidas. Es parte de la ruta de respiración aerobia. **113**

**ciclo del agua** Movimiento del agua en los océanos de la Tierra, la atmósfera y las masas de agua dulce en tierra firme. **714**

**ciclo del fósforo** Movimiento del fósforo entre las rocas y las aguas de la Tierra, y dentro y fuera de las redes alimenticias. **719**

**ciclo del nitrógeno** Movimiento del nitrógeno entre la atmósfera, el suelo, el agua y dentro y fuera de las redes alimenticias. **718**

**ciclo menstrual** Ciclo de aproximadamente 28 días en el cual el recubrimiento del útero se engrosa y, si el embarazo no se presenta, el óvulo se expulsa. **636**

**ciclo respiratorio** Una inhalación seguida de una exhalación. **586**

**ciclo sedimentario** Ciclo bioquímico en el que la atmósfera interviene muy poco y las rocas constituyen el principal reservorio. **719**

**ciencia** Estudio sistemático del mundo observable. **12**

**cigoto** Célula formada por la fusión de dos gametos; la primera célula de un nuevo individuo. **177**



- ciliado** Protista unicelular heterótrofo con muchos cilios. **315**
- cilindro vascular** De las raíces de las plantas, organización cilíndrica de varias capas de xilema primario y de floema. **407**
- cilio** Estructura móvil y corta que se proyecta a partir de la membrana de algunas células eucariontes. **67**
- circuito pulmonar** Circuito a través del cual la sangre fluye del corazón a los pulmones y regresa. **539**
- circuito sistémico** Circuito a través del cual la sangre fluye del corazón a los tejidos del cuerpo y de regreso. **539**
- citocina (citoquina)** Molécula señal secreta por los leucocitos de los vertebrados (por ejemplo, interleucinas, interferones). **559**
- citocinesis** División citoplasmática. **168**
- citocinina** Hormona vegetal. Promueve la división celular y, entre otras funciones, libera los brotes laterales de la dominancia apical. **439**
- citoesqueleto** Estructura dinámica de filamentos de proteína que brindan soporte, organizan y mueven a las células eucariontes y a sus estructuras internas. **66**
- citoplasma** Sustancia semilíquida encerrada por la membrana de la célula. **52**
- cladística** Método para determinar las relaciones evolutivas que consiste en agrupar las especies en clados con base en los caracteres compartidos. **278**
- clado** Especie o grupo de especies que comparten un conjunto de caracteres; un grupo monofilético. **278**
- cladograma** Árbol evolutivo que muestra una red de relaciones entre los clados. **278**
- clamidias** Bacterias redondas diminutas que son parásitos intracelulares de las células eucariontes. **305**
- clima** Condiciones ambientales promedio en una región durante cierto tiempo. **724**
- clon** Copia genéticamente idéntica de un organismo. **123**
- clonación de ADN** Conjunto de procedimientos que utiliza células para obtener muchas copias idénticas de un fragmento de ADN. **220**
- clonación reproductiva** Tecnología que produce individuos genéticamente idénticos; por ejemplo, SCNT. **132**
- clonación terapéutica** Uso de SCNT para producir embriones humanos con propósitos de investigación. **133**
- clorofila A** Pigmento fotosintético de las plantas. **94**
- cloroplasto** Organelo de la fotosíntesis en las células de las plantas y de muchos protistas. **65, 97**
- cnidarios** Invertebrados con simetría radial y con dos capas de tejido; utilizan tentáculos con estructuras únicas, como un aguijón (nematocistos) para capturar su alimento. **358**
- coanoflagelado** Miembro del grupo de protistas más estrechamente relacionado con los animales. **356**
- cóclea** Estructura en espiral llena de líquido que se localiza en el oído interno y contiene el órgano de Corti, detector de los sonidos. **498**
- código genético** Conjunto de 64 codones del ARNm. **142**
- codominante** Se refiere a que los dos alelos son totalmente expresados en individuos heterocigotos. **196**
- codón** En el ARNm, un triplete de bases de nucleótidos que codifica para un aminoácido o para detener la señal durante la traducción. **142**
- coenzima** Cofactor orgánico no proteico unido a la enzima. **81**
- coevolución** Evolución conjunta de dos especies que interactúan estrechamente; cada especie ejerce presión selectiva en los rasgos de la otra. **277**
- cofactor** Ion metálico o molécula orgánica que se asocia con una enzima y es necesario para su función. **81**
- cohesión** Tendencia de las moléculas que opone resistencia a separarse unas de otras. **31**
- cohorte** Grupo de individuos nacidos durante el mismo intervalo. **680**
- col (repollo)** Planta comestible de la familia de las brasicáceas que se usa para ejemplificar los genes homeóticos. **252**
- colénquima** Tejido vegetal simple compuesto de células vivas con paredes engrosadas desigualmente; brinda soporte flexible. **400**
- colon (intestino grueso)** Órgano que recibe los desechos digestivos del intestino delgado y los concentra como heces. **599**
- columna vertebral** Eje del esqueleto axial de los vertebrados, constituido por vértebras articuladas entre sí. **522**
- comensalismo** Interacción entre especies en la que una se beneficia sin ayudar ni dañar a la otra. **692**
- compensación de dosis** Teoría en la cual la inactivación del cromosoma X iguala la expresión génica entre el sexo masculino y el femenino. **156**
- competencia interespecífica** Competencia entre dos especies. **694**
- complemento** Conjunto de proteínas que circula en la sangre en forma inactiva como parte de la inmunidad innata. **558**
- comportamiento altruista** Comportamiento que beneficia a otros a expensas del individuo. **668**
- comportamiento aprendido** Comportamiento que es modificado a través de la experiencia. **660**
- comportamiento improntado (troquelado)** Aprendizaje que puede ocurrir solamente durante un intervalo específico en la vida de un animal. **660**
- comportamiento instintivo** Respuesta innata a un estímulo simple. **660**
- compuesto** Molécula compuesta por átomos de más de un elemento. **27**
- comunidad** Todas las poblaciones de todas las especies que viven en una región particular. **5, 691**
- concentración** Número de moléculas o iones por unidad de volumen de una solución. **32, 84**
- condensación** Proceso por el cual las enzimas forman moléculas grandes a partir de subunidades más pequeñas; durante este proceso también se forma agua. **39**
- conífera** Gimnosperma con anterozoide no móvil y conos leñosos; por ejemplo, los pinos. **334**
- conjugación** Mecanismo de intercambio de genes en el cual una célula de bacteria o arquea transfiere un plásmido a otra. **303**
- cono** Célula fotorreceptora que proporciona la visión aguda y permite la detección del color. **494**
- consumidor** Organismo que obtiene energía y nutrientes alimentándose de tejidos, desechos o restos de otros organismos; heterótrofos. **6, 710**
- contaminante** Sustancia que es liberada al ambiente por las actividades humanas e interfiere con la función de los organismos que evolucionaron en ausencia de dicha sustancia o con mas bajos niveles de la misma. **751**
- conteo celular** Número de células de un tipo celular por microlitro de sangre. **545**
- convergencia morfológica** Patrón evolutivo en el cual partes similares del cuerpo

evolucionan de manera separada en diferentes linajes. **251**

**corazón** Órgano muscular que bombea la sangre a todo el cuerpo. **538**

**corcho** Componente de la corteza; impermeable al agua, aísla y protege las superficies de los tallos leñosos y de las raíces. **409**

**cordado** Animal que al menos en estado embrionario posee notocorda, cordón nervioso dorsal y hendiduras faríngeas. Por ejemplo, un pez lanceta o un vertebrado. **378**

**cordón nervioso** Paquete de fibras nerviosas que corren a lo largo de un cuerpo. **468**

**corion** Membrana extraembrionaria más externa de los amniotas; es un componente principal de la placenta en los mamíferos placentarios. **648**

**córnea** Cubierta protectora clara en el frente del ojo de los vertebrados. **492**

**corteza** Floema secundario y peridermo de las plantas leñosas. **409**

**corteza adrenal** Porción externa de la glándula adrenal; secreta aldosterona y cortisol. **512**

**corteza celular** Malla o red elaborada de elementos del citoesqueleto que subyace a la membrana. **66**

**corteza cerebral** Capa más externa de la materia gris del cerebro. **484**

**corteza motora primaria** Región del lóbulo frontal que controla el movimiento voluntario. **484**

**cortisol** Hormona de la corteza adrenal que influye en el metabolismo y la inmunidad; sus secreciones surgen con el estrés. **512**

**cotiledón** Hoja de la semilla; parte del embrión de las plantas con flor. **399**

**craneado** Cordado con caja craneana; pez bruja (relacionado con las lampreas) o un vertebrado. **378**

**crecimiento** En las especies pluricelulares, un incremento en el número, tamaño y volumen de las células. **7**

**crecimiento cero de la población** Intervalo en el cual los nacimientos son iguales a las muertes. **676**

**crecimiento exponencial** Población que crece con un porcentaje fijo en intervalos definidos; el tamaño de cada incremento depende del tamaño actual de la población. **676**

**crecimiento logístico** Población que inicialmente crece de manera lenta, después se incrementa rápidamente hasta llegar a su capa-

cidad de carga donde sus niveles se estabilizan. **678**

**crecimiento primario** Crecimiento vegetal a partir de los meristemos apicales de tallos y raíces. **399**

**crecimiento secundario** Engrosamiento de los tallos y raíces más viejos; se origina a partir de los meristemos laterales. **399**

**cromátida hermana** Una de las dos moléculas de ADN unidas de un cromosoma eucarionte duplicado. **124**

**cromosoma** Estructura en la que el ADN se enrolla en proteínas; almacena parte o toda la información genética de las células. **124**

**cromosoma bacteriano** ADN circular de doble cadena que reside en el citoplasma bacteriano. **302**

**cromosoma sexual** Miembro de un par de cromosomas que diferencia los sexos masculino y femenino. **125**

**cromosomas homólogos** Cromosomas con la misma longitud, forma y conjunto de genes. **164**

**crustáceos** Grupo de artrópodos generalmente marinos que presenta dos pares de antenas; por ejemplo, los camarones, cangrejos, langostas y percebes. **369**

**cruza dihíbrida** Experimento de mejoramiento en el cual se cruzan los individuos heterocigotos idénticos para dos genes. La frecuencia de los rasgos entre los descendientes que ofrece información acerca de las relaciones de dominancia entre los pares de alelos. **194**

**cruza monohíbrida** Experimento de mejoramiento en el cual se cruzan individuos heterocigotos idénticos para uno de los genes. La frecuencia de los rasgos entre la descendencia ofrece información acerca de la relación de dominancia entre los alelos. **192**

**cruza de prueba** Cruzamiento para determinar el genotipo en el cual un individuo de genotipo desconocido se cruza con otro que es un homocigoto recesivo. **192**

**cuadrado de Punnett** Diagrama usado para predecir el resultado genético y fenotípico de una cruce. **192**

**cuello de botella** Reducción considerable en el tamaño de una población que puede disminuir su diversidad genética. **268**

**cuenca** Área de suelo que drena hacia un río o una corriente particular. **714**

**cuerpo basal** Organelo que surge a partir del centriolo. **67**

**cuerpo lúteo** Estructura secretora de hormonas que se forma a partir de las células de los folículos maduros que permanecen después de la ovulación. **635**

**cultura** Patrones de comportamiento aprendido que se transmiten entre los miembros de un grupo y entre generaciones. **389**

**curva de campana** Curva en forma de campana que resulta al graficar la frecuencia y la distribución de un rasgo que varía continuamente. **198**

**curva de sobrevivencia** Gráfica que muestra la declinación en los números de una cohorte de acuerdo con el tiempo. **680**

**cutícula** Cubierta formada por secreciones en la superficie de un cuerpo. **68, 326**

**datación radiométrica** Método para estimar la edad de una roca o fósil que mide el contenido y las proporciones de un radioisótopo padre y sus hijos descendientes. **245**

**datos** Resultados experimentales. **13**

**decaimiento radiactivo** Proceso por el cual los átomos de un radioisótopo emiten energía o partículas subatómicas cuando sus núcleos se desintegran de manera espontánea. **25**

**deleción** Mutación en la que se pierden uno o más pares de bases en un cromosoma. **146, 210**

**demografía** Estadísticas que describen las características de una población. **674**

**dendritas** Extensión citoplasmática que recibe señales químicas enviadas por otras neuronas y las convierte en señales eléctricas de una neurona motora o interneurona. **470**

**densidad poblacional** Número de individuos por unidad de área. **674**

**depredación** Cuando individuos de una especie capturan, matan y se comen a los de otra. **344, 696**

**deriva genética** Cambio en las frecuencias alélicas de una población debido solamente al azar. **268**

**dermis** Capa profunda de la piel; incluye el tejido conectivo con nervios y vasos sanguíneos que corren a través de la misma. **460**

**desarrollo** Proceso de múltiples etapas por el cual la primera célula de un nuevo individuo llega a ser un adulto pluricelular. **7**

**descomponedor** Organismo que se alimenta de residuos y degrada materia orgánica a sus subunidades inorgánicas. **710**

**desertificación** Conversión de praderas secas y tierras cultivables a desierto. **750**

- desierto** Bioma con escasa lluvia y con baja humedad; predominan plantas que poseen adaptaciones para almacenar y conservar agua. **730**
- desnaturalizar** Dilucidar la forma de una proteína u otra biomolécula grande. **46**
- desnitrificación** Cuando las bacterias convierten nitratos o nitritos en formas gaseosas del nitrógeno. **718**
- desplazamiento de caracteres** Resultado de la competencia entre dos especies; rasgos similares que llegan a ser disímiles como resultado de la competencia. **695**
- detrívoro** Consumidor que se alimenta de pequeñas partículas de materia orgánica. **710**
- deuteranopia** Condición genética ligada al cromosoma X que se manifiesta por incapacidad para distinguir el color verde. **208**
- deuterostomado** Linaje de animales con simetría bilateral en los cuales la segunda abertura en la superficie del embrión se desarrolla en una boca. **355**
- diafragma** Músculo entre las cavidades torácica y abdominal; se contrae durante la inhalación. **585**
- diástole** Fase de relajación del ciclo cardíaco. **542**
- diatomea** Protista fotosintético unicelular con pigmentos accesorios de color café en sus cloroplastos y una concha de sílice compuesta de dos partes. **317**
- dicarionte** Que posee dos núcleos genéticamente distintos ( $n + n$ ). **344**
- dicotiledóneas o eucotiledóneas** Linaje más grande de las angiospermas; incluye a las plantas herbáceas, leñosas y cactáceas. **336**
- diferenciación** Proceso por el cual las células llegan a especializarse. **152**
- difusión** Movimiento neto de moléculas o iones de una región de mayor concentración a una región de menor concentración. **84**
- dimorfismo sexual** Los individuos del sexo femenino y del sexo masculino en una misma especie tienen distintos fenotipos. **664**
- dinoflagelado** Protista acuático unicelular con placas de celulosa y con dos flagelos; podría ser heterótrofo o fotosintético. **314**
- dinosaurio** Linaje de reptiles que abundó del Jurásico al Cretácico; actualmente extintos, quedando solamente el grupo de las aves como descendientes directos. **384**
- diploide** Que posee dos cromosomas de cada tipo, característico de las especies ( $2n$ ). **124**
- disco intervertebral** Disco de cartílago entre dos vértebras. **522**
- distribución poblacional** Área donde los individuos pueden estar agrupados, dispersos de manera uniforme o dispersos de manera aleatoria. **674**
- divergencia morfológica** Patrón evolutivo en el cual una parte del cuerpo de un ancestro cambia en sus descendientes. **250**
- doble fertilización** Modo de fertilización en las plantas con flores, en el cual una célula espermática se fusiona con el óvulo, mientras que una segunda célula espermática se fusiona con la célula madre del endospermo. **432**
- dolor** Percepción de daño al tejido. **491**
- dominancia incompleta** Condición en la que uno de los alelos no es totalmente dominante sobre el otro, de modo que el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos. **196**
- dominante** Se refiere a un alelo que enmascara los efectos de su par recesivo. **191**
- duplicación** Sección repetida de un cromosoma. **210**
- duramen** Acumulación de color oscuro y densa de xilema no funcional en el centro de los tallos y raíces más viejos. **409**
- ecología** Estudio de las interacciones entre los organismos y su ambiente. **657**
- ecosistema** Interacción de una comunidad con su ambiente. **5**
- ectodermo** Capa de tejido más externa del embrión animal. **354, 642**
- ectotermo** Animal que controla su temperatura interna a través de la alteración de su comportamiento; por ejemplo, un pez o una lagartija. **385, 623**
- efecto de área** Islas de mayor tamaño tienen más especies que las más pequeñas. **705**
- efecto de distancia** Islas próximas a tierra firme tienen más especies que las más alejadas. **705**
- efecto fundador** Cambio en las frecuencias alélicas que ocurren cuando un pequeño número de individuos establecen una nueva población. **268**
- efecto invernadero** Calentamiento de la atmósfera y de la superficie de la Tierra como resultado del calor atrapado por gases de invernadero. **717**
- El Niño** Calentamiento periódico de las aguas del Pacífico ecuatorial y que se asocia a cambios globales en los patrones del clima. **723**
- electroforesis de ADN** Técnica que separa fragmentos de ADN de diferente longitud. **224**
- electrón** Partícula subatómica cargada negativamente que ocupa orbitales alrededor de un núcleo atómico. **24**
- electronegatividad** Medida de la capacidad de un átomo para sustraer electrones de otros átomos. **27**
- elemento** Sustancia pura que consiste únicamente en átomos que tienen el mismo número de protones. **24**
- elemento transponible (transposón)** Segmento de ADN que puede moverse espontáneamente a una nueva posición en un cromosoma. **147**
- embriofita** Miembro del clado de las plantas terrestres. **326**
- emigración** Desplazamiento de individuos fuera de una población. **676**
- emulsificación** Suspensión de gotas de grasa en un líquido. **603**
- endergónica** Tipo de reacción que requiere una entrada neta de energía libre para poder llevarse a cabo. **78**
- endocitosis** Proceso por el cual una célula introduce una pequeña cantidad de líquido extracelular mediante la invaginación de su membrana. **88**
- endodermis** En las raíces, la capa de células endodérmicas que separa el cilindro vascular de la corteza. **407**
- endodermo** Capa de tejido más interna del embrión animal. **354, 642**
- endoesqueleto** Esqueleto interno constituido por componentes endurecidos, como los huesos. **378, 522**
- endometrio** Recubrimiento del útero. **634**
- endorfina** Inhibidor del dolor que produce el sistema nervioso central. **477**
- endosimbiosis** Especie que vive y se reproduce en el interior de otra. **290**
- endospermo** Tejido triploide nutritivo en las semillas de las angiospermas. **336, 432**
- endospora** Etapa de reposo y de resistencia de algunas bacterias del suelo. **305**
- endotermo** Animal que controla su temperatura interna ajustando su metabolismo; por ejemplo, aves y mamíferos. **385, 623**



**energía** Capacidad para realizar trabajo. 6, 76

**energía cinética** Energía del movimiento. 76

**energía de activación** Cantidad mínima de energía requerida para iniciar una reacción. 79

**energía potencial** Energía almacenada. 77

**enfermedad emergente** Enfermedad que era previamente desconocida o que se expande de manera reciente en una nueva región. 300

**enfermedad endémica** Enfermedad que persiste en un nivel bajo en una región o población. 300

**enlace covalente** Enlace químico en el cual dos átomos comparten el mismo par de electrones. 28

**enlace (puente) de hidrógeno** Atracción que se forma entre un átomo de hidrógeno unido covalentemente y otro átomo que toma parte en un enlace covalente separado debido a la polaridad de la molécula. 29

**enlace iónico** Enlace químico en el cual se forma una fuerte atracción mutua entre iones de carga opuesta. 28

**enlace peptídico** Enlace entre el grupo amino de un aminoácido y el grupo carboxílico de otro. Mantiene unidos a los aminoácidos en las proteínas. 44

**enlace químico** Fuerza de atracción que surge entre dos átomos cuando interactúan sus electrones. 27

**entropía** Medida de la cantidad de energía que es dispersada por un sistema. 76

**enzima** Compuesto (en general una proteína) que acelera una reacción sin modificarse durante la reacción. 39

**enzima de restricción** Enzima que corta el ADN en secuencias específicas de nucleótidos. 220

**eosinófilo** Leucocito granular; ataca parásitos pluricelulares. 559

**epidemia** Expansión de una enfermedad limitada a una región. 300

**epidermis** Capa de tejido más externa de una planta o de un animal. 400, 460

**epidídimo** Uno de un par de ductos donde maduran los espermatozoides formados en un testículo maduro; descarga su contenido en una vía deferente. 632

**epífita** Planta que crece sobre otra sin causarle daño. 331

**epiglotis** Tapa de tejido cartilaginosa que se pliega hacia abajo para evitar que el ali-

mento entre a las vías aéreas durante la deglución. 585

**epistasis** Efecto en el cual un rasgo es afectado por los productos de varios genes. 197

**epíteto específico** Segunda parte del nombre científico de una especie. 10

**equilibrio genético** Estado teórico en el cual una población no está evolucionando. 259

**equinodermos** Invertebrados con placas endurecidas y espinas insertadas en la piel o cuerpo y un sistema vascular hidráulico. 373

**eritrocito (glóbulo rojo)** Célula sanguínea con hemoglobina que transporta el oxígeno. 544

**erosión del suelo** Pérdida del suelo provocada por la fuerza del viento y del agua. 417

**error de muestreo** Diferencia entre los resultados que derivan de investigar todo un grupo de eventos o individuos, y los resultados derivados de la investigación de una muestra del grupo. 16

**escala de tiempo geológico** Cronología de la historia de la Tierra. 246

**esclerénquima** Tejido vegetal simple que muere en la madurez; sus paredes celulares reforzadas con lignina brindan soporte estructural a las partes de la planta. 400

**esfínter** Anillo de músculo que controla el paso a través de un órgano tubular o de una abertura corporal. 600

**esófago** Tubo muscular que se localiza entre la garganta y el estómago. 599

**especiación** Uno de varios procesos por los cuales surge una nueva especie. 270

**especiación alopátrica** Mecanismo de especiación en el cual una barrera física que separa a los miembros de una población impide el flujo génico entre ellos. 272

**especiación parapátrica** Modelo de especiación en el cual presiones de selección distintas conducen a divergencias dentro de una población. 275

**especiación simpátrica** Patrón en el cual ocurre la especiación en ausencia de una barrera física al flujo génico. 274

**especie** Tipo de organismo. Se designa con el nombre del género seguido por un epíteto específico. 10

**especie amenazada** Especie susceptible de estar en peligro de extinción en un futuro cercano. 748

**especie endémica** Especie que permanece restringida al área donde evolucionó. 748

**especie exótica** Especie que evolucionó en una comunidad y que más tarde se estableció en otra distinta. 703

**especie indicadora** Especie particularmente sensible a la perturbación y que puede monitorearse para evaluar la salud de un hábitat. 703

**especie clave** Especie que tiene un efecto desproporcionadamente grande en la estructura de la comunidad. 702

**especies pioneras** Especies que pueden colonizar un hábitat nuevo. 700

**espermatozoide** Gameto masculino maduro. 182

**espiroquetas** Bacterias que se asemejan a un tirabuzón. 305

**esponja** Invertebrado acuático que no tiene tejidos u órganos y filtra el alimento del agua. 357

**esporofito** Cuerpo diploide productor de esporas en el ciclo de vida de plantas terrestres y de algas. 182, 318

**esqueleto apendicular** Huesos de extremidades o aletas de vertebrados y huesos de las cinturas pélvicas y pectorales. 522

**esqueleto axial** Huesos de la cabeza, tronco y cola de los vertebrados. 522

**esqueleto hidrostático** Cámara llena de líquido sobre la cual los músculos ejercen fuerza para redistribuir el líquido en los invertebrados de cuerpo suave. 358, 522

**estadísticamente significativo** Se refiere a un resultado que estadísticamente es improbable que haya ocurrido por azar. 17

**estambre** Estructura floral reproductiva que produce los gametofitos masculinos; en la mayoría de las plantas consta de una antera en la punta de un filamento. 336, 430

**estasis** Patrón evolutivo en el cual un linaje persiste con poco o ningún cambio en tiempo evolutivo. 276

**esteroide** Tipo de lípido con cuatro anillos de carbono y sin colas de ácido graso. 43

**estímulo** Forma de energía detectada por un receptor sensorial. 490, 658

**estómago** Órgano muscular que secreta líquido gástrico y lo mezcla con el bolo alimenticio. 599

**estomas** Aberturas definidas por dos células oclusivas en las superficies vegetales que pueden cerrarse; cuando se abren permiten

que el vapor de agua y los gases se difundan a través de la epidermis. **102, 326**

**estrógeno** Hormona que secretan los ovarios; induce el desarrollo de los rasgos sexuales femeninos y mantiene el tracto reproductivo. **634**

**estroma** Matriz semilíquida entre la membrana tilacoide y las dos membranas externas de un cloroplasto. **97**

**estromatolito** Estructura en forma de domo compuesta de capas de células bacterianas y de sedimentos. **288**

**estructura de edad** De una población, el número de individuos en cada una de varias categorías de edad. **675**

**estructuras análogas** Estructuras de cuerpo similares que evolucionaron de manera separada en diferentes linajes. **251**

**estructuras homólogas** Partes similares del cuerpo que evolucionaron a partir de un ancestro común. **250**

**estuario** Ecosistema altamente productivo donde el agua rica en nutrientes provenientes de los ríos se mezcla con el agua del océano. **740**

**etileno** Hormona vegetal gaseosa; entre otros efectos, inhibe la división celular en tallos y raíces, y promueve la maduración del fruto. **439**

**eucariontes (eucariotas)** Organismos cuyas células se caracterizan por tener núcleo. **8**

**eugenesia** Idea de mejorar de manera deliberada la calidad genética de la raza humana. **232**

**euglenoide** Protista flagelado con múltiples mitocondrias; puede ser heterótrofo o puede desarrollar cloroplastos de origen algal. **313**

**eutroficación** Enriquecimiento de nutrientes de un ecosistema acuático. **709**

**evaporación** Transición de un líquido a gas. **31**

**evolución** Cambio en una línea de descendencia. **240**

**exaptación (preadaptación)** Adaptación de una estructura existente para un propósito totalmente diferente; novedad evolutiva importante. **276**

**exclusión competitiva** Proceso por el cual dos especies compiten por un mismo recurso limitante y en el que una conlleva a la otra a su extinción local. **694**

**exergónica** Reacción que finaliza con la liberación neta de energía libre. **78**

**exocitosis** Proceso por el cual una célula expelle los contenidos de una vesícula hacia el líquido extracelular. **88**

**exoesqueleto** Partes externas duras unidas por músculos y que tienen movimiento en algunos invertebrados. **367, 522**

**exón** Secuencia de nucleótidos que no es eliminada del ARN mensajero durante su maduración. **141**

**experimento** Prueba diseñada para apoyar o negar una predicción. **13**

**expresión génica** Proceso en el cual la información de un gen llega a convertirse en ARN o en un producto proteico. **139**

**extinción en masa (extinción masiva)** Pérdida simultánea de muchos linajes de la Tierra. **237**

**extinta** Se refiere a una especie que ha desaparecido de manera permanente. **276**

**factor de crecimiento** Molécula que induce la mitosis. **169**

**factor de transcripción** Proteína reguladora que modifica la transcripción; por ejemplo, un activador o un represor. **152**

**factor dependiente de la densidad** Factor que limita el crecimiento de la población y que tiene un efecto mayor en poblaciones más densas que en las menos densas. **678**

**factor independiente de la densidad** Factor que limita el crecimiento poblacional y surge sin importar la densidad de la población. **679**

**factor limitante** Recurso necesario cuyo agotamiento altera el crecimiento de la población. **678**

**fagocitosis** Ruta endocítica por la cual una célula engulle partículas como microbios o residuos celulares. **88**

**faringe** Tubo que conecta la boca y el tubo digestivo; es la garganta en los vertebrados. **585**

**fasciculación (Tic)** Contracción muscular breve. **53**

**fenotipo** Rasgos observables de un individuo. **191**

**fermentación** Ruta anaerobia por la cual las células obtienen energía a partir de carbohidratos para producir ATP. **109**

**fermentación alcohólica** Vía anaerobia en la que se degradan carbohidratos para producir ATP y etanol. Comienza con la glucólisis; las

reacciones finales regeneran NAD<sup>+</sup> de modo que la glucólisis continúe. **116**

**fermentación láctica** Ruta anaerobia de degradación de carbohidratos que produce ATP y lactato. **116**

**feromona** Señal de comunicación química intraespecífica. **496, 657**

**fertilización** Fusión de dos gametos para formar un cigoto. **177**

**fertilización externa** Cuando los espermatozoides y los óvulos se unen después de ser liberados al ambiente externo. **631**

**fertilización interna** Cuando los espermatozoides fertilizan los óvulos retenidos en el cuerpo femenino. **631**

**fertilización in vitro** Tecnología de reproducción asistida en la cual los óvulos y el espermatozoide se unen fuera del cuerpo. **629**

**feto** Desarrollo del ser humano desde la novena semana hasta el nacimiento. **650**

**fibra muscular esquelética** Célula con múltiples núcleos del músculo esquelético. **528**

**fibrina** Proteína en forma de hebra que se produce durante la coagulación sanguínea a partir de una proteína plasmática soluble (fibrinógeno). **545**

**fiebre** Aumento de la temperatura corporal interna por encima del punto normal como respuesta a una infección. **563**

**fijación** Se refiere a un alelo para el cual todos los miembros de una población son homocigotos. **268**

**fijación de carbono** Proceso por el cual el carbono de una fuente inorgánica, como el dióxido de carbono, se incorpora en una molécula orgánica. **101**

**fijación de nitrógeno** Incorporación de gas nitrógeno en amonio. **304, 418, 718**

**filamento intermedio** Elemento estable del citoesqueleto que da soporte estructural a las células y a los tejidos. **66**

**filogenia** Historia evolutiva de una especie o de un grupo de especies. **278**

**filtración glomerular** Plasma celular libre de proteínas forzado a través de capilares glomerulares debido a la presión sanguínea que entra a la cápsula de Bowman. **620**

**fisión binaria** Método de reproducción asexual que divide una célula de bacteria o de arquea en dos células descendientes idénticas. **303**

**fitocromo** Pigmento sensible a la luz que ayuda a establecer los ritmos circadianos basados en la duración de la noche. **44**

**flagelo** Estructura celular larga y delgada que confiere movilidad. **58**

**floema** Tejido vascular de las plantas que conduce los azúcares a través de los tubos de la criba. **326, 401**

**flor** Brote reproductivo especializado de las plantas con flor. **336, 430**

**flora normal** Microorganismos que normalmente no causan daño o beneficio y que viven de manera típica en o sobre el cuerpo de su hospedero. **304, 560**

**floración de algas** Explosión de la población de productores acuáticos diminutos, como los dinoflagelados. **311**

**flujo génico** Movimiento de alelos dentro y fuera de una población. **269**

**foliculo del ovario** En animales, un óvulo inmaduro y las células que lo rodean. **635**

**foraminifero** Protista unicelular heterótrofo con una concha porosa de carbonato de calcio y largas extensiones citoplásmicas. **314**

**fosfolípido** Lípido con un grupo fosfato en su cabeza hidrofílica y dos colas de ácidos grasos no polares; es el principal constituyente de las membranas de las células eucariontes. **43**

**fosforilación** Adición de un grupo fosfato a una molécula; ocurre por la transferencia de un grupo fosfato a partir de una molécula donadora, como el ATP. **79**

**fosforilación a nivel sustrato** Reacción que transfiere un grupo fosfato de un sustrato directamente al ADP para formar ATP. **110**

**fosforilación acoplada a la cadena de transporte de electrones** Proceso en el cual los electrones que fluyen a través de una cadena de transporte establecen un gradiente de iones hidrógeno que dirige la formación de ATP. **98**

**fósil** Evidencia física de un organismo que vivió en el pasado remoto. **239**

**fotoótrofo** Autótrofo fotosintético. **108**

**fotólisis** Proceso por el cual la energía lumínica degrada moléculas. **98**

**fotoperiodismo** Respuesta biológica a los cambios estacionales en la duración del día y de la noche. **442**

**fotorreceptor** Receptor sensorial que responde a la luz. **490**

**fotorrespiración** En las plantas, reacción en la cual la rubisco une oxígeno, en vez de dióxido de carbono, a la ribulosa difosfato. Reduce la producción de azúcares sintetizados por medio de la fotosíntesis debido a que desvía los átomos de carbono del ciclo de Calvin-Benson. **102**

**fotosistema** Grupo de pigmentos y proteínas que convierte la energía luminosa en energía química durante la fotosíntesis. **98**

**fotosíntesis** Ruta metabólica mediante la cual la mayoría de los autótrofos capturan energía luminosa y la utilizan para formar azúcares a partir de CO<sub>2</sub> y agua. **6, 93**

**fototropismo** Cambio en la dirección del movimiento celular o el crecimiento en respuesta a la fuente luminosa. **440**

**fóvea** Región de la retina que concentra la mayor cantidad de conos. **494**

**frecuencia alélica** Abundancia de un alelo entre los individuos de una población. **259**

**fruto** Ovario maduro de una planta con flor; con frecuencia posee partes accesorias y contiene una o más semillas. **336, 434**

**gameto** Célula reproductiva madura y haploide; por ejemplo, el óvulo o el espermatozoide. **177**

**gametofito** Estructura pluricelular haploide que produce gametos en el ciclo de vida de las plantas terrestres y de algunos protistas. **182, 318**

**ganglio** Agrupación de cuerpos celulares nerviosos. **468**

**gasterópodo** Molusco con una sola concha secretada por el manto que cubre un pie ancho y aplanado. **364**

**gástrula** Etapa del desarrollo animal formada de tres capas a través de la gastrulación. **642**

**gastrulación** Proceso de desarrollo animal por el cual los movimientos celulares producen una gástrula de tres capas. **642**

**gen (gene)** Segmento de una secuencia de bases del ADN; especifica para un ARN o un producto proteico. **138**

**gen homeótico** Tipo de gen maestro; su expresión controla la formación de partes específicas del cuerpo durante el desarrollo. **154, 647**

**gen maestro** Gen que codifica un producto que afecta la expresión de muchos otros genes. **154**

**género** Grupo de especies que comparten un conjunto de rasgos característicos; también es la primera parte del nombre científico de una especie. **10**

**genoma** Todo el material genético de un organismo. **222**

**genómica** Estudio de los genomas. **226**

**genotipo** Conjunto particular de alelos de un individuo. **191**

**geotropismo** Crecimiento vegetal en la dirección de la gravedad. **440**

**germinación** Proceso por el cual se reinicia el crecimiento después de la latencia. **436**

**giberelina** Hormona vegetal. Induce el alargamiento del tallo y, entre otros efectos, interviene en la interrupción de la latencia, o dormancia, de las semillas. **438**

**gimnosperma** Planta con semillas que no desarrolla flores ni frutos; por ejemplo, las coníferas. **334**

**ginkgo** Gimnosperma decidua con anterozooides flagelados, hojas en forma de abanico y semillas carnosas. **334**

**glándula adrenal** Glándula endocrina localizada en la parte superior del riñón; secreta aldosterona, cortisol, epinefrina y norepinefrina. **512**

**glándula endocrina** Glándula sin ducto que secreta hormonas directamente al líquido corporal. **453**

**glándula exocrina** Glándula que secreta leche, sudor, saliva o alguna otra sustancia a través de un conducto. **453**

**glándula hipófisis (pituitaria)** Glándula endocrina del tamaño de un chícharo localizada en la parte anterior del cerebro que interactúa de manera estrecha con el hipotálamo adyacente. **508**

**glándula pineal** Glándula endocrina que se localiza en la profundidad del interior del cerebro y que secreta melatonina cuando la retina es estimulada por la luz. **516**

**glándula salival** Glándula exocrina dentro de la boca que secreta saliva. **599**

**glándula tiroidea** Glándula endocrina que se localiza en la base del cuello; produce la hormona tiroidea, que intensifica el metabolismo. **511**

**glándulas paratiroides** Cuatro glándulas endocrinas pequeñas cuyos productos hormonales aumentan el nivel de calcio en la sangre. **511**

**glomeromiceto** Hongo con hifas que crecen en el interior de la pared de las células de la raíz de una planta. **345**



**glomérulo** Esfera de capilares encerrada en la cápsula de Bowman. **619**

**glotis** Abertura que se forma cuando se relajan las cuerdas vocales. **585**

**glucólisis** Conjunto de reacciones en las cuales la glucosa u otro azúcar son degradados a dos piruvatos y producen un rendimiento neto de dos ATP. **109**

**gnetofito** Gimnospermas arbustivas o de tipo enredaderas con anterozoides no móviles; por ejemplo, la Efedra. **334**

**gónadas** Órganos reproductivos primarios (ovarios o testículos); producen gametos y hormonas sexuales. **516, 632**

**Gondwana** Supercontinente que existió antes de que se formara el de Pangea, hace más de 500 millones de años. **249**

**gradiente de concentración** Diferencia de concentración entre regiones adyacentes de un líquido. **84**

**grano de polen** Gameto masculino de una planta con semillas. **327**

**grasa lípido** Compuesto de una molécula de glicerol con una, dos o tres colas de ácidos grasos. **42**

**grupo de control** En un experimento, el grupo de individuos que no son expuestos a la variable independiente que se está investigando. **13**

**grupo de ligamiento** Todos los genes en un cromosoma. **195**

**grupo experimental** En un experimento, un grupo de individuos que son expuestos a una variable independiente. **13**

**grupo funcional** Grupo de átomos enlazados al mismo átomo de carbono de un compuesto orgánico; confiere una propiedad química específica a la molécula. **38**

**grupo monofilético** Un ancestro y todos sus descendientes. **278**

**grupos hermanos** Los dos linajes que emergen de un ancestro común y que se refleja en un cladograma a través de un nodo. **278**

**hábitat** Ambiente en el cual vive una especie. **692**

**habitación** Aprendizaje para no responder a un estímulo repetido. **661**

**halófilo extremo** Organismo adaptado a la vida en un ambiente altamente salino. **306**

**haploide** Que posee sólo un cromosoma de cada par de cromosomas característicos de la especie. **177**

**haz vascular** Cordón compuesto de varias capas (vainas) de múltiples cadenas de vasos del xilema primario y del floema en el tallo y las hojas de las plantas. **402**

**heces** Material alimenticio no absorbido y desechos celulares que son expulsados del tracto digestivo. **604**

**hemostasia** Proceso por el cual la sangre se coagula en respuesta al daño. **545**

**herbivoría** Cuando un animal se alimenta de partes vegetales. **697**

**herencia** Transmisión del ADN de los padres a la descendencia. **7**

**hermafrodita** Organismo que produce óvulos y espermatozoides, ya sea de manera simultánea o en distintos tiempos durante su vida. **357, 630**

**heterocigoto** Que posee dos alelos diferentes de un gen. **191**

**heterotermo** Animal que en algunas ocasiones mantiene su temperatura mediante la producción de calor metabólico, y en otras permite que su temperatura fluctúe dependiendo del ambiente. **623**

**heterótrofo** Organismo que obtiene energía y carbono a partir de compuestos orgánicos elaborados por otros organismos; un consumidor. **93**

**hibridación de ácidos nucleicos** Apareamiento de bases entre ADN o ARN de diferentes fuentes. **222**

**híbrido** Descendencia de una cruce entre dos individuos que expresan diferentes formas de un rasgo; un individuo heterocigoto. **191**

**hidrocarburo** Compuesto o región de uno que consiste sólo en átomos de carbono e hidrógeno. **38**

**hidrofílico** Describe una sustancia que se disuelve fácilmente en agua. **30**

**hidrofóbico** Describe una sustancia que no se disuelve en agua. **30**

**hidrólisis** Proceso por el cual una enzima rompe una molécula en subunidades más pequeñas al unir un grupo hidroxilo a una parte y un átomo de hidrógeno a la otra. **39**

**hifa** Célula filamentosa de los hongos que compone el micelio fúngico. **344**

**hipertónico** Describe un líquido que tiene alta concentración de soluto relativa a otro. **84**

**hipotálamo** Región del cerebro anterior que controla los procesos relacionados a la homeos-

tasis; es el centro de control de las funciones endocrinas. **483, 508**

**hipótesis** Explicación sujeta a prueba de un fenómeno natural. **12**

**hipótesis de perturbación intermedia** La riqueza de especies es mayor en las comunidades donde las perturbaciones son moderadas en intensidad o en frecuencia. **701**

**hipotónico** Describe un líquido que tiene baja concentración total de soluto en relación con otro líquido. **84**

**histona** Proteína que participa en la organización estructural de los cromosomas eucariotes. **124**

**homeostasis** Conjunto de procesos por los cuales un organismo conserva sus condiciones internas dentro de rangos tolerables. **7**

**homínido** Especie humana o especie extinta emparentada con la humana. **388**

**homocigoto** Que posee alelos idénticos de un gen. **191**

**hongo** Eucarionte heterótrofo con paredes celulares compuestas de quitina; obtiene los nutrientes mediante digestión externa y absorción de los alimentos. **8, 344**

**hormona** Molécula mensajera que es liberada al cuerpo por un tipo de célula y altera la actividad de otras células. **438**

**hormona animal** Molécula de comunicación intercelular que es secretada por una glándula o célula endocrina. **504**

**hormona antidiurética** Hormona de la hipófisis que induce la reabsorción de agua y, por lo tanto, la concentración de orina. **621**

**hormona esteroide** Hormona como la testosterona que se deriva del colesterol. **506**

**hormona inhibidora** Hormona que es secretada por una glándula endocrina para inhibir las secreciones de otra. **508**

**hormona liberadora** Hormona secretada por una glándula endocrina para estimular la secreción de otra. **508**

**hot spot (punto caliente)** Cualquier región del planeta que alberga especies endémicas, únicas o gran biodiversidad y que está en peligro de desaparecer por las actividades humanas, por lo que las especies que habitan allí podrían extinguirse. **756**

**huella ecológica** Impacto ambiental provocado por un individuo, una población, un país, una región o la población mundial cuando usa recursos naturales para cubrir sus necesidades. **687**

**hueso compacto** Hueso denso que constituye el eje de los huesos largos. **524**

**hueso esponjoso** Hueso ligero con muchos espacios internos; contiene la médula roja. **524**

**huevo amniótico** Huevo con membranas internas que permiten que el embrión amniótico se desarrolle alejado del agua. **384**

**humanos** Miembros del género *Homo*. **391**

**humus** Materia orgánica en descomposición del suelo. **416**

**huso** Red dinámica de microtúbulos que se ensambla y desensambla mientras mueven los cromosomas durante la división nuclear. **166**

**impronta** Aprendizaje que puede ocurrir únicamente durante un intervalo específico en la vida de un animal. **660**

**inactivación del cromosoma X** Cuando uno de los dos cromosomas X en las células femeninas de los mamíferos deja de funcionar. **156**

**incesto** Apareamiento entre parientes cercanos. **269**

**inducción embrionaria** Células embrionarias que producen señales que alteran el comportamiento de las células vecinas. **646**

**inflamación** Respuesta local al daño del tejido o a una infección; se caracteriza por el enrojecimiento, calentamiento, hinchamiento y dolor. **562**

**ingeniería genética** Proceso por el cual se introducen cambios deliberados en el genoma de un individuo. **228**

**inhibición por retroalimentación (feedback)** Mecanismo de regulación por el cual las sustancias producidas durante el metabolismo frenan poco a poco el proceso, disminuyendo o deteniendo la actividad. **82**

**inmigración** Desplazamiento de individuos dentro de una población. **676**

**inmunidad** La capacidad del cuerpo para resistir y luchar contra las infecciones. **558**

**inmunidad adaptativa** En los vertebrados, conjunto de defensas inmunes que pueden responder a patógenos específicos detectados por un organismo durante su tiempo de vida. **558**

**inmunidad natural** Conjunto de defensas internas de acción rápida contra la infección. Activada por un conjunto de patrones moleculares fijos encontrados principalmente en los patógenos. **558**

**inmunización** Cualquier procedimiento diseñado para promover la inmunidad contra una enfermedad específica. **572**

**insectos** Grupo más diverso de los artrópodos; sus miembros tienen seis patas, dos antenas y, en algunos grupos, poseen alas. **370**

**inserción** Mutación en la cual uno o más pares de bases llegan a insertarse entre el ADN. **146**

**integración sináptica** Adición de señales excitadoras e inhibitoras por una célula post-sináptica. **475**

**intercambio contracorriente** Intercambio de sustancias entre líquidos que se mueven en direcciones opuestas. **582**

**interfase** En el ciclo celular eucarionte, es el intervalo entre divisiones mitóticas cuando una célula crece, duplica el número de sus componentes citoplásmicos y replica su ADN. **164**

**interneurona** Neurona que recibe y envía señales a otras neuronas. **468**

**intestino delgado** La porción más larga del aparato digestivo; sitio donde se lleva a cabo la mayor parte de la digestión y la absorción. **599**

**intestino grueso (colon)** Órgano que recibe el desecho digestivo del intestino delgado y lo concentra en las heces. **599**

**intrón** Secuencia de nucleótidos que interviene entre dos exones y es eliminada durante el procesamiento del ARN mensajero. **141**

**inversión** Rearreglo estructural de un cromosoma en el cual un fragmento del mismo llega a orientarse en la dirección inversa. **210**

**invertebrado** Término general para un animal que no tiene esqueleto vertebrado. **353**

**ion** Átomo cargado. **28**

**iris** Músculo circular que ajusta la forma de la pupila para regular la cantidad de luz que entra al ojo. **492**

**isotónico** Describe dos líquidos con concentración idéntica de soluto. **84**

**isótopos** Formas de un elemento que difieren en el número de neutrones que llevan sus átomos. **25**

**jerarquía de predominio** Sistema social en el cual los recursos y las oportunidades de apareamiento están desigualmente distribuidos dentro de un grupo. **666**

**La Niña** Enfriamiento periódico de aguas del Pacífico ecuatorial y los cambios asociados en los patrones globales del clima. **723**

**labor de parto** En los mamíferos, expulsión de la placenta del útero materno por las contracciones musculares. **653**

**lactancia** Producción de leche por la hembra en los mamíferos. **653**

**lamprea** Pez no mandibulado con esqueleto de cartílago. **380**

**laringe** Vía aérea corta que contiene las cuerdas vocales. **585**

**larva** Etapa previa a la etapa de adulto en el ciclo de vida de algunos animales. **357**

**latencia (dormancia)** Periodo en el cual el metabolismo se encuentra suspendido temporalmente. **432**

**lek** De algunas aves, área que los machos utilizan para realizar una exhibición comunal y competir por el apareamiento con las hembras. **664**

**lente** Estructura en forma de disco que desvía los rayos de luz de modo que se enfoquen en los fotorreceptores del ojo. **492**

**leucocito (glóbulo blanco)** De los vertebrados, célula sanguínea con la función de sobrevivencia y de defensa. **545**

**ley de la naturaleza** Generalización que describe un fenómeno natural consistente para el cual no hay una explicación científica completa. **18**

**ley de la segregación** Los dos miembros de cada par de genes en cromosomas homólogos que terminan en diferentes gametos durante la meiosis. **193**

**ley del arreglo independiente** Durante la meiosis, los miembros de un par de genes en cromosomas homólogos que tienden a distribuirse en los gametos de manera independiente de otros pares de genes. **194**

**ligamento** Unión formada por tejido conectivo denso que mantiene los huesos unidos en las articulaciones. **525**

**lignina** Material que endurece las paredes celulares de las plantas vasculares. **68, 326**

**linaje** Línea de descendencia. **240**

**linfa** Líquido del sistema linfático vascular. **552**

**lípidos** Compuesto orgánico grasoso, aceitoso o ceroso. **42**

**liquen** Organismo compuesto de un hongo y un alga unicelular o una cianobacteria. **348**

**líquido cerebroespinal** Líquido que rodea el cerebro y la médula espinal, y llena los ventrículos dentro del cerebro. **480**

**líquido extracelular** De un organismo pluricelular, el líquido corporal que se localiza fuera de las células; es parte del ambiente interno del cuerpo. **450**

- líquido gástrico** Fluido secretado por el epitelio gástrico; contiene enzimas digestivas, ácidos y moco. **600**
- líquido intersticial** De un organismo pluricelular, el líquido corporal en los espacios intercelulares. **450**
- lisosoma** Vesícula llena de enzimas que funcionan en la digestión intracelular. **63**
- lisozima** Enzima antibacterial que forma parte de las secreciones, como el moco. **561**
- lixiviación** Proceso por el cual el agua que se mueve a través del suelo y remueve los nutrientes del mismo. **417**
- lluvia ácida** Lluvia de bajo pH que se forma cuando el dióxido de azufre y los óxidos de nitrógeno se mezclan con vapor de agua en la atmósfera. **751**
- localización citoplasmática** Acumulación de diferentes materiales en distintas regiones del citoplasma del óvulo. **644**
- locus** Localización de un gen en un cromosoma. **191**
- longitud de onda** Distancia entre las crestas de dos ondas de luz sucesivas. **94**
- macrófago** Leucocito fagocítico (fagocito) que patrulla el líquido de los tejidos. **559**
- madera** Xilema secundario acumulado. **408**
- mamífero** Animal con pelo o piel; las hembras secretan leche de las glándulas mamarias. **387**
- manada egoísta** Grupo que se forma de manera eventual cuando los individuos se juntan para minimizar el riesgo individual de la depresión. **666**
- maniobra de Heimlich** Procedimiento diseñado para rescatar a una persona en caso de asfixia; el rescatista presiona sobre el abdomen de la persona para forzar que salga el aire de los pulmones y desaloje un objeto de la tráquea. **586**
- marcadores MHC** Proteínas de autorreconocimiento que se localizan en la superficie de las células. Desencadenan la respuesta inmune adaptativa cuando forman un complejo con fragmentos de antígeno. **564**
- marsupial** Mamífero en el cual los jóvenes nacen en etapa temprana y completan su desarrollo en una bolsa localizada en el vientre de la madre. **387**
- mastocito** Leucocito granular (granulocito) anclado en muchos tejidos; factor en la inflamación. **559**
- materia blanca** Tejido del cerebro y de la médula espinal que consiste en axones mielinizados. **480**
- materia gris** Tejido del cerebro y de la médula espinal que consiste en cuerpos celulares, dendritas y células de la neuroglia. **480**
- matriz extracelular (MEC)** Mezcla compleja de secreciones celulares que da soporte a las células y tejidos. También funciona en la señalización celular. **68**
- mecanismo de reparación del ADN** Cualquiera de varios procesos por los cuales algunas enzimas reparan el ADN dañado. **131**
- mecanorreceptor** Receptor sensorial que responde a la presión, posición o aceleración. **490**
- médula adrenal** Porción interna de la glándula adrenal; secreta epinefrina y norepinefrina. **512**
- médula amarilla** Medula ósea de tipo grasoso; rellena la cavidad en la mayoría de los huesos largos. **524**
- médula espinal** Porción del sistema nervioso central que conecta los nervios periféricos con el cerebro. **480**
- médula oblonga** Región del cerebro posterior que controla el ritmo de la respiración y los reflejos como el de la tos y el vómito. **482**
- médula roja** Médula ósea que produce las células sanguíneas. **524**
- meiaspora** Espora haploide formada en el óvulo de las plantas con semillas; se desarrolla en un gametofito productor de óvulos. **332, 432**
- meiosis** Proceso de división nuclear que reduce a la mitad el número de cromosomas. Fundamento de la reproducción sexual. **176**
- membrana basal** Capa secretada que une un epitelio a un tejido subyacente. **452**
- membrana celular** Membrana más externa de una célula. **52**
- membrana nuclear** Capa doble de fosfolípidos que encierra el ADN de la célula. **61**
- membrana respiratoria** Membrana que consta de epitelio alveolar, endotelio capilar y sus membranas basales fusionadas; sitio de intercambio de gases en los pulmones. **588**
- membrana tilacoide** Sistema de membranas internas altamente plegadas de un cloroplasto; las moléculas embebidas en este sistema llevan a cabo las reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz. **97**
- meninges** Membrana que recubre el cerebro y la médula espinal. **480**
- menopausia** Cese permanente del ciclo menstrual. **637**
- menstruación** Flujo de tejido expulsado por el útero a través de la vagina. **636**
- meristemo** Zona de células vegetales no diferenciadas de una planta que pueden dividirse rápidamente. **399**
- meristemo lateral** Cambium vascular o cambium del corcho; cilindro similar a una hoja que da origen al crecimiento secundario de las plantas. **408**
- mesodermo** Capa de tejido intermedio de un embrión animal en la etapa de tres capas. **354, 642**
- mesófilo** Parénquima fotosintético. **401**
- metabolismo** Todas las reacciones químicas mediadas por enzimas por las cuales las células adquieren y usan la energía de acuerdo con la formación y degradación de moléculas orgánicas. **39**
- metabolito secundario** Químico que no tiene una función conocida en el metabolismo normal de un organismo; con frecuencia son moléculas de defensa contra la depresión. **339**
- metafase** Etapa de la mitosis en la cual los cromosomas de la célula se alinean en la parte central entre los polos del huso. **166**
- metamorfosis** Remodelación drástica de la forma del cuerpo durante la transición de la etapa de larva a la de adulto. **367**
- metanógeno** Organismo que produce gas metano como un subproducto del metabolismo. **306**
- metástasis** Proceso en el cual las células cancerosas se dispersan de una parte a otra del cuerpo. **171**
- método científico** Creación, elaboración, investigación y evaluación sistemáticas de hipótesis. **13**
- mezcla** Combinación física de dos o más tipos de moléculas. **27**
- micelio** Masa de filamentos parecidos a un hilo (hifas) que constituyen el cuerpo de un hongo pluricelular. **344**
- micorriza** Relación mutuamente benéfica entre un hongo y la raíz de una planta. **348, 418**
- microespora** Espora haploide con pared formada en los sacos polínicos de plantas con semilla; se desarrolla en un gametofito productor de anterozoides (grano de polen). **332, 432**
- microevolución** Cambio en las frecuencias alélicas en una población o especie. **259**



- microfilamento** Elemento de refuerzo del citoesqueleto que se compone de subunidades de actina. **66**
- microtúbulo** Elemento del citoesqueleto involucrado en el movimiento celular; filamento hueco formado de subunidades de tubulina. **66**
- microvellos (microvellosidades)** Proyecciones delgadas de la membrana de algunas células epiteliales. **452, 601**
- mielina** Material aislante producido por las células neurogliales; envuelve a la mayoría de los axones e incrementa la velocidad de transmisión de la señal. **478**
- miembro del vaso** Células que forman tubos conductores de agua en el xilema de las plantas vasculares. **401**
- mimetismo** Cuando una especie evoluciona, rasgos que la hacen tener una apariencia similar a otra especie. **696**
- mineral** Sustancia inorgánica que se requiere en pequeñas cantidades para un metabolismo normal. **469, 609**
- miofibrillas** Componentes del músculo esquelético largos y delgados que forman bandas transversales y que consisten en sarcómeros ordenados de extremo a extremo. **528**
- miosina** Proteína motora con actividad de ATP-asa; constituye los filamentos gruesos de las fibras musculares. **528**
- mitocondria** Organelo de doble membrana que produce ATP por respiración aerobia en los eucariontes. **64**
- mitosis** Mecanismo de división nuclear que mantiene igual el número de cromosomas. Base del crecimiento corporal y de la reparación de los tejidos en los eucariontes pluricelulares; también es la base de la reproducción asexual en algunas plantas, animales, hongos y protistas. **164**
- modelo** Sistema análogo usado para probar hipótesis. **13**
- modelo de adaptación inducida** Ligación del sustrato a un sitio activo que mejora el ajuste entre los dos. **80**
- modelo del filamento deslizante** Explicación de cómo las interacciones entre filamentos de actina y de miosina acortan un sarcómero y generan la contracción muscular. **528**
- modelo de reemplazo** Modelo para explicar el origen del *H. sapiens*; según este modelo, los humanos evolucionaron en África, en seguida migraron a diferentes regiones y reemplazaron a los otros homínidos que vivían allí. **392**
- modelo de transición demográfica** Modelo que describe los cambios en las tasas de natalidad y de mortalidad que ocurren conforme una región comienza a industrializarse. **686**
- modelo de equilibrio de biogeografía de islas** Modelo que predice que el número de especies que habita una isla depende del área de la isla y la distancia entre ésta y el continente. **704**
- modelo de capas** Modelo de la distribución de electrones en un átomo. **26**
- modelo multirregional** Modelo que postula que las poblaciones de *H. sapiens* en diferentes regiones evolucionaron a partir de *H. erectus*. **392**
- moho de agua** Protista heterótrofo que crece como filamentos que absorben nutrientes. **317**
- moho mucilaginoso celular (plasmoidal)** Protista parecido a una ameba que se alimenta como si fuera una sola célula depredadora; se une a otras células para formar una estructura pluricelular que produce esporas cuando las condiciones son desfavorables. **320**
- moho mucilaginoso plasmoidal** Protista que se alimenta como una masa multinucleada; forma una estructura productora de esporas cuando las condiciones ambientales se vuelven desfavorables. **320**
- molécula** Dos o más átomos unidos por enlaces químicos. **4, 27**
- molécula de señalización local** Señal química como la prostaglandina, que es secretada por una célula y afecta las células vecinas en el cuerpo de un animal. **504**
- molusco** Invertebrado con un celoma reducido y un manto; bivalvos, gasterópodos y cefalópodos. **364**
- monocotiledóneas** Linaje de angiospermas con un solo cotiledón u hoja embrionaria en la semilla; incluye a los pastos, las orquídeas y las palmas. **336**
- monómeros** Moléculas que son subunidades de polímeros. **39**
- monotrema** Mamífero que pone huevos. **387**
- monte submarino** Elevación sumergida bajo el océano. **742**
- monzón** Viento que revierte su dirección de manera estacional. **727**
- morfógeno** Químico codificado por un gen maestro; se difunde a partir de una fuente, creando un gradiente químico que afecta el desarrollo. **646**
- morfología comparativa** Estudio de los planes de organización corporal y de las estructuras del cuerpo entre grupos de organismos. **239**
- mosaico fluido** Modelo que considera la membrana celular como un fluido bidimensional de composición mezclada. **56**
- muda (ecdisis)** Expulsión periódica de la capa o parte más externa del cuerpo. **366**
- muestreo de marca y recaptura** Método de estimación del tamaño de la población de animales móviles que consiste en marcar individuos, liberarlos y posteriormente verificar la proporción de marcas entre los individuos recapturados tiempo después. **674**
- muestreo por cuadrante (parcela)** Método de estimación del tamaño de las poblaciones de organismos que no tienen mucho movimiento; hace conteos en pequeños cuadrantes extrapolando a partir de éstos el número de individuos en un área mayor. **674**
- mundo de ARN** Intervalo hipotético temprano cuando el ARN sirvió como el almacén de la información genética. **287**
- musgo** Planta no vascular con un gametofito verde con apariencia de hojas y un esporofito dependiente que consiste en una cápsula sobre un pedúnculo. **329**
- mutación** Cambio permanente en la secuencia del ADN. **131**
- mutación letal** Mutación que altera el fenotipo de manera drástica; causa la muerte. **258**
- mutación neutra** Mutación que no tiene efecto en la sobrevivencia o en la reproducción. **258**
- mutualismo** Interacción entre especies que beneficia a ambas. **348, 693**
- naturalista** Persona que observa la vida desde una perspectiva científica. **238**
- nefrona** Túbulo renal y capilares glomerulares; filtra la sangre y forma la orina. **618**
- nematocisto** Organelo que funciona como aguijón único de los cnidarios. **358**
- nemátodo (gusano redondo)** Gusano no segmentado con un pseudoceloma y una cutícula que se muda conforme crece el animal. **366**
- neoplasia (neoplasma)** Acumulación de células que se dividen de manera anormal. **169**
- nervio** Fibras de neuronas empaquetadas en el interior de una vaina de tejido conectivo. **468**
- neurona** Una de las células que constituyen las líneas de comunicación de los sistemas nerviosos; transmite las señales eléctricas a lo largo de su membrana plasmática y se comu-

nica con otras células a través de mensajes electroquímicos. **457, 468**

**neurona motora** Neurona que recibe señales de otra neurona y envía señales a un músculo o glándula. **468**

**neurona parasimpática** Neuronas del sistema nervioso autónomo que inducen la realización de tareas fundamentales. **479**

**neuronas simpáticas** Neuronas del sistema autónomo que preparan al cuerpo para enfrentar un peligro o para la excitación. **479**

**neurotransmisor** Señal química liberada por las terminales del axón de una neurona. **474**

**neutrófilo** Leucocito fagocítico circulante. **559**

**neutrón** Partícula subatómica sin carga que se encuentra en el núcleo atómico. **24**

**nicho** Ver nicho ecológico.

**nicho ecológico** Todas las requerimientos y funciones de una especie en un ecosistema. **694**

**nitrificación** Proceso en el que algunas bacterias convierten el amonio en nitratos. **718**

**nivel trófico** Posición de un organismo en una cadena alimenticia. **711**

**no disyunción** Falla de las cromátidas hermanas o cromosomas homólogos para separarse durante la división nuclear. **212**

**nodo atrioventricular (AV, auriculoventricular)** Grupo de células que sirve como puente eléctrico entre el atrio y los ventrículos. **543**

**nodo linfático** Masas pequeñas de tejido linfático a través de las cuales se filtra la linfa; contiene muchos linfocitos (células B y T). **553**

**nodo sinoatrial (SA, sinoauricular)** Marcapasado cardíaco, grupo de células del corazón que emite señales rítmicas de manera espontánea causando su contracción. **543**

**nódulos radiculares** Estructuras en forma esférica u ovalada de las raíces de algunas plantas que contienen bacterias fijadoras de nitrógeno. **418**

**notocorda** Rodillo duro de tejido conectivo que recorre el cuerpo en larvas de cordados o en embriones. **378**

**novedad evolutiva** Adaptación evolutiva que brinda a quien la posee la oportunidad de explotar un ambiente particular de manera más eficiente o en una nueva manera. **276**

**núcleo** De un átomo, la región central ocupada por protones y neutrones. **24**. De una célula eucarionte, organelo de doble membrana que contiene el ADN de la célula. **8, 52**

**nucleoide** Región del citoplasma donde se localiza el ADN en las bacterias y arquea. **58, 302**

**nucléolo** En el núcleo de la célula, una región densa y de forma irregular donde se ensamblan las subunidades ribosómicas. **61**

**nucleoplasma** Líquido viscoso encerrado por la membrana nuclear. **61**

**nucleosoma** Segmento de ADN enrollado alrededor de un grupo de proteínas histonas. **124**

**nucleótido** Monómero de los ácidos nucleicos. Consta de un azúcar de cinco carbonos, una base nitrogenada y grupos fosfato. **47**

**número atómico** Número de protones en el núcleo de los átomos; determina el elemento. **24**

**número cromosómico** Suma de todos los cromosomas de una célula. **124**

**número de masa** Número total de protones y neutrones en el núcleo de los átomos de un elemento. **25**

**nutriente** Sustancia que un organismo necesita para su crecimiento y sobrevivencia, pero que no puede sintetizar por sí mismo. **6**

**oído externo** Pabellón auricular externo y canal auditivo lleno de aire. **498**

**oído interno** Aparato vestibular lleno de líquido y formado por la cóclea. **498**

**oído medio** Tímpano y huesecillos auditivos que transmiten el sonido al oído interno. **498**

**ojo compuesto** Ojo con muchas unidades donde cada una posee sus propias lentes. **492**

**ojo de cámara** Ojo con una abertura ajustable y una sola lente que enfoca la luz en la retina. **492**

**oncogén** Gen que tiene el potencial para transformar una célula normal en una célula de tumor. **170**

**operador** Parte de un operón; sitio del ADN donde se une un represor. **158**

**operón** Grupo de genes adyacentes con una secuencia de ADN operadora promotora que controla su transcripción. **158**

**organelo** Estructura que realiza una función metabólica especializada en el interior de una célula. **52**

**orgánico** Compuesto formado principalmente de átomos de carbono e hidrógeno. **52**

**organismo** Individuo que consta de una o más células. **5**

**organismo genéticamente modificado (GMO, por sus siglas en inglés)** Orga-

nismo cuyo genoma se ha modificado por medio de la ingeniería genética. **228**

**órgano** En los organismos pluricelulares, agrupamiento de tejidos que realizan una tarea colectiva. **5**

**órganos del equilibrio** Órganos sensorios que responden a la posición corporal y al movimiento. **497**

**órgano vomeronasal** Órgano de los vertebrados que detecta feromonas. **496**

**orina** Mezcla de agua y desechos solubles formados y excretados por el sistema urinario de algunos vertebrados. **617**

**ósmosis** Difusión del agua a través de una membrana selectivamente permeable en respuesta a la diferencia total de concentración de soluto. **85**

**ovario** De las plantas con flor, la base alargada de un carpelo dentro de la cual se forman uno o más óvulos y donde también son fertilizados. **336, 431** De los animales, órgano en el cual se forman y maduran los ovocitos. **634**

**oviducto** Conducto entre un ovario y el útero. **635**

**ovocito** Óvulo inmaduro. **634**

**ovulación** Desprendimiento de un ovocito secundario del ovario. **635**

**óvulo** De las plantas con semilla, la estructura reproductiva en la cual se desarrolla el gametofito femenino; después de la fertilización, madura en una semilla. **332, 431**

**óvulo (huevo)** Gameto femenino maduro. **182**

**ovum** Óvulo animal maduro. **638**

**oxihemoglobina** Hemoglobina con oxígeno ligado a ella. **588**

**páncreas** Órgano que secreta enzimas digestivas en el intestino delgado y hormonas (insulina y glucagón) en la sangre. **514**

**pandemia** Brote de una enfermedad que afecta muchas regiones distantes y plantea una seria amenaza para la salud humana. **300**

**Pangea** Supercontinente que se formó hace aproximadamente 237 millones de años y se dividió hace 152 millones de años. **248**

**parasitismo** Relaciones en las cuales una especie obtiene nutrientes de otra especie sin causarle la muerte de manera inmediata. **698**

**parasitismo de cría** Especie que se beneficia poniendo sus huevos para que otra críe a sus descendientes. **698**

- parasitoide** Insecto que pone sus huevos en otro insecto, y cuyas larvas devoran a su hospedero desde su interior. **698**
- pared celular** Estructura semirrígida, pero permeable, que rodea la membrana de algunas células como las vegetales. **58**
- pared primaria** Primera pared celular de las células vegetales jóvenes. **68**
- pared secundaria** Pared reforzada con lignina que se forma al interior de la pared primaria de una célula vegetal. **68**
- parénquima** Tejido vegetal simple constituido por células vivas; principal componente del tejido basal. **400**
- partición de recursos** Especies que llegan a adaptarse por diferentes maneras a tener acceso a porciones distintas de un recurso limitado; permite que coexistan especies con necesidades similares. **695**
- patógeno** Agente causante de enfermedades. **300**
- patrón de acción fija** Serie de movimientos incitados por un estímulo simple y llevados a cabo con poca variación desde el comienzo. **660**
- patrón de formación** Proceso por el cual se da forma a un cuerpo complejo a partir de procesos locales durante el desarrollo embrionario. **155, 647**
- patrón del ciclo de vida** Conjunto de rasgos relacionados al crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción, como la mortalidad específica de la edad, la esperanza de vida, edad a la primera reproducción y el número de eventos reproductivos. **680**
- PCR** Ver reacción en cadena de la polimerasa.
- película** Capa de proteínas que confiere forma a muchos protistas unicelulares sin pared celular. **313**
- pelos radiculares** Extensiones en forma de pelo que sirven para la absorción; presentes en células jóvenes de la epidermis de la raíz. **407**
- pene** Órgano masculino para la relación sexual; también participa en la excreción de la orina. **632**
- pensamiento crítico** Juicio de la calidad de la información previa que permite guiar nuestros pensamientos o acciones. **12**
- percepción** Interpretación que el cerebro da a una sensación. **490**
- perfil de ADN** Identificación de un individuo por medio del análisis de fragmentos particulares de su propio ADN. **227**
- peristalsis** Contracciones en forma de ondas realizadas por el músculo liso que impulsan el alimento a través del tracto digestivo. **599**
- permafrost** Capa de suelo congelada de manera continua y que se encuentra debajo de la tundra ártica; evita que el agua se drene. **737**
- peroxisoma** Organelo membranoso lleno de enzimas que degrada aminoácidos, ácidos grasos y sustancias tóxicas. **63**
- perturbador endocrino** Químico sintético que afecta de manera adversa la producción o la función hormonal. **503**
- pez bruja** Pez sin mandíbulas con cráneo pero sin columna vertebral. **380**
- pez cartilaginoso** Pez mandibulado con esqueleto de cartílago. **380**
- pez con aletas lobuladas** Pez con aletas carnosas que contienen huesos. **381**
- pez con aletas radiadas** Pez con aletas sostenidas por rayos delgados derivados de la piel; miembro del linaje de peces más diverso. **381**
- pez lanceta** Cordado invertebrado en forma de pez que retiene las características que definen a los cordados en el estado adulto. **378**
- pez óseo** Pez con vejiga natatoria y un esqueleto constituido en su mayor parte por tejido óseo. **381**
- pH** Medida del número de iones hidrógeno en un líquido. **32**
- pigmento** Molécula orgánica que puede absorber luz de ciertas longitudes de onda. **94**
- pili** Filamento de proteína que se proyecta desde la superficie de algunas células bacterianas. **58, 302**
- piruvato** Compuesto orgánico de tres carbonos que es el producto final de la glucólisis. **109**
- placa** En los dientes, biopelícula de cierto grosor compuesta de bacterias, sus productos extracelulares y proteínas de la saliva. **560**
- placa celular** Se forma después de la división nuclear en una célula vegetal; es una estructura en forma de disco que forma una pared transversal entre los dos núcleos nuevos. **168**
- placenta** De los mamíferos placentarios, órgano que se forma durante la gestación y permite la difusión de sustancias entre el flujo sanguíneo materno y embrionario. **631**
- placozoario** El animal moderno más simple que se conoce, con un cuerpo asimétrico y plano, cuatro tipos celulares y un genoma pequeño. **356**
- planaria** Gusano plano de vida libre que vive en agua dulce. **360**
- plancton** Comunidad de organismos microscópicos que viven flotando o nadando en sistemas acuáticos. **314**
- planta** Autótrofo pluricelular típicamente fotosintético. **8**
- planta C3** Plantas que únicamente usan el ciclo de Calvin-Benson para fijar carbono. **102**
- planta C4** Plantas que minimizan la fotorrespiración al fijar carbono dos veces en dos tipos celulares. **102**
- planta CAM** Tipo de planta C4 que conserva el agua fijando carbono dos veces, en distintos tiempos del día. **102**
- planta vascular** Planta con células de xilema y de floema; plantas vasculares sin semilla, gimnospermas o angiospermas. **326**
- planta vascular sin semilla** Plantas, como los helechos o equisetos, que tienen tejido vascular, pero que se dispersan mediante la producción de esporas. **330**
- plaqueta** Fragmento de células que ayudan a coagular la sangre. **545**
- plasma** Porción líquida de la sangre. **450, 544**
- plásmido** De muchas bacterias y arqueas, un círculo pequeño de ADN no cromosómico que se replica de manera independiente al cromosoma. **58, 220, 303**
- plasmodesmos** De las plantas, uniones celulares que conectan el citoplasma de células adyacentes. **69**
- plástido** Organelos celulares que participan en la fotosíntesis o como almacén; por ejemplo, cloroplastos, amiloplastos. **65**
- platelminto (gusano plano)** Invertebrado de simetría bilateral con órganos, pero sin cavidad corporal; por ejemplo, planarias o tenias. **360**
- pleiotrópico** Se refiere a un gen cuyo producto influye la expresión de múltiples rasgos. **197**
- población** Grupo de organismos de la misma especie que vive en un lugar específico; se reproducen entre sí de manera más frecuente que con individuos de otras poblaciones. **5, 258, 673**
- polaridad** Cualquier separación de la carga eléctrica en distintas regiones positiva y negativa. **29**
- polímero** Molécula que se forma de múltiples monómeros. **39**
- polimorfismo balanceado** Mantenimiento de dos o más alelos que codifican para un rasgo



con alta frecuencia en una población, como resultado de la selección natural contra homocigotos. **267**

**polinización** Llegada de los granos de polen al estigma del ovario de una planta con semilla. **332, 432**

**polinizador** Animal que acarrea polen facilitando la polinización. **336, 429**

**polipéptido** Cadena de aminoácidos unida por enlaces peptídicos. **44**

**poliploide** Que posee tres o más unidades de cada tipo de cromosoma característico de la especie. **212**

**punto de Varolio** Región del cerebro posterior ubicada entre la médula oblonga y el mesencéfalo; interviene en el control de la respiración. **482**

**potenciador** Sitio del ADN donde se unen proteínas que intensifican la tasa de transcripción. **152**

**potencial biótico** Máxima tasa posible de crecimiento de una población que crece en condiciones óptimas. **677**

**potencial de acción** Breve inversión de la diferencia de carga a través de la membrana de una neurona. **471**

**potencial de membrana** Energía potencial de cargas separadas por una membrana celular. **471**

**potencial de reposo** Potencial de membrana de una neurona en reposo. **471**

**potencial umbral** Potencial de membrana de una neurona en el cual se abren los canales de sodio para que ocurra un potencial de acción. **472**

**pradera** Bioma en el interior de los continentes formado por pastizales y plantas no leñosas adaptadas al pastoreo y a los incendios. **732**

**predicción** Afirmación basada en una hipótesis acerca de una condición que debería existir si ésta fuese correcta. **12**

**presión diastólica** Presión sanguínea que ocurre cuando los ventrículos se relajan. **547**

**presión osmótica** Cantidad de turgencia que previene la ósmosis en el citoplasma u otro líquido hipertónico. **85**

**presión parcial** Presión ejercida por cada gas en una mezcla de gases. **588**

**presión sanguínea** Presión ejercida por la sangre contra la pared de un vaso. **547**

**presión sistólica** Presión sanguínea ejercida cuando se contraen los ventrículos. **547**

**primate** Mamífero que posee manos con cinco dedos y pulgar oponible para sujetar; incluye a los prosimios, monos, simios y homínidos, como los humanos. **388**

**primera ley de la termodinámica** La energía no puede crearse ni destruirse. **76**

**prión** Proteína infecciosa. **46**

**probabilidad** Oportunidad de que suceda el resultado de un evento particular. **17**

**procesamiento alternativo** Evento de procesamiento del ARNm en el cual algunos exones son eliminados o unidos en varias combinaciones. **141**

**producción de calor para no tiritar** Mecanismo del tejido adiposo café generador de calor; la energía es liberada como calor en vez de almacenarse en ATP. **625**

**producción primaria** Producción de materia orgánica que llevan a cabo fotótrofos y quimiótrofos. **710**

**producto** Molécula que permanece al final de una reacción. **78**

**productor** Organismo que elabora su propio alimento utilizando energía y materia prima simple del ambiente; un autótrofo. **6**

**productor primario** En un ecosistema, organismo que captura la energía de una fuente inorgánica y la almacena como biomasa; primer nivel trófico. **710**

**profase** Etapa de la mitosis en la cual los cromosomas se condensan y se llegan a unir al huso en formación. **166**

**progesterona** Hormona secretada por los ovarios; prepara al útero para la gestación. **634**

**promotor** En el ADN, secuencia donde se liga la ARN polimerasa. **140**

**propagación por cultivo de tejidos** Método de laboratorio en el cual se induce la división de células somáticas para formar un embrión. **435**

**propiedad emergente** Característica de un sistema que no aparece en ninguna de las partes componentes de un sistema. **4**

**protanopia** Condición genética ligada al cromosoma X que se manifiesta por incapacidad para distinguir el color verde. **208**

**proteína** Biomolécula compuesta de una o más cadenas de aminoácidos (polipéptidos). **44**

**proteína de adhesión** Proteína de la membrana que es un componente de las uniones adherentes. **56**

**proteína de reconocimiento** Proteína de la membrana que identifica si una célula

pertenece al propio organismo; por ejemplo, el marcador MHC. **56**

**proteína motora** Proteína que utiliza energía y que interactúa con elementos del citoesqueleto para mover partes celulares o toda la célula. **66**

**proteína receptora** Proteína de la membrana plasmática que se une a una sustancia particular fuera de la célula. **57**

**proteína respiratoria** Proteína que liga oxígeno de manera reversible cuando la concentración de oxígeno es alta y lo libera cuando la concentración de oxígeno es baja. La hemoglobina es un ejemplo. **580**

**proteína de transporte** Proteína que de manera activa o pasiva asiste el paso de iones o moléculas específicas a través de una membrana. **57**

**proteobacteria** El linaje más grande de bacterias. **304**

**protista** Término general para un eucarionte que no es hongo, animal o planta. **8, 311**

**protista flagelado** Protista que pertenece a un linaje casi en su totalidad heterotrófico, sin pared celular y con uno o más flagelos. **313**

**protocélula** Saco membranoso que contiene moléculas orgánicas en interacción; se presume que se formaron como paso previo a las primeras formas de vida. **286**

**protón** Partícula subatómica con carga positiva que se localiza en el núcleo de todos los átomos. **24**

**proto-oncogén** Gen que puede constituirse en oncogén. **170**

**protostomados** Linaje de animales bilaterales en los cuales la primera abertura en la superficie del embrión forma la boca. **355**

**pubertad** Periodo en el cual los órganos reproductivos del humano maduran e inician su función. **632**

**pulmón** Órgano respiratorio parecido a un saco que se encuentra en el interior de la cavidad corporal. **582**

**pulso** Breve estiramiento de las paredes de una arteria que ocurre cuando los ventrículos se contraen. **546**

**pupila** Abertura que modifica su tamaño y que permite el paso de la luz a la cámara del ojo. **492**

**quelicerados** Subgrupo de artrópodos con estructuras de alimentación especializadas (quelíceros) que no son antenas. **368**

**quimiorreceptor** Receptor sensorial que responde a una señal química. **490**

- quimo** Mezcla de líquido alimenticio y gástrico. **600**
- quítrido** Hongo que produce esporas flageladas. **345**
- radiación adaptativa** Surgimiento de divergencias genéticas en un linaje que da origen a muchas nuevas especies. **276**
- radioisótopo** Isótopo con un núcleo inestable. **25**
- radiolario** Protista unicelular heterótrofo con un caparazón poroso de sílice y con largas extensiones citoplasmáticas. **314**
- razonamiento deductivo** Uso de una idea general para obtener una conclusión acerca de un caso específico. **12**
- razonamiento inductivo** Obtención de una conclusión basada en una observación. **12**
- reabsorción** Ver reabsorción tubular.
- reabsorción tubular** Movimiento de sustancias filtradas en el interior de un túbulo renal hacia los capilares peritubulares. **620**
- reacción** Proceso de cambio químico. **78**
- reacción de tiritar** En respuesta al frío, contracciones musculares rítmicas para generar calor metabólico. **625**
- reacción en cadena de la polimerasa (PCR)** Método que con rapidez genera muchas copias de un segmento específico de ADN. **222**
- reacción redox** Reacción de óxido-reducción en la cual una molécula acepta electrones (se reduce) de otra molécula (se oxida). También llamada de transferencia o transporte de electrones. **83**
- reacciones dependientes de la luz** Primera etapa de la fotosíntesis; conjunto de reacciones que convierten la energía luminosa en energía química de ATP y NADPH. **97**
- reacciones independientes de la luz** Segunda etapa de la fotosíntesis; conjunto de reacciones que utilizan el ATP y el NADPH para ensamblar azúcares a partir de agua y CO<sub>2</sub>. **97**
- reactivo** Molécula que entra a una reacción. **78**
- receptor de célula T (TCR)** Receptor de antígenos en la superficie de una célula T. **564**
- receptor de células B** IgM ligado a membrana o anticuerpo IgD en una célula B. **565**
- receptor de dolor** Receptor sensorial que responde al daño a un tejido. **490**
- receptores del gusto** Quimiorreceptores que participan en la detección de los sabores. **496**
- receptores olfatorios** Quimiorreceptores que participan en el sentido del olfato. **496**
- recesivo** Se refiere a un alelo con un efecto que es enmascarado por un alelo dominante en el cromosoma homólogo. **191**
- recombinación (entrecruzamiento)** Proceso en el cual los cromosomas homólogos intercambian segmentos correspondientes durante la profase I de la meiosis. **181**
- recto** Región donde se almacenan las heces antes de ser excretadas. **599**
- red alimenticia** Conjunto de cadenas alimenticias que se interconectan. **712**
- red nerviosa** Malla de células nerviosas no controladas por un órgano central de los cnidarios; permite el movimiento y otro comportamiento. **358, 468**
- reflejo** Respuesta automática que ocurre sin voluntad consciente del pensamiento o del aprendizaje. **480**
- relación entre superficie y volumen** Relación en la cual el volumen de un objeto aumenta con el cubo del diámetro, pero el área de la superficie aumenta al cuadrado. **52**
- reloj biológico** Mecanismo interno de medición del tiempo por el cual los individuos ajustan sus actividades de manera estacional, diaria, o ambas, en respuesta a estímulos ambientales. **442**
- repeticiones cortas en tándem** En el ADN cromosómico, secuencias de 4 o 5 bases repetidas en serie múltiples veces. **227**
- replicación de ADN** Proceso por el cual una célula duplica su ADN antes de dividirse. **130**
- represor** Proteína reguladora que bloquea la transcripción. **152**
- reproducción** Procesos por los cuales los padres producen descendencia. **7**
- reproducción asexual** Modo reproductivo en el cual los descendientes provienen únicamente de un solo padre. **165, 630**
- reproducción sexual** Modo reproductivo por el cual los descendientes surgen de los dos padres y heredan los genes de ambos. **175, 630**
- reproducción vegetativa** Crecimiento de nuevas raíces y nuevos brotes a partir de extensiones o fragmentos de una planta madre; forma de reproducción asexual en las plantas. **435**
- reptil** Subgrupo de amniotas que incluye a las lagartijas, serpientes, tortugas, cocodrilos y aves. **384**
- resistencia sistémica adquirida** En las plantas, resistencia sistémica de largo plazo a los patógenos. **444**
- respiración** Proceso fisiológico por el cual el cuerpo de un animal proporciona oxígeno a las células y elimina el dióxido de carbono como desecho. **580**
- respiración aerobia** Ruta metabólica que degrada carbohidratos para producir ATP. Se realiza en etapas: glucólisis; formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs; fosforilación durante la transferencia de electrones. **108**
- respuesta autoinmune** Respuesta inmune que de manera inapropiada ataca los propios tejidos. **573**
- respuesta inmune mediada por anticuerpos** Respuesta inmune en la cual se producen anticuerpos en respuesta a un antígeno. **566**
- respuesta inmune mediada por células** Respuesta inmune que involucra células T citotóxicas y células NK que destruyen células del cuerpo infectadas o cancerosas. **567**
- restauración ecológica** Alteración activa de un área en un esfuerzo para restaurar o crear un ecosistema funcional. **757**
- retículo endoplásmico (RE)** Organelo que consiste en un sistema continuo de sacos y conductos que se extienden a partir de la membrana nuclear. El RE rugoso contiene ribosomas, mientras que en el RE liso los ribosomas están ausentes. **62**
- retículo sarcoplásmico** Retículo endoplásmico especializado de las células del músculo; almacena y libera iones calcio. **530**
- retina** Capa del ojo que contiene fotorreceptores. **492**
- retroalimentación negativa** Cambio que causa una respuesta que revierte el cambio; mecanismo importante en la homeostasis. **462**
- retroalimentación positiva** Respuesta que intensifica las condiciones que causaron su ocurrencia. **472**
- ribosoma** Macromolécula de la síntesis de proteínas. **58**
- ribozima** ARN que funciona como una enzima. **287**
- riñón** Órgano del sistema urinario de los vertebrados que filtra la sangre, ajusta su composición y forma la orina. **617**
- riqueza de especies** Número de especies en un área. **704**
- ritmo circadiano** Actividad biológica que se repite aproximadamente cada 24 horas. **442**
- rizoide** Estructura en forma de hebra que ancla a una briofita. **329**

**rizoma** Tallo que crece de manera horizontal a la superficie o debajo del suelo. **330**

**rubisco** Ribulosa bisfosfato carboxilasa. Enzima fijadora de carbono del ciclo de Calvin-Benson. **101**

**rumiante** Mamífero con un estómago que contiene múltiples cámaras y que se adapta a una dieta rica en celulosa. **597**

**ruta metabólica** Serie de reacciones mediadas por enzimas por medio de las cuales las células, forman, remodelan o degradan una molécula orgánica. **82**

**saco polínico** De las plantas con semilla, estructura reproductiva en la cual se desarrollan los gametofitos productores de anterzoides (granos de polen). **132**

**sal** Compuesto que libera iones distintos del  $H^+$  y del  $OH^-$  cuando se disuelve en agua. **30**

**sangre** Líquido circulatorio. En los vertebrados es un tejido conectivo líquido constituido de plasma, eritrocitos, linfocitos y plaquetas. **455, 538**

**saprófito** Organismo que se alimenta de desechos y residuos. **344**

**sarcómero** Unidad contráctil de los músculos esquelético y cardíaco. **528**

**SCNT** Ver transferencia nuclear de una célula somática.

**secreción tubular** Sustancias que se mueven fuera de los capilares tubulares hacia dentro del filtrado en los túbulos renales. **620**

**secuencia de ADN** Orden de las bases nucleotídicas en una cadena de ADN. **130**

**secuenciación del ADN** Método para determinar el orden de los nucleótidos en el ADN. **224**

**segmentación** Que poseen un cuerpo compuesto de unidades similares que se repiten en toda su longitud. **355** División mitótica de una célula animal. **642**

**seguimiento solar** Movimiento de las partes de una planta en respuesta al cambio de ángulo de la posición del sol durante el día. **441**

**segunda ley de la termodinámica** La energía tiende a disiparse de manera espontánea. **76**

**segundo mensajero** Molécula que se forma en el interior de una célula cuando una hormona se liga en la superficie celular; establece reacciones que alteran la actividad al interior de la célula. **506**

**selección artificial** Mejoramiento selectivo de animales y plantas realizado por el humano. **242**

**selección direccional** Modo de selección natural en el cual se favorecen los fenotipos que se encuentran en un extremo del rango de variación. **262**

**selección disruptiva** Modo de selección natural que favorece las formas de un rasgo que se encuentran en los extremos del rango de variación; las formas intermedias son seleccionadas en contra (negativamente). **265**

**selección estabilizadora** Modo de selección natural en el cual las formas intermedias de un rasgo son favorecidas sobre las formas extremas. **264**

**selección-K** Individuos que producen descendencia capaz de competir con otras por recursos limitados tienen una ventaja selectiva; ocurre cuando una población está próxima a la capacidad de carga. **681**

**selección natural** Proceso en el cual la presión ambiental resulta en la supervivencia y reproducción diferencial de individuos de una población que varían en los detalles de rasgos heredables compartidos. **243, 261**

**selección-r** Los individuos que producen el máximo número de descendientes tan rápidamente como sea posible tienen una ventaja selectiva; ocurre cuando la densidad poblacional es baja y los recursos son abundantes. **681**

**selección sexual** Modo de selección natural en el cual algunos individuos de una población se ven favorecidos porque son más aptos para asegurar a sus parejas sexuales. **266**

**semen** Espermatozoides mezclados con secreciones de las vesículas seminales y la glándula de la próstata. **633**

**semilla** Esporofito del embrión de una planta con semilla empaquetado con tejido nutritivo en el interior de una cubierta protectora. **327, 434**

**senescencia** Fase de un ciclo de vida desde la madurez hasta la muerte. **444**

**sensación** Detección de un estímulo. **490**

**sensaciones somáticas** Sensaciones como la de tocar y la del dolor, que surgen cuando se activan las neuronas sensoriales de la piel, los músculos o las articulaciones. **491**

**sensaciones viscerales** Sensaciones, que surgen cuando se activan las neuronas asociadas con los órganos internos de las cavidades corporales. **491**

**señal de comunicación** Señal química, acústica, visual o táctil que produce el individuo de una especie y es detectada y respondida por otros individuos de la misma especie. **662**

**seudoceloma** Cavidad corporal sin recubrimiento. **355**

**sida** Síndrome de inmunodeficiencia adquirida. Conjunto de enfermedades que se desarrollan después de que un virus (VIH) debilita el sistema inmune. **574**

**simbiosis** Especie que vive en o sobre otra en una relación comensal, mutualista o parásita. **692**

**simetría bilateral** Existencia de estructuras pareadas de modo que las mitades derecha e izquierda son imágenes simétricas. **354**

**simetría radial** Que posee partes organizadas alrededor de un eje central, como los rayos de una rueda. **354**

**sinapsis** Región donde las terminales del axón de una neurona transmiten señales químicas a otra célula. **474**

**sistema circulatorio** Sistema de órganos que consta de un corazón o corazones y vasos sanguíneos que distribuyen sustancias a todo el cuerpo. **538**

**sistema circulatorio abierto** Sistema en el cual la sangre deja los vasos e irriga los tejidos antes de retornar al corazón. **364, 538**

**sistema circulatorio cerrado** Sistema circulatorio en el cual la sangre fluye a través de un sistema continuo vasos, y las sustancias se intercambian a través de las paredes de los vasos más pequeños. **362, 538**

**sistema de alelos múltiples** Gen para el cual tres o más alelos persisten en una población. **196**

**sistema de endomembranas** Serie de organelos que interactúan entre sí (retículo endoplasmático, aparato de Golgi, vesículas) y se localizan entre el núcleo y la membrana. **62**

**sistemas orgánicos** En los organismos pluricelulares, es un conjunto de órganos involucrados en la tarea colectiva de mantener el cuerpo funcionando de manera apropiada. **5**

**sistema de raíz fibrosa** Sistema de raíz compuesto de una masa extensa de raíces de tamaño similar; típica de las monocotiledóneas. **406**

**sistema de raíz primaria** En las dicotiledóneas, el sistema de raíz primaria y todas sus ramificaciones laterales. **406**

**sistema de tejido dérmico** Sistema de tejido que recubre y protege el cuerpo de la planta. **399**

**sistema de tejido fundamental** Sistema de tejido que constituye el volumen del cuerpo



vegetal; incluye la mayor parte de las células fotosintéticas. **398**

**sistema de tejido vascular** Sistema de tejido que distribuye el agua y los nutrientes a todo el cuerpo de una planta vascular. **398**

**sistema digestivo completo** Sistema digestivo en forma de tubo donde los alimentos entran por una abertura y los desechos son expulsados por otra. **596**

**sistema digestivo incompleto** Sistema digestivo en forma de saco; el alimento entra y sale a través de la misma abertura. **596**

**sistema endocrino** Glándulas productoras de hormonas y células secretoras en el cuerpo de un vertebrado. **504**

**sistema vascular hidráulico** De los equinos, un sistema de tubos llenos de líquido incluyendo el tubo del pie que funciona en la locomoción. **373**

**sistema límbico** Grupo de estructuras del cerebro que gobierna las emociones. **484**

**sistema linfático vascular** Sistema de vasos que colecta el líquido intersticial y lo transporta (como linfa) a la sangre. **552**

**sistema nervioso autónomo** Conjunto de nervios que transmite las señales hacia y desde los órganos internos, y hacia las glándulas. **478**

**sistema nervioso central** Encéfalo y médula espinal. **469**

**sistema nervioso periférico** Nervios que se extienden por todo el cuerpo y que llevan las señales hacia y desde el sistema nervioso central. **469**

**sistema nervioso somático** Conjunto de nervios que controlan el músculo esquelético y transmiten señales desde las articulaciones y la piel. **478**

**sistema traqueal** Tubos que conducen los gases entre la superficie corporal y los tejidos internos de los insectos y algunos artrópodos. **581**

**sístole** Fase contráctil del ciclo cardíaco. **542**

**sitio activo** Región de una enzima similar a un bolsillo donde se unen los sustratos y ocurre una reacción. **80**

**soluto** Sustancia disuelta. **30**

**solvente** Líquido que puede disolver otras sustancias. **30**

**somático** Relativo al cuerpo. **176**

**sombra de lluvia** Región seca que se forma en el lado de una montaña costera opuesta a la dirección de los vientos. **726**

**sonda** Fragmento corto de ADN marcado con un trazador; se diseña para hibridar con una secuencia de nucleótidos de interés. **222**

**soro** Agrupación de capsulas productoras de esporas en la hoja de un helecho. **330**

**sucesión primaria** Establecimiento de una nueva comunidad en un área donde no había suelo. **700**

**sucesión secundaria** Cuando una nueva comunidad se desarrolla en un sitio donde el suelo que dio sustento a la antigua comunidad, permanece. **700**

**suelo** Mezcla de varias partículas minerales y humus. **416**

**suelo franco** Suelo con cantidades relativamente iguales de arena, limo y arcilla. **417**

**superficie del suelo** Capa externa del suelo; contiene la mayor parte de los nutrientes necesarios para el crecimiento vegetal. **417**

**superficie respiratoria** Superficie húmeda a través de la cual se intercambian los gases entre las células animales y el ambiente externo. **580**

**surco de clivaje o de segmentación** Invaginación donde ocurrirá la división citoplasmática en un embrión animal en división. **168**

**sustitución de pares de bases** Tipo de mutación en el cual se cambia un solo par de bases. **147**

**sustrato** Molécula sobre la cual actúa una enzima de manera específica. **80**

**tabla periódica** Tabla donde se ordenan los elementos conocidos de acuerdo con su número atómico. **24**

**taiga** Ver bosque boreal.

**tálamo** Región anterior del encéfalo que transmite señales al cerebro. **483**

**tamaño de población** Número total de individuos en una población. **674**

**tasa de crecimiento per cápita** Para cierto intervalo, es el número de nuevos individuos dividido por el tamaño de la población inicial. **676**

**tasa de reemplazo de fertilidad** Número promedio de niños que las mujeres de una población deben producir para ser sustituidas por una hija en edad reproductiva. **685**

**tasa total de fertilidad** Número promedio de niños que las mujeres de una población producen durante su vida. **685**

**taxón** Categoría elaborada por Linneo; agrupación de organismos. Cada una consiste en un grupo emparentado con el taxón próximo inferior. **10**

**taxonomía** Ciencia que nombra y clasifica las especies. **10**

**tectónica de placas** Teoría que afirma que la capa rocosa más externa de la Tierra está agrietada formando placas cuyo lento desplazamiento arrastra los continentes hacia nuevas ubicaciones en el transcurso de tiempos geológicos. **249**

**tejido** En los organismos pluricelulares, es formado por células especializadas que se organizan en un patrón que les permite realizar una función colectiva. **5**

**tejido adiposo** Tejido conectivo que se especializa en el almacenamiento de grasas. **455**

**tejido adiposo café** Tejido que responde al frío liberando energía en forma de calor, en vez de usarla para sintetizar ATP. **625**

**tejido conectivo** Tejido animal con una matriz extracelular extensa; proporciona soporte estructural y funcional. **454**

**tejido conectivo denso e irregular** Tejido conectivo con fibras ordenadas asimétricamente y con fibroblastos esparcidos entre ellas. **454**

**tejido conectivo laxo** Tejido conectivo con relativamente pocos fibroblastos y fibras esparcidas en su matriz. **454**

**tejido del músculo cardíaco** Músculo de la pared del corazón. **456**

**tejido epitelial** Capa de tejido animal que recubre su superficie externa y los tubos y cavidades internas. **452**

**tejido muscular liso** Músculo que recubre los vasos sanguíneos y forma la pared de los órganos huecos. **456**

**tejido músculo esquelético** Músculo que jala los huesos para mover las partes del cuerpo; bajo control voluntario. **456**

**tejido nervioso** Tejido animal compuesto de neuronas y células de soporte (neuroglia); detecta los estímulos y controla las respuestas a ellos. **457**

**tejido óseo** Tejido conectivo con células rodeadas por una matriz mineral endurecida por sus propias secreciones. **455**

**tejido vascular** Sistema de tubos o vasos de xilema y de floema en el cuerpo de una planta vascular. **326**

**telofase** Etapa de la mitosis durante la cual los cromosomas llegan a los polos del huso, se descondensan y se forma un nuevo núcleo. **166**

**temperatura** Medida del movimiento molecular. **31**

**tendón** Banda de tejido conectivo denso que conecta el músculo esquelético a los huesos. **526**

**tensión muscular** Fuerza ejercida por la contracción muscular. **530**

**teoría celular** Teoría que propone que todos los organismos consisten en una o más células, las cuales son las unidades básicas de la vida; que todas las células provienen de la división de células preexistentes y que todas las células pasan el material hereditario a sus descendientes. **53**

**teoría científica** Hipótesis que después de muchos años de rigurosas investigaciones no ha sido desechada. **18**

**teoría de flujo por presión** Explicación de cómo el flujo de un líquido a través del floema es dirigido por las diferencias en la presión y la concentración de azúcares entre una región fuente y un vertedero. **425**

**teoría de la adecuación inclusiva** Los genes asociados con el altruismo pueden acarrear desventajas cuando ocasionan que el comportamiento altruista sea ponderado sobre el éxito reproductivo de los parientes más cercanos. **668**

**teoría de la tensión-cohesión** Explicación acerca de cómo la transpiración crea una tensión que jala una columna cohesiva de agua a través del xilema, desde las raíces hacia los tallos. **420**

**teoría del uniformitarismo** Establece que procesos graduales repetitivos que ocurren en periodos largos moldearon la superficie de la Tierra. **240**

**teoría del big bang** Modelo que describe la formación del Universo como la distribución, casi instantánea, de la materia en todo el espacio. **284**

**terapia génica** Transferencia de un gen normal o modificado dentro de un individuo con el objetivo de tratar un defecto o trastorno genético. **232**

**termorreceptor** Receptor sensorial sensible a la temperatura. **490**

**termófilo extremo** Organismo adaptado a vivir en un ambiente de alta temperatura. **306**

**territorio** Región que ocupa un animal o animales y que defienden contra sus competidores. **664**

**testículos** Gónadas masculinas; producen espermatozoides. **632**

**testosterona** Principal hormona producida por los testículos; induce la producción de

espermatozoides y confiere los rasgos sexuales masculinos secundarios. **632**

**tetrápodo** Vertebrado con cuatro patas; anfibios, reptiles (incluyendo las aves) y mamíferos. **379**

**tigmotropismo** Crecimiento direccional de una planta en respuesta al contacto con un objeto sólido. **441**

**timo** Glándula endocrina que se localiza debajo del esternón; secreta hormonas que inducen la maduración de los linfocitos T (células T). **516**

**tinción de Gram** Proceso de preparación de células bacterianas para su observación al microscopio, y también para distinguir grupos bacterianos a partir de la estructura de la pared celular. **304**

**toxina** Químico elaborado por un organismo para dañar a otro. **311**

**traducción** Proceso de síntesis de una cadena polipeptídica a partir de los aminoácidos especificados por un ARNm. **139**

**transcripción** Proceso de síntesis de ARN a partir de nucleótidos que usa como molde la secuencia de un gen. **138**

**transcriptasa inversa** Enzima viral que utiliza ARNm como molde para sintetizar una cadena de ADNc. **221**

**transferencia horizontal de genes** Transferencia de material genético entre individuos no descendientes. **303**

**transferencia nuclear de una célula somática (SCNT)** Método de clonación reproductiva en el cual el material genético es transferido de una célula somática adulta a un óvulo no fertilizado sin núcleo. **132**

**transgénico** Se refiere a un organismo modificado genéticamente que lleva un gen de una especie distinta. **228**

**translocación** En genética, mutación cromosómica en la cual un fragmento es desprendido y reinsertado en una posición equivocada. **210** En una planta vascular, el movimiento de compuestos orgánicos por el floema. **424**

**transpiración** Evaporación de agua de las plantas. **420**

**transporte activo** Mecanismo que requiere energía en el cual una proteína transportadora bombea un soluto a través de la membrana celular contra su gradiente de concentración. **87**

**transporte pasivo** Mecanismo por el cual un gradiente de concentración dirige el movi-

miento de un soluto a través de una membrana celular con la participación de una proteína transportadora. No requiere el consumo de energía. **86**

**tráquea** Vía que conduce el aire a los pulmones. **585**

**traqueida** Células con extremos afilados semejantes a una tráquea que forman tubos conductores de agua en el xilema de las plantas vasculares. **401**

**trazador** Molécula que ha sido marcada con una sustancia detectable. **25**

**triglicérido** Grasa con tres colas de ácido graso. **42**

**tripanosoma** Flagelado parásito con una sola mitocondria y un flagelo protegido por una membrana. **313**

**tubo de la criba** Tubo conductor del floema. **401**

**túbulo colector** Túbulo del riñón que recibe el filtrado de varias nefronas y lo distribuye a la pelvis renal. **619**

**túbulo distal** Porción del túbulo del riñón que conduce el filtrado a un túbulo colector. **619**

**túbulo proximal** Porción del túbulo renal que recibe el filtrado de la cápsula de Bowman. **619**

**túbulos seminíferos** En los testículos, son tubos muy pequeños donde se forma el esperma. **633**

**tumor** Neoplasma que forma una protuberancia. **170**

**tundra alpina** Bioma con vegetación de lento crecimiento, tolerante a los vientos y adaptada a condiciones de grandes altitudes. **737**

**tundra ártica** Bioma de las más altas latitudes del hemisferio norte, donde sobrevive una vegetación baja y tolerante al frío con sólo una breve estación de crecimiento. **737**

**tunicado** Cordado invertebrado que pierde los rasgos que lo definen como cordado durante su transición al estado adulto. **378**

**turba** Residuos de musgo ricos en carbono; puede secarse para usarlo como combustible. **329**

**turgencia** Presión que ejerce un líquido contra una pared, membrana u otra estructura que lo contiene. **85**

**unidad motora** Neurona motora y las fibras del músculo que ella controla. **530**

**unión adherente** Unión celular compuesta de proteínas de adhesión; anclan a las células entre sí o a la matriz extracelular. **69**

**unión celular** Estructura que conecta una célula con otra o a la matriz extracelular. **69**

**unión de espacio** Unión celular que forma un canal a través de las membranas plasmáticas de células animales adyacentes. **69**

**uniones estrechas** Conjunto de proteínas fibrosas que unen las membranas plasmáticas de células epiteliales adyacentes; colectivamente, evitan que los líquidos se escapen entre las células. **69**

**urea** Desecho principal de la orina de los mamíferos que contiene nitrógeno. **617**

**uréter** Tubo que lleva la orina de los riñones a la vejiga. **618**

**uretra** Tubo por el cual pasa la orina de la vejiga hacia el exterior del cuerpo. **618**

**útero** Cámara muscular donde se desarrollan los nuevos descendientes; matriz. **634**

**vacuna** Preparación introducida al cuerpo para inducir inmunidad contra un antígeno específico. **572**

**vacuola** Organelo lleno de líquido que aísla o se deshace de restos, desperdicios o materiales tóxicos. **63**

**vacuola central** Vesícula llena de líquido de muchas células vegetales. **63**

**vacuola contráctil** Organelo que colecta y expulsa el exceso de agua en protistas de agua dulce. **313**

**vagina** Órgano femenino para realizar el coito y que a la vez funciona como canal del parto. **634**

**variable** En un experimento, una característica o evento que difiere entre los individuos o durante el transcurso del tiempo. **13**

**variable dependiente** En un experimento, es la variable que se ve presumiblemente afectada por la variable independiente que está siendo investigada. **13**

**variable independiente** Variable que es controlada por el experimentador para explorar su relación con la variable dependiente. **13**

**variación continua** Rango de pequeñas diferencias en los rasgos compartidos de una población. **198**

**vasoconstricción** Estrechamiento de un vaso sanguíneo cuando se contrae el músculo liso que lo rodea. **546**

**vasodilatación** Ensanchamiento de un vaso sanguíneo cuando se relaja el músculo liso que lo rodea. **546**

**vector** Animal que porta un patógeno de un hospedero al siguiente. **300**

**vector de clonación** Molécula de ADN al cual se le introduce ADN ajeno y se transfiere a una célula hospedera para su replicación. **221**

**vejiga urinaria** Órgano muscular hueco que almacena la orina. **618**

**vellosidades** Proyecciones de la superficie de cada pliegue del intestino. **601**

**vena** De las plantas vasculares, un paquete vascular en un tallo u hoja. **405** De sistemas circulatorios, un vaso de gran diámetro que regresa la sangre al corazón. **540**

**vena cava inferior** Vena que transporta sangre de la parte inferior del cuerpo al corazón. **542**

**vena cava superior** Vena que envía la sangre de la parte superior del cuerpo hasta el corazón. **542**

**vena pulmonar** Vaso que transporta la sangre de los pulmones al corazón. **542**

**respiradero hidrotermal** Abertura subacuática rocosa donde el agua caliente rica en minerales es expulsada por fuerzas de energía geotérmica. **285, 743**

**ventrículo** Cámara del corazón que bombea la sangre a las arterias. **540**

**vécula** Vaso de diámetro pequeño que transporta sangre de los capilares a las venas. **540**

**vernalización** Fenómeno en el cual las bajas temperaturas durante el invierno estimulan la floración en la primavera. **443**

**vertebrado** Animal con columna vertebral. **353, 378**

**vértebras** Huesos de la columna vertebral. **522**

**vesícula** Organelo pequeño en forma de saco limitado por una membrana; distintos tipos de vesículas almacenan, transportan o degradan sus contenidos. **62** En los animales, órgano que almacena y concentra la bilis. **603**

**vía deferente** Uno de los dos conductos que transportan el esperma maduro hacia el conducto eyaculatorio. **632**

**vía lítica** Vía de replicación del bacteriófago en la cual un virus se replica de manera inmediata matando a su célula hospedera. **298**

**vía lisogénica** Vía de replicación de los bacteriófagos en la cual el ADN viral llega a ser integrado en el cromosoma de la célula hospedera y es transferido a los descendientes de la misma. **298**

**vida media** Tiempo característico en el que la mitad de la cantidad de un radioisótopo tarda en decaer. **245**

**viroide** ARN pequeño no codificante que puede infectar y causar enfermedades en las plantas. **301**

**virus** Partícula infecciosa no celular formada de ácidos nucleicos y proteínas; sólo se replica en el interior de una célula hospedera. **298**

**vitamina** Sustancia orgánica que se requiere ingerir en cantidades pequeñas para un metabolismo normal. **608**

**xenotrasplante** Trasplante de un órgano de una especie a otra. **231**

**xilema** Tejido vascular complejo de las plantas; sus traqueidas y miembros de los vasos transportan el agua y los iones minerales. **326, 401**

**yema** Material nutritivo de muchos huevos animales. **631**

**zigomiceto** Hongo que forma una zigospora durante la reproducción sexual. **345**

**zona bentónica** Rocas y sedimentos del océano. **742**

**zona pelágica** Aguas del océano. **742**



# Créditos de arte y reconocimientos

TABLA DE CONTENIDOS **Página vi** parte superior, ©Viktor1/Shutterstock; ©Bill Beatty/Visuals Unlimited. **Página vii** izquierda, ©Dylan T. Burnette y Paul Forscher; mitad izquierda, Modelos de hemoglobina: PDB ID: 1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G.; Estructura cristalográfica de la forma T de la hemoglobina con oxígeno molecular unido en los cuatro grupos hemo. *J.Mol.Biol.*, v256, pp. 775–792, 1996; mitad derecha, Kristian Peters, <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Fabelfroh>; derecha, Lilly M/<http://commons.wikimedia.org>. **Página viii** mitad de la parte inferior, ©Maria Samsonova y John Reinitz; parte inferior, Michael Clayton/University of Wisconsin, Department of Botany. **Página ix** izquierda, Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; ©Michael Stuckey/Comstock, Inc.; Foto cortesía de The Progeria Research Foundation; Foto cortesía de MU Extension and Agricultural Information. **Página x** parte superior, ©Christopher Meade/Shutterstock; ©CreativeNature.nl/Shutterstock; ©Jack Jeffrey Photography. **Página xi** izquierda, Cortesía de University of Washington; SciMAT/Photo Researchers, Inc.; Dr. Richard Feldmann//National Cancer Institute; ©Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc./Photoshot; Foto USDA. **Página xii** parte superior, Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; CDC/Piotr Naskrecki; ©Kenneth Garrett/National Geographic Image Collection. **Página xiii** izquierda, ©Kevin Schafer/Tom Stack & Associates; Cortesía del Dr. Thomas L. Rost; ©Rubén Avila/fillius.net. **Página xiv** parte superior, ©David Goodin; ©Artigiano/Dreamstime; Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; ©Michael Shore Photography. **Página xv** izquierda, De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center; Cortesía del Dr. Bryan Jones, University of Utah School of Medicine; Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.; ©David Ryan/SuperStock. **Página xvi** parte superior, Profesor P. Motta/Department of Anatomy/La Sapienza, Rome/SPL/Photo Researchers, Inc.; ©Lester V. Bergman/Corbis. **Página xvii** mitad izquierda, CDC/Dr. Joel D. Meyer; ©Peter Chadwick/Photo Stock; ©Microslide Cortesía de Mark Nielsen, University of Utah. **Página xviii** parte superior, Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; ©Rodger Klein/Peter Arnold, Inc.; ©Rubén Avila/fillius.net.; ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **Página xix** izquierda, ©Alexander Wild; ©Jacques Langevin/Corbis Sygma; E.R. Degginger/Photo Researchers, Inc. **Página xx** parte superior, ©D. A. Rintoul; ©George H. Huey/Corbis; ©Brian Kinney/Shutterstock. **Página xxi** izquierda, ©George M. Sutton/Cornell Lab of Ornithology;

©Gary Head; Image ©Lee Prince, Uso con licencia de Shutterstock.com.

PREFACIO **Página xxii** Iniciando arriba a la izquierda, en dirección de las manecillas del reloj, Cortesía de East Carolina University; Foto cortesía de The Progeria Research Foundation.

CAPÍTULO 1 **Conceptos clave** izquierda, California Poppy, ©2009, Christine M. Welter; Dr. Marina Davila Ross, University of Portsmouth, Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; ©Roger W. Winstead, NC State University; ©Adrian Vallin. **1.1** Página 2, ©Steve Richards; Página 3, ©Bruce Beehler/Conservation International. **1.3** 3–4) ©Umberto Salvagnin, [www.flickr.com/photos/kaibara](http://www.flickr.com/photos/kaibara); 5) California Poppy, ©2009, Christine M. Welter; 6) Lady Bird Johnson Wildflower Center; 7) Michael Szoenyi/Photo Researchers, Inc.; 8) Photographers Choice RF/SuperStock; 9) ©Sergei Krupnov, [www.flickr.com/photos/7969319@N03](http://www.flickr.com/photos/7969319@N03); 10) ©Mark Koberg Photography; 11) NASA. **1.4** arriba, ©Victoria Pinder, <http://www.flickr.com/photos/vixstarplus>. **1.5** Dr. Marina Davila Ross, University of Portsmouth. **1.6** a) Iniciando arriba a la izquierda, en dirección de las manecillas del reloj, Dr. Richard Frankel; SPL/Photo Researchers, Inc.; ©Susan Barnes; Tony Brian, David Parker/SPL/Photo Researchers, Inc.; [www.zahnarzt-stuttgart.com](http://www.zahnarzt-stuttgart.com); Sci-MAT/Photo Researchers, Inc.; b) izquierda, ArchiMeDes; derecha, ©Dr. Harald Huber, Dr. Michael Hohn, Prof. Dr. K.O.Stetter, University of Regensburg, Germany; c) Protistas, izquierda, ©Richard Griffin/Shutterstock; derecha, Iniciando arriba a la izquierda, en dirección de las manecillas del reloj, M I Walker/Photo Researchers, Inc.; Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; ©Emiliana Huxleyi photograph, Vita Pariente, micrografía electrónica de barrido tomada en un microscopio Jeol T330A del Centro de Microscopía Electrónica de la Universidad de Texas A&M; Oliver Meckes/Photo Researchers, Inc.; ©Carolina Biological Supply Company; Plantas, izquierda ©John Lotter Gurling/Tom Stack & Associates; derecha ©Edward S. Ross; Fungi, izquierda, ©Robert C. Simpson/Nature Stock; derecha, ©Dien/Shutterstock; Animales, izquierda, ©Martin Zimmerman, Science, 1961, 133:73–79, ©AAAS.; Thomas Eisner, Cornell University; ©Tom & Pat Leeson, Ardea London Ltd.; ©Pixtal/Super-Stock. **1.7** izquierda, Joaquim Gaspar; Bogdan; Opiola Jerzy; Ravedave; Luc Viatour. **1.9** De Meyer, A., Patrones repetitivos de mimetismo. *PLoS Biology* Vol. 4, No. 10, e341 doi:10.1371/journal.pbio.0040341. **Página 12** izquierda, ©Bruce Beehler/Conservation International; derecha, Volker Steger/SPL/Photo Researchers, Inc.; **1.10** izquierda, Cape Verde

National Institute of Meteorology and Geophysics and the U.S. Geological Survey; ©Roger W. Winstead, NC State University; Foto de Scott Bauer, USDA/ARS. **1.11** ©Superstock. **1.12** a) ©Matt Rowlings, [www.eurobutterflies.com](http://www.eurobutterflies.com); b) ©Adrian Vallin; c) ©Antje Schulte. **1.13** ©Gary Head.

**Página 16** derecha, ©Bruce Beehler/Conservation International. **1.14** ©Adrian Vallin. **Página 18** ©Raymond Gehman/Corbis. **1.15** arriba, Foto cortesía del Dr. Robert Zingg/Zoo Zurich; abajo, Cortesía de East Carolina University. **Página 20** Sección 1.1, ©Bruce Beehler/Conservation International; Sección 1.2, California Poppy, ©2009, Christine M. Welter; Sección 1.3, ©Victoria Pinder, <http://www.flickr.com/photos/vixstarplus>; Sección 1.4, Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; Sección 1.5, De Meyer, A., Patrones repetitivos de mimetismo. *PLoS Biology* Vol. 4, No. 10, e341 doi:10.1371/journal.pbio.0040341; Sección 1.6, ©Bruce Beehler/Conservation International; Sección 1.7, ©Adrian Vallin; Sección 1.8, ©Gary Head; Sección 1.9, ©Raymond Gehman/Corbis. **Página 21** Trabajo científico; Adrian Vallin, Sven Jakobsson, Johan Lind y Christer Wiklund, *Proc. R. Soc. B* (2005 272, 1203, 1207). Uso con permiso de The Royal Society y del autor.

CAPÍTULO 2 **Conceptos clave** izquierda, ©Michael S. Yamashita/Corbis; ©Bill Beatty/Visuals Unlimited; ©Viktor1/Shutterstock; ©Herbert Schnekenburger; W. K. Fletcher/Photo Researchers, Inc. **2.1** Página 22, ©Kim Westerskov, Photographer's Choice/Getty Images; Página 23, ©Michael Grecco/Picture Group. **2.3** ©Ria Novosti/Science P/Photostock; **2.4** RIA NOVOSTI/SCIENCEP/Photo Stock. **Página 26** ©Michael S. Yamashita/Corbis. **2.7** a) ©Viktor1/Shutterstock. **2.12** ©Herbert Schnekenburger. **2.13** izquierda, ©Vicki Rosenberg, [www.flickr.com/photos/roseofredrock](http://www.flickr.com/photos/roseofredrock). **2.14** ©JupiterImages Corporation. **2.15** W. K. Fletcher/Photo Researchers, Inc. **Página 33** ©Jared C. Benedict. **Página 34** Sección 2.1, ©Kim Westerskov, Photographer's Choice/Getty Images; Sección 2.3, ©Michael S. Yamashita/Corbis; Sección 2.4, ©Bill Beatty/Visuals Unlimited; Sección 2.5, ©Herbert Schnekenburger; Sección 2.6, W. K. Fletcher/Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 3 **Conceptos clave** izquierda, ©JupiterImages Corporation; Tim Davis/Photo Researchers, Inc.; ©JupiterImages Corporation. **3.1** **Página 36** ©ThinkStock/SuperStock. **3.5** izquierda, ©JupiterImages Corporation. **3.6** c) ©JupiterImages Corporation. **3.11** derecha, Tim Davis/Photo Researchers, Inc. **Página 43** Kenneth Lorenzen. **3.14** #5 derecha, ©JupiterImages Corporation. **Página 43** La imagen de esta lipoproteína fue realizada por Amy Shih y John

Stone utilizando el programa VMD y pertenece al Theoretical and Computational Biophysics Group, NIH Resource for Macromolecular Modeling and Bioinformatics, at the Beckman Institute, University of Illinois at Urbana-Champaign. Las etiquetas de la imagen fueron añadidas por el autor en la imagen original. **3.15** a) ©Lily Echeverría/Miami Herald; b) Sherif Zaki, MD PhD, Wun-Ju Shieh, MD PhD; MPH/CDC. **Página 47** ©JupiterImages Corporation. **Página 48** Sección 3.1, 3.3, 3.5 ©JupiterImages Corporation; Sección 3.6, Sherif Zaki, MD PhD, Wun-Ju Shieh, MD PhD; MPH/CDC.

CAPÍTULO 4 **Conceptos clave** izquierda, Astrid Hanns-Friederichler/SPL/Photo Researchers, Inc.; ©JupiterImages Corporation; Cortesía de ©Roberto Kolter Lab, Harvard Medical School; ©Martin W. Goldberg, Durham University, UK. **4.1** Página 50 ©JupiterImages Corporation; Página 51, Stephanie Schuller/Photo Researchers, Inc. **4.2** izquierda, Astrid Hanns-Friederichler/SPL/Photo Researchers, Inc.; Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; M I Walker/Photo Researchers, Inc.; ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited. **4.5** a) izquierda, ©JupiterImages Corporation; b) derecha, Geoff Tompkinson/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **4.6** a—b, d—e) ©Jeremy Pickett-Heaps, School of Botany, University of Melbourne; c) ©Prof. Franco Baldi. **4.7** Virus, CDC; Bacteria, Tony Brian, David Parker/SPL/Photo Researchers, Inc.; Células eucariontes, Jeremy Pickett-Heaps, School of Botany, University of Melbourne; Louse, Edward S. Ross; Ladybug, Imagen ©Dole, Uso con licencia de Shutterstock.com; Goldfish, Imagen ©Ultrashock, Uso con licencia de Shutterstock.com; Butterfly, De Meyer, A., Patrones repetitivos de mimetismo. PLoS Biology Vol. 4, No. 10, e341 doi:10.1371/journal.pbio.0040341; Guinea pig, Imagen ©Sascha Burkard, Uso con licencia de Shutterstock.com; Perro, Imagen ©Pavel Sazonov, Uso con licencia de Shutterstock.com; Humano, Jupiter Images Corporation; Giraffe, ©Ingram Publishing, SuperStock; Whale, Jupiter Images Corporation; Árbol, Cortesía de ©Billie Chandler. **4.10** a) Rocky Mountain Laboratories, NIAID, NIH; b) ©R. Calentine/Visuals Unlimited; c) ArchiMeDes; d—e) ©K.O. Stetter & R. Rachel, Univ. Regensburg. **4.12** Cortesía de ©Roberto Kolter Lab, Harvard Medical School. **4.13** a) Dr. Gopal Murti/Photo Researchers, Inc.; b) M.C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory. **4.14** derecha, ©Kenneth Bart. **4.15** izquierda, ©Martin W. Goldberg, Durham University, UK. **4.16** izquierda, ©Science Photo Library/Photo Stock; (#1,3) Don W. Fawcett/Visuals Unlimited; (#4) Micrograph, Gary Grimes. **4.17** izquierda, Keith R. Porter. **4.18** parte superior, Kristian Peters, <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Fabelfroh>; parte inferior, Dr. Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers, Inc. **4.19** abajo, ©Dylan T. Burnette y Paul Forscher. **4.21** a) IDesign/Shutterstock, Inc.;

b) ©Mike Abbey/Visuals Unlimited. **4.22** superior derecha, Don W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. **4.23** ©George S. Ellmore. **4.24** c) Russell Kightley/Photo Researchers, Inc. **4.25** ©ADVANCELL (Advanced In Vitro Cell Technologies; S.L.) [www.advancell.com](http://www.advancell.com). **Página 71**, Sección 4.1 y 4.2, ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; Sección 4.3, ©JupiterImages Corporation. **Página 72** Sección 4.5, ©K.O. Stetter & R. Rachel, Univ. Regensburg; Sección 4.6 y 4.7, ©Kenneth Bart; Sección 4.10, ©Dylan T. Burnette y Paul Forscher; Sección 4.11, ©ADVANCELL (Advanced In Vitro Cell Technologies; S.L.) [www.advancell.com](http://www.advancell.com). **4.27** De "Tissue & Cell", Vol. 27, pp. 421–427, Cortesía de Bjorn Afzelius, Stockholm University. **Página 73**, Pensamiento crítico, P.L. Walne y J. H. Arnott, Planta, 77: 325–354, 1967.

CAPÍTULO 5 **Conceptos clave** izquierda, ©Martin Barraud/Stone/Getty Images; ©Photobac/Shutterstock; ©JupiterImages Corporation; Andrew Lambert Photography/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; Biology Media/Photo Researchers, Inc. **5.1** Página 74, ©BananaStock/Super-Stock. **5.2** ©Photobac/Shutterstock. **5.4** ©JupiterImages Corporation. **5.10** Modelos de hemoglobina: PDB ID: 1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G.; Estructura cristalográfica de la forma T de la hemoglobina con oxígeno molecular unido en los cuatro grupos hemo. *J. Mol. Biol.* v256, pp. 775–792, 1996. **5.12** ©Scott McKiernan/ZUMA Press. **5.13** Perennou Nurid-sany/Photo Researchers, Inc. **5.15** Lisa Starr, después David S. Goodsell, RCSB, Protein Data Bank. **5.16** a) ©JupiterImages Corporation. **Página 84** Andrew Lambert Photography/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **5.19** b—d) Reproducido de *The Journal of Cell Biology*, 1976, vol. 70, pp. 193 con permiso del autor y Rockefeller University Press. **5.20** PDB files from NYU Scientific Visualization Lab. **5.21** Después: David H. MacLennan, William J. Rice, y N. Michael Green, "Mecanismo de transporte de Ca<sup>2+</sup> empleado por las ATPasas de Ca<sup>2+</sup> del retículo sarco(endo)plasmático" *JBC* Vol. 272, No. 46, Edición del 14 de noviembre, 1997, pp. 28815–28818. **5.24** ©R.G.W. Anderson, M.S. Brown y J.L. Goldstein. *Cell* 10:351 (1977). **5.25** (derecha) Biology Media/Photo Researchers, Inc. **Página 89** ©BananaStock/SuperStock. **Página 90** Sección 5.1, ©Banana Stock/SuperStock; Sección 5.2, ©Photobac/Shutterstock; Sección 5.5, ©JupiterImages Corporation; Sección 5.6, Andrew Lambert Photography/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; Sección 5.8, Biology Media/Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 6 **Conceptos clave** izquierda, Kristian Peters, <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Fabelfroh>; ©Bill Boch/FoodPix/Jupiter Images. **6.1** Página 92, Foto de Peggy Greb/USDA; Página 93, ©Roger W. Winstead, NC State University. **6.3** arriba, ©Larry West/FPG/Getty

Images. **6.4** a) Jason Sonneman. **6.5** arriba, Kristian Peters, <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Fabelfroh>. **6.10** a) Cortesía de John S. Russell, Pioneer High School; c) ©Bill Boch/FoodPix/Jupiter Images; d) Lisa Starr. **6.11** ©Jupiter Images Corporation. **Página 103** Foto de Peggy Greb/USDA. **Página 104** Sección 6.1, Foto de Peggy Greb/USDA; Sección 6.4, Kristian Peters, <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Fabelfroh>; Sección 6.8 ©Bill Boch/FoodPix/Jupiter Images. **Página 105** Pensamiento crítico, ©E.R. Degginger.

CAPÍTULO 7 **Conceptos clave** izquierda, ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; ©Lois Ellen Frank/Corbis. **7.1** Página 106, Cortesía de ©Louise Chalcraft-Frank y FARA; Página 107, Profesores P. Motta y T Naguro/SPL/Photo Researchers, Inc.; ©Kesu/Shutterstock; **7.7** derecha, SPL/Photo Researchers, Inc. **7.10** b—c) ©Ben Fink/Foodpix/Jupiter Images; d) ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited. **7.11** b) Cortesía de ©William MacDonald, M.D.; c) ©Randy Faris/Corbis; d) Lilly M/ <http://commons.wikimedia.org>. **7.12** izquierda, ©Kesu/Shutterstock. **Página 119** parte superior, Profesores P. Motta y T Naguro/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 7.1, Cortesía de ©Louise Chalcraft-Frank y FARA. **Página 120** Sección 7.6, ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; Sección 7.7 ©Kesu/Shutterstock. **7.13** a) Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc.; b) ©Images Paediatr Cardiol.

CAPÍTULO 8 **Conceptos clave** izquierda, Andrew Syred/Photo Researchers, Inc., Cortesía de Cyagra, Inc., [www.cyagra.com](http://www.cyagra.com). **8.1** Página 122, ©James Symington; Página 123, Ben Glass, Cortesía de ©BioArts International. **8.2** inserción, Andrew Syred/Photo Researchers, Inc. **8.3** ©University of Washington Department of Pathology. **8.6** a) abajo, Eye of Science/Photo Researchers, Inc. **8.8** C. Barrington Brown, 1968 J. D. Watson; izquierda, A. C. Barrington Brown ©1968 J. D. Watson; derecha, PDB ID: 1BBB; Silva, M. M., Rogers, P. H., Arnone, A.: Una tercera estructura cuaternaria de la hemoglobina humana a 1.7 Å de resolución. *J Biol Chem* 267 pp. 17248 (1992). **8.13**, **8.14** Cortesía de Cyagra, Inc., [www.cyagra.com](http://www.cyagra.com). **Página 133** Ben Glass, Cortesía de ©BioArts International. **Página 134** Sección 8.1, Ben Glass, Cortesía de ©BioArts International; Sección 8.2, Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.; Sección 8.7, Andrew Syred/Photo Researchers, Inc. **8.15** arriba, *Journal of General Physiology* 36(1), Septiembre 20, 1952: "Funciones independientes de las proteínas y ácidos nucleicos virales en el crecimiento del bacteriófago;" abajo, ©Jupiter-Images Corporation.

CAPÍTULO 9 **Conceptos clave** izquierda, O. L. Miller, ©John W. Gofman y Arthur R. Tamplin. Del libro *Poisoned Power: The Case Against Nuclear Power Plants Before and After Three Mile Island*, Rodale Press, PA, 1979. **9.1** Página

136, Vaughan Fleming/SPL/Photo Researchers, Inc. **9.5** O. L. Miller. **9.12** inserción, ©Kiseleva y Donald Fawcett/Visuals Unlimited. **9.13** e) Dr. Gopal Murti/SPL/Photo Researchers, Inc. **9.14** a) ©John W. Gofman y Arthur R. Tamplin. Del libro *Poisoned Power: The Case Against Nuclear Power Plants Before and After Three Mile Island*, Rodale Press, PA, 1979. **Página 148** Vaughan Fleming/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 9.3, O. L. Miller; Sección 9.6, ©John W. Gofman y Arthur R. Tamplin. Del libro *Poisoned Power: The Case Against Nuclear Power Plants Before and After Three Mile Island*, Rodale Press, PA, 1979.

CAPÍTULO 10 **Conceptos clave** izquierda, de la colección de Jamos Werner y John T. Lis; ©Science Photo Library/Photo Stock; ©Jose Luis Riechmann. **10.1** Página 150, Cortesía de Robin Shoulla y Young Survival Coalition; Página 151, de los archivos de [www.breastpath.com](http://www.breastpath.com), Cortesía de J.B. Askew, Jr., M.D., P.A. Reproducido con permiso, copyright 2004 Breastpath.com. **10.4** Science Photo Library/Photo Stock. **10.5** a, b) David Scharf/Photo Researchers, Inc.; c) Eye of Science/Photo Stock; d) Cortesía de Aniridia Foundation International, [www.aniridia.net](http://www.aniridia.net); e) M. Bloch. **10.6** a—e) ©Maria Samsonova y John Reinitz; f) ©Jim Langeland, Jim Williams, Julie Gates, Kathy Vorwerk, Steve Paddock y Sean Carroll, HHMI, University of Wisconsin—Madison. **10.7** ©Dr. William Strauss. **10.8** después Patten, Carlson y otros. **10.9** a) abajo, Juergen Berger, Max Planck Institute for Developmental Biology, Tuebingen, Germany; b) ©Jose Luis Riechmann. **Página 159** izquierda, ©Lowe Worldwide, Inc. as Agent for National Fluid Milk Processor Promotion Board; derecha, Cortesía de Robin Shoulla y Young Survival Coalition. **Página 160** Sección 10.1, de los archivos de [www.breastpath.com](http://www.breastpath.com), Cortesía de J.B. Askew, Jr., M.D., P.A. Reproducido con permiso, copyright 2004 Breastpath.com; Sección 10.2, Science Photo Library/Photo Stock; Sección 10.3, ©Maria Samsonova y John Reinitz; Sección 10.4, ©Dr. William Strauss.

CAPÍTULO 11 **Conceptos clave**, izquierda ©Carolina Biological Supply Company/Phototake; Michael Clayton/University of Wisconsin, Department of Botany; Del artículo “Expression of the epidermal growth factor receptor (EGFR) and the phosphorylated EGFR in invasive breast carcinomas”. <http://breast-cancerresearch.com/content/10/3/R49>. **11.1** Página 162, Dr. Paul D. Andrews/University of Dundee; Página 163, Cortesía de la familia de Henrietta Lacks. **11.4** ©Carolina Biological Supply Company/Phototake. **11.5** izquierda (todo), Michael Clayton/University of Wisconsin, Department of Botany; derecha (todo) Ed Reschke. **11.8** ©Phillip B. Carpenter, Department of Biochemistry and Molecular Biology, University of Texas—Houston Medical School. **11.9** Del artículo “Expression of the epidermal growth factor receptor (EGFR) and the phosphorylated EGFR in invasive breast

carcinomas”. <http://breast-cancerresearch.com/content/10/3/R49>. **11.11** a) ©Ken Greer/Visuals Unlimited; b) Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers; c) James Stevenson/Photo Researchers, Inc. **Página 171** arriba, Dr. Paul D. Andrews/University of Dundee; abajo, Cortesía de la familia de Henrietta Lacks. **Página 172** Sección 11.1, Cortesía de la familia de Henrietta Lacks; Sección 11.2, ©Carolina Biological Supply Company/Phototake; Sección 11.3, Michael Clayton/University of Wisconsin, Department of Botany; Sección 11.5, Del artículo “Expression of the epidermal growth factor receptor (EGFR) and the phosphorylated EGFR in invasive breast carcinomas”. <http://breast-cancerresearch.com/content/10/3/R49>; Sección 11.6, James Stevenson/Photo Researchers, Inc. **11.12** Cortesía de ©Dr. Thomas Ried, NIH and the American Association for Cancer Research. **Página 173**, Pensamiento crítico, ©Science Photo Library.

CAPÍTULO 12 **Conceptos clave** izquierda, Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY; Agradecemos a John Innes Foundation Trustees, mejorada en computadora por Gary Head; Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **12.1** página 174, ©JupiterImages Corporation; página 175, Susumu Nishinaga/Photo Researchers, Inc. **12.2** Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY. **12.5** superior, Agradecemos a John Innes Foundation Trustees, mejorada en computadora por Gary Head. **12.8** derecha, Cortesía de ©Billie Chandler. **12.10** Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **Página 185** AP/Wide World Photos. **Página 186** Sección 12.1, ©JupiterImages Corporation; Sección 12.2, Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY; Sección 12.3, Agradecemos a John Innes Foundation Trustees, mejorada en computadora por Gary Head; Sección 12.5, Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **12.12** arriba, Tomado de *Current Biology*, Vol 13, (Abril 03), Authors Hunt, Koehler, Susiarjo, Hodges, Ilagan, Voigt, Thomas, Thomas y Hassold, La exposición a bisfenol A causa aneuploidía meiótica en ratones hembras, pp. 546—553, ©2003 Cell Press. Publicado por Elsevier Ltd. Con permiso de Elsevier.

CAPÍTULO 13 **Conceptos clave** izquierda, ©Science Photo Library/Photo Stock; ©Michael Stuckey/Comstock, Inc. **13.1** Página 188, Iniciano arriba a la izquierda, en dirección de las manecillas del reloj, Cortesía de ©Steve & Ellison Widener y Breathe Hope, <http://breathehope.tamu.edu>; Cortesía de ©La familia de Savannah Brooke Snider; Cortesía de ©The Cody Dieruf Benefit Foundation, [www.breathinisbelievin.org](http://www.breathinisbelievin.org); Cortesía de ©Bobby Brooks y la familia de Jeff Baird; Cortesía de la familia de Benjamin Hill, reimpresso con permiso de ©Chappell/

Marathonfoto; Cortesía de ©la familia de Brandon Herriott. **13.2** a) Jean M. Labat/Ardea, London. **Página 190**, ©Science Photo Library/Photo Stock. **13.6** derecha, At Tip, ©George Lepp/Corbis. **13.9** arriba, ©David Scharf/Peter Arnold, Inc. **13.10** a) ©JupiterImages Corporation. **13.11** perros, izquierda y derecha, ©Michael Stuckey/Comstock, Inc.; centro, Bosco Broyer, fotografía de Gary Head. **13.12** Cortesía de la familia de Haris Charalambous y the University of Toledo. **13.13** abajo, Cortesía de Ray Carson, University of Florida News and Public Affairs. **13.14** izquierda, ©JupiterImages Corporation; derecha, ©age photostock/ SuperStock. **Página 198** derecha, parte superior, ©Frank Cezus/FPG/Getty Images; [speaks slowly, http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Heterochromia.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Heterochromia.jpg); i love images/Jupiter Images; ©Georg Tanner, <http://www.flickr.com/photos/gtanner/>; ©Michael Prince/Corbis; ©Medioimages/Photodisc/Jupiter Images. **13.15** ©Dr. Christian Laforsch. **Página 199** ©Gary Gaugler/The Medical File/Peter Arnold Inc. **Página 200** Sección 13.1, Cortesía de ©The Cody Dieruf Benefit Foundation, [www.breathinisbelievin.org](http://www.breathinisbelievin.org); Sección 13.2, ©Science Photo Library/Photo Stock; Sección 13.5, ©Michael Stuckey/Comstock, Inc.; Sección 13.6, ©Dr. Christian Laforsch. **Página 201** ©Leslie Faltheisek.

CAPÍTULO 14 **Conceptos clave** izquierda, ©McPHOTOS/Photostock; Foto cortesía de The Progeria Research Foundation; ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **14.1** Página 202, ©Gary Roberts/worldwidefeatures.com; Página 203, Richard A. Sturm, Genética molecular de la diversidad de la pigmentación humana, *Human Molecular Genetics*, 2009 Abril 15; 18(R1): R9—17, con permiso de Oxford University Press. **14.2** a) derecha, McPHOTOS/Photo Stock; c) ©Steve Uzzell. **14.4** a) ©Newcastle Photos and Ivy & Violet Broadhead and family; b) Foto cortesía de The Progeria Research Foundation. **14.5** b) ©Rick Guidotti/Positive Exposure; c) ©Connors Way Foundation, [www.connorsway.com](http://www.connorsway.com). **14.7** a—b) Foto de Gary L. Friedman, [www.FriedmanArchives.com](http://www.FriedmanArchives.com). **14.13** izquierda, L. Willatt, East Anglian Regional Genetics Service/Photo Researchers, Inc; derecha, Cierra, foto de ©Michelle Harmon. **14.14** a) [http://en.wikipedia.org/wiki/File:Embryo\\_at\\_14\\_weeks\\_profile.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Embryo_at_14_weeks_profile.jpg); b) ©Howard Sochurek/The Medical File/Peter Arnold, Inc. **14.15** ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **14.16** ©Fran Heyl Associates/Jacques Cohen, mejorada en computadora por ©Pix Elation. **Página 215** ©Gary Roberts/worldwidefeatures.com. **Página 216** Sección 14.1, ©Gary Roberts/worldwidefeatures.com; Sección 14.2, McPHOTOS/Photo Stock; Sección 14.3, Foto cortesía de The Progeria Research Foundation; Sección 14.7, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB.

CAPÍTULO 15 **Conceptos clave** izquierda, Profesor Stanley Cohen/SPL/Photo Researchers, Inc.;



Patrick Landmann/Photo Researchers, Inc.; Foto cortesía de MU Extension and Agricultural Information; ©Corbis/SuperStock. **15.1** Página 218, ©2009 Jupiter Images Corporation/Fotosearch; Página 219, Cortesía de Affymetrix. **15.3** a) Profesor Stanley Cohen/SPL/Photo Researchers, Inc.; b) con permiso de ©QIAGEN, Inc. **15.8** izquierda, Volker Steger/SPL/Photo Researchers, Inc.; derecha, Patrick Landmann/Photo Researchers, Inc. **15.10** izquierda, The Sanger Institute. Wellcome Images; derecha, Wellcome Trust Sanger Institute. **15.11** Raw STR datos cortesía de ©Orchid Cellmark, www.orchidcellmark.com. **Página 228** Foto cortesía de Systems Biodynamics Lab, P.I. Jeff Hasty, UCSD Department of Bioengineering, y Scott Cookson. **15.12** d) ©Lowell Georgis/Corbis; e) ©Rubén Avila/fillius.net. **15.13** Las fotografías de las mazorcas de maíz Bt y no Bt fueron tomadas como parte de una práctica de campo realizada en el Instituto de Investigación sobre Agricultura y Medio Ambiente del campus principal de la Universidad Estatal de Tennessee. El trabajo fue parte del proyecto Southern Agricultural Biotechnology Consortium for Underserved Communities financiado por el CSREES, USDA, (2000–2005)”. Dr. Frisessa Tegegne y Dr. Ahmad Aziz sirvieron como principal y co-principal investigadores, respectivamente, para llevar a cabo la parte del estudio en el estado de Tennessee. **15.14** a) ©Adi Nes, Dvir Gallery Ltd.; b) Foto cortesía de MU Extension and Agricultural Information; c) Cabra transgénica producida mediante transferencia nuclear en el GTC Biotherapeutics. Foto usada con permiso. **15.15** Cortesía de ©Dr. Jean Levit. La técnica del *Brainbow* fue desarrollada en los laboratorios de Jeff W. Lichtman y Joshua R. Sanes de la Universidad de Harvard. Esta imagen recibió el premio del concurso Bioscape en el 2007. **15.16** ©Jeans de Gene Appeal. **Página 233** izquierda, ©Corbis/SuperStock; derecha, ©2009 Jupiter Images Corporation/Fotosearch; Sección 15.1, Cortesía de Affymetrix; Sección 15.2, Profesor Stanley Cohen/SPL/Photo Researchers, Inc. **Página 234** Sección 15.4, Patrick Landmann/Photo Researchers, Inc.; Sección 15.5, Wellcome Trust Sanger Institute; Sección 15.6–15.9, Foto cortesía de MU Extension and Agricultural Information; Sección 15.10 ©Corbis/SuperStock. **15.17** Cortesía de Dr. S. Thuret, Kings College London.

CAPÍTULO 16 **Conceptos clave** izquierda, ©Wolfgang Kaehler/Corbis; Cortesía de Stan Celestian/Glendale Community College Earth Science Image Archive; USGS; ©Taro Taylor, www.flickr.com/photos/tjt195. **16.1** Página 236, ©2009 Mike Park/www.flickr.com/photos/38869446@N00; página 237, ©David A. Kring, NASA/Univ. Arizona Space Imagery Center. **16.2** a) ©Lukysluky/Dreamstime; b) ©Wolfgang Kaehler/Corbis; c) ©Vblinov/Dreamstime. **16.3** ©Rolf Schulten/Image.br/PhotoStock; ©Waldhaeusl.com/PhotoStock. **16.4** a) ©Dr. John Cunningham/Visuals Unlimited; b) ©Gary

Head. **Página 239** Cortesía de Daniel C. Kelley, Anthony J. Arnold, y William C. Parker, Florida State University Department of Geological Science. **16.5** arriba, ©Gordon Chancellor. **16.6** arriba, Pintura de George Richmond; derecha, Cambridge University Library. **16.7** a) ©John White; b) 2004 Arent. **16.8** ©Down House y The Royal College of Surgeons of England. **Página 244** parte superior, Cortesía de Stan Celestian/Glendale Community College Earth Science Image Archive. **16.9** a) W. B. Scott (1894); b) Doug Boyer en P. D. Gingerich *et al.* (2001) ©American Association for Advancement of Science; c) ©P. D. Gingerich y M. D. Uhen (1996), ©University of Michigan. Museum of Paleontology; parte inferior ©P. D. Gingerich, University of Michigan. Museum of Paleontology. **16.10** b) ©Photodisc/Getty Images. **Página 245**, derecha, Cortesía de Stan Celestian/Glendale Community College Earth Science Image Archive. **16.11** c) ©Michael Pancier. **16.12** izquierda, USGS. **16.15** a) ©Taro Taylor, www.flickr.com/photos/tjt195; b) ©JupiterImages Corporation; c) ©Linda Bingham. **16.13** a–e) Después A.M. Ziegler, C.R. Scotese, y S.F. Barrett, “Mapas paleogeográficos del Mesozoico y Cenozoico”, y J. Krohn y J. Sundermann (Eds.), *Tidal Frictions and the Earth's Rotation II*, Springer-Verlag, 1983. **16.16** izquierda, ©Christopher Meade/ Shutterstock; Evgeniy Meyke/Stocklib; ©Eye of science/ science. **16.17** a) ©Rubén Avila/fillius.net. **16.18** Cortesía de Ann C. Burke, Wesleyan University. **Página 253** ©David A. Kring, NASA/Univ. Arizona Space Imagery Center. **Página 254** Sección 16.1, ©2009 Mike Park/www.flickr.com/photos/38869446@N00; Sección 16.2, ©Wolfgang Kaehler/Corbis; Sección 16.3, Pintura de George Richmond; Sección 16.4, ©Down House y The Royal College of Surgeons of England; Sección 16.5, Cortesía de Stan Celestian/Glendale Community College Earth Science Image Archive; Sección 16.6, ©Michael Pancier; Sección 16.7, USGS; Sección 16.8, ©Taro Taylor, www.flickr.com/photos/tjt195; Sección 16.9, Cortesía de Ann C. Burke, Wesleyan University. **Página 255** Lawrence Berkeley National Laboratory.

CAPÍTULO 17 **Conceptos clave** izquierda, ©Petra Heveroch/Dreamstime; ©Creative Nature.nl/Shutterstock; ©Alan Solem; Cortesía de Hopi Hoekstra, University of California, San Diego; ©Jack Jeffrey Photography; ©Jeremy Thomas/Natural Visions; ©Jack Jeffrey Photography. **17.1** ©Vladimir Melnik/Shutterstock. **17.2** a) ©Petra Heveroch/Dreamstime; b) izquierda, ©Roderick Hulsbergen/http://www.photography.euweb.nl; todos los demás, ©JupiterImages Corporation. **17.6** J. A. Bishop, L. M. Cook. **17.7** a) ©James “Bo” Insogna/Photos.com Plus; b) ©Jeffrey Rasmussen/Shutterstock; c) Cortesía de Hopi Hoekstra, University of California, San Diego; d) 1) ©Creative Nature.nl/Shutterstock; 2) ©Anyaianova/Shutterstock. **17.9** arriba, Peter Chadwick/Science Photo Library/Photo

Researchers, Inc. **17.11** ©Thomas Bates Smith. **17.12** a) ©Ingo Arndt/Nature Picture Library; b) ©Bruce Beehler/PhotoStock; c) Cortesía de Gerald Wilkinson. **17.13** a, b) Después Ayala y otros. **17.14** a, b) Adaptado de S. S. Rich, A. E. Bell, y S. P. Wilson, “Deriva génica en poblaciones de *Tribolium*”, *Evolution* 33: 579–584, Fig. 1, p. 580, 1979. Usado con permiso de los editores; abajo, Foto de Peggy Greb/USDA. **17.15** ©Dr. Victor A. McKusick. **17.16** a) ©David Neal Parks; b) ©W. Carter Johnson. **Página 270** Ivin E. Staffan/ Photo Researchers, Inc. **17.18** a) Cortesía de Dr. James French; b) Cortesía de ©Ron Brinkmann, www.flickr.com/photos/ronbrinkmann; c) ©David Goodin. **17.19** G. Ziesler/ZEFA. **17.20** derecha, ©Arthur Anker. **17.21** Po’ouli, Bill Sparklin/Ashley Dayer; todos los demás, ©Jack Jeffrey Photography. **17.23** Kevin Bauman, www.african-cichlid.com. **17.24** parte superior, Cortesía de The Virtual Fossil Museum, www.fossilmuseum.net; parte inferior, ©Mark Erdman. **17.26** a) ©David Simcox; b) ©Jeremy Thomas/Natural Visions. **17.28** a–b) ©Jack Jeffrey Photography; c) Bill Sparklin/Ashley Dayer. **Página 279** ©Rollin Verlinde/Vilda. **Página 280** Sección 17.1, ©Rollin Verlinde/Vilda; Sección 17.2–3, ©Petra Heveroch/Dreamstime; Sección 17.4–6, Creative Nature.nl/Shutterstock; Sección 17.7, ©Bruce Beehler/PhotoStock; Sección 17.8–9, ©Dr. Victor A. McKusick; Sección 17.10, Alvin E. Staffan/Photo Researchers, Inc.; Sección 17.11, ©Jack Jeffrey Photography; Sección 17.12, Kevin Bauman, african-cichlid.com; Sección 17.13, ©Jeremy Thomas/Natural Visions; Sección 17.14, ©Jack Jeffrey Photography.

CAPÍTULO 18 **Conceptos clave** izquierda, Pintura de William K. Hartmann; De Hanczyc, Fujikawa, y Szostak, Modelos experimentales de compartimentos celulares primitivos: encapsulación, crecimiento y división; www.sciencemag.org Science 24 de octubre de 2003; 302; 529, Figura 2, Página 619. Reproducido con el permiso de los autores y AAAS; Bruce Runnegar, NASA Astrobiology Institute. **18.1** Página 282, ©Jeff Hester y Paul Scowen, Arizona State University, y NASA; Página 283, Foto de Julio Betancourt/U.S. Geological Survey. **18.2** Pintura de William K. Hartmann. **18.5** Cortesía de University of Washington. **18.7** ©Micheal J. Russell, Scottish Universities Environmental Research Centre. **18.8** a) ©Janet Iwasa; b) De Hanczyc, Fujikawa, y Szostak, Modelos experimentales de compartimentos celulares primitivos: encapsulación, crecimiento y división; www.sciencemag.org Science 24 de octubre de 2003; 302; 529, Figura 2, Página 619. Reproducido con permiso de los autores y AAAS; c) Foto de Tony Hoffman, Cortesía de David Deamer. **18.9** a) ©Stanley M. Awramik; b) Russell Kightley/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; c) ©University of California Museum of Paleontology; d) Chase Studios/Photo Researchers, Inc.; e) Cortesía de ©Department of Industry and Resources,

Western Australia. **18.10** a–b) Bruce Runnegar, NASA Astrobiology Institute; c) ©N.J. Butterfield, University of Cambridge. **18.12** a) Foto proporcionada por M.G. Klotz, Department of Biology, University of Louisville, KY, USA (<http://mgkmiro.com>); b) Cortesía de John Fuerst, University of Queensland. Publicado originalmente en *Archives of Microbiology* Vol. 175, 413–429 (Lindsay MR, Webb RI, Strous M, Jetten MS, Butler MK, Forde RJ, Fuerst JA. Cell compartmentalisation in planctomycetes: novel types of structural organisation for the bacterial cell. *Arch Microbiol*. 2001 Junio; 175(6): 413–29). **18.13** a) CNRI/Photo Researchers, Inc.; b) ©Robert Trench, Profesor emérito, University of British Columbia; arriba, ©Cortesía de Isao Inouye, Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba. **Página 294**, NASA/JPL. **Página 294** Sección 18.1, Foto de Julio Betancourt/U.S. Geological Survey; Sección 18.3, Cortesía de University of Washington; Sección 18.4, ©Janet Iwasa; Sección 18.5, Chase Studios/Photo Researchers, Inc.; Sección 18.6, ©Cortesía de Isao Inouye, Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba.

**CAPÍTULO 19 Conceptos clave** izquierda, Dr. Richard Feldmann/National Cancer Institute; SciMAT/Photo Researchers, Inc.; ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; CDC/Janice Haney Car; ©Savannah River Ecology Laboratory. **19.1** Página 296, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB; página 297, *Micrographs Z*. Salahuddin, National Institutes of Health. **19.2** b) izquierda, después Stephen L. Wolfe; c) Dr. Richard Feldmann/National Cancer Institute; d) Russell Knightly/Photo Researchers, Inc. **19.3** parte superior izquierda, Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **19.5** ©WHO, Pierre-Michel Viot, fotógrafo. **Página 300** Sercomi/Photo Researchers, Inc. **Página 301** izquierda, CDC/C. S. Goldsmith y A. Balish; derecha, Electron Microscopy Laboratory, Agricultural Research Service, U. S. Department of Agriculture. **19.7** parte superior, L. Santo. **19.8** ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited. **19.9** a) ©P.W. Johnson y J. MeN. Sieburth, Univ. Rhode Island/BPS; b) ©Dr. Manfred Schloesser, Max Planck Institute for Marine Microbiology; c) SciMAT/Photo Researchers, Inc. **19.10** a) CDC/Janice Haney Car; b) CDC/Bruno Coignard, M.D.; Jeff Hageman, M.H.S. **19.11** a) Stem Jems/Photo Researchers, Inc.; b) CDC/James Gathany. **Página 306** ©Cortesía de Jack Jones, *Archives of Microbiology*, Vol. 136, 1983, pp. 254–261. Reproducido con permiso de Springer-Verlag. **19.13** a) ©Dr. W. Michaelis/Universität Hamburg; b) Cortesía de Benjamin Brunner; c) ©Savannah River Ecology Laboratory. **Página 308** Sección 19.1, *Micrographs Z*. Salahuddin, National Institutes of Health; Sección 19.3, ©WHO, Pierre-Michel Viot, fotógrafo; Sección 19.7, ©P.W. Johnson y J. MeN. Sieburth, Univ. Rhode Island/BPS; Sección 19.8, ©Dr. W. Michaelis/Universität Hamburg. **19.14** ©Photo-disc/Getty Images.

**CAPÍTULO 20 Conceptos clave** izquierda ©Dr. David Phillips/Visuals Unlimited; ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; ©Lewis Trusty/Animals Animals; ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; M I Walker/Photo Researchers, Inc. **20.1** Página 310, ©Peter M. Johnson - [www.flickr.com/photos/pmjohnso](http://www.flickr.com/photos/pmjohnso); Página 311, ©Dr. David Phillips/Visuals Unlimited. **20.2** a) Astrid Hanns-Friederichler/SPL/Photo Researchers, Inc.; b) ©Dr. David Phillips/Visuals Unlimited; c) Science Museum of Minnesota; d) D. P. Wilson/Eric & David Hosking; e) ©Jeffrey Levinton, State University of New York, Stony Brook. **Página 313**, ©Dr. Stan Erlandsen, University of Minnesota. **20.3** a) ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; b) Oliver Meckes/Photo Researchers, Inc. **20.5** a) Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; b) ©Ric Ergenbderecha/Corbis; c) ©John Clegg/Ardea, London. **20.6** ©Frank Borges Llosa/[www.frankley.com](http://www.frankley.com); inserción, ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited. **20.7** a) Gary W. Grimes y Steven L'Hernault. **20.8** Basado en la figura 1 de *Genetic linkage and association analyses for trait mapping in *Plasmodium falciparum**, de Xinzhan Su, Karen Hayton & Thomas E. Wellems, *Nature Reviews Genetics* 8, 497–506 (Julio 2007). **Página 317**, Heather Angel. **20.9** a) ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; b) Imagen cortesía de Woodstream Corporation. **20.10** ©Natalie Jean/ Shutterstock. **20.11** abajo izquierda, ©Photo-Disc/Getty Images. **Página 318**, Cortesía del Profesor Michel Cavalla. **20.12** a) Cortesía de ©Brian P. Piasecki y Carolyn D. Silflow; b) ©Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc./Photoshot; c) ©Lawson Wood/Corbis; d) ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited. **20.13** M. I. Walker/Photo Researchers, Inc. **20.14** a) ©Edwards S. Ross; b) ©Cortesía de [www.hiddenforest.co.nz](http://www.hiddenforest.co.nz). **20.15** abajo, ©Carolina Biological Supply Company. **20.16** Larry Brand. **Página 321**, Woods Hole Oceanographic Institution. **Página 322** Sección 20.1, ©Peter M. Johnson - [www.flickr.com/photos/pmjohnso](http://www.flickr.com/photos/pmjohnso); Sección 20.4, Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; Sección 20.5–6, ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; Sección 20.7, Heather Angel; Sección 20.8, D. P. Wilson/Eric & David Hosking; Sección 20.9, ©Cortesía de [www.hiddenforest.co.nz](http://www.hiddenforest.co.nz). **Página 323**, Pensamiento crítico, Cortesía de Brian Duval.

**CAPÍTULO 21 Conceptos clave** izquierda, Cortesía de ©Profesor T. Mansfield; National Park Services, Paul Stehr-Green; ©A. & E. Bomford/Ardea, London; ©Dave Cavagnaro/Peter Arnold, Inc.; ©Sanford/Agliolo/Corbis; ©Tom Joslyn/Photo Stock. **21.1** Página 324, T. Kerasote/Photo Researchers, Inc.; Página 325, ©William Campbell/TimePix/Getty Images. **21.2** derecha, Cortesía de ©Profesor T. Mansfield. **21.4** Cortesía de ©Christine Evers. **21.5** izquierda, ©Jane Burton/Bruce Coleman Ltd. **21.6** ©Fred Bavendam/Peter Arnold, Inc. **21.7** a) National Park Services, Paul Stehr-Green; b) ©Wayne P. Armstrong,

Profesor de Biología y Botánica, Palomar College, San Marcos, California. **21.8** ©University of Wisconsin-Madison, Department of Biology, Anthoceros CD. **21.9** a) ©Martin LaBar, [www.flickr.com/photos/martinlabar](http://www.flickr.com/photos/martinlabar); b) Cortesía de BOCATEC Sales y Rent GmbH & Co. KG. **21.10** a) ©William Ferguson; b) Cortesía de ©Christine Evers. **21.11** derecha, ©Tom Joslyn/Photo Stock. **21.12** a) ©S. Navie; b) David C. Clegg/Photo Researchers, Inc.; c) ©Klein Hubert/Peter Arnold, Inc. **Página 332** ©Reproducido con permiso de Elsevier. **21.14** ©Jeri Hochman y Martin Hochman, Ilustración de Zdenek Burian. **21.16** ©Karen Carr Studio/[www.karencarr.com](http://www.karencarr.com). **21.18** a) ©Dave Cavagnaro/Peter Arnold, Inc.; b) ©Liz Cole/PhotoStock; c) Michael P. Gadowski/Photo Researchers, Inc.; d) ©E. Webber/Visuals Unlimited; e) ©Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited. **21.19** extremo izquierdo ©Robert Potts, California Academy of Sciences; izquierda superior, ©Robert & Linda Mitchell Photography; lower, R. J. Erwin/Photo Researchers, Inc. **Página 336** Cortesía de ©Christine Evers. **21.22** ©Sanford/Agliolo/Corbis. **21.23** a–b) Photo USDA; c) Cortesía de Linn County, Oregon Sheriff's Office. **21.24** R. Bieregaard/Photo Researchers, Inc. **Página 340** Sección 21.1, ©William Campbell/TimePix/Getty Images; Sección 21.4, ©Martin LaBar, [www.flickr.com/photos/martinlabar](http://www.flickr.com/photos/martinlabar); Sección 21.6, ©Robert & Linda Mitchell Photography; Sección 21.7, Cortesía de ©Christine Evers; Sección 21.8, Foto USDA. **21.25** derecha, ©Steve Estvanik/Dreamstime.

**CAPÍTULO 22 Conceptos clave** izquierda, Garry T. Cole, University of Texas, Austin/BPS; ©Ed Reschke; ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; ©Robert C. Simpson/Nature Stock; Gary Head. **Página 342** ©Robert C. Simpson/Nature Stock. **Página 343** Foto de Yue Jin/USDA. **22.1** a) Foto de Scott Bauer/USDA; b) ©Robert C. Simpson/Nature Stock. **22.2** Garry T. Cole, University of Texas, Austin/BPS. **22.3** parte superior, ©Ed Reschke. **22.4** ©Dr. Mark Brundrett, The University of Western Australia. **22.5** a) arriba, ©Michael Wood/mykob.com; abajo, ©North Carolina State University, Department of Plant Pathology; b) ©Bill Beatty/Visuals Unlimited; c) ©agefotostock/SuperStock. **22.6** N. Allin y G. L. Barron. **Página 346** derecha, ©Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited. **22.7** parte superior izquierda, Dr. J. O'Brien, USDA Forest Service; todos los demás, ©Robert C. Simpson/Nature Stock. **22.8** abajo, Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; arte, Después T. Rost, *et al.*, *Botany*, Wiley 1979. **22.9** a) Gary Head; b) Después Raven, Evert, y Eichhorn, *Biology of Plants*, Cuarta edición, Worth Publishers, New York, 1986; c) ©Mark E. Gibson/Visuals Unlimited. **22.10** a) ©Gary Braasch; b) ©F. B. Reeves. **22.11** ©Harry Regin. **Página 349** derecha, arriba, Cortesía de D. G. Schmale III; Cortesía de D. G. Schmale III; abajo, Dr. P. Marazzi/Photo Researchers, Inc. **Página 350** Sección 22.1, Foto de Yue Jin/USDA;

Sección 22.2, Garry T. Cole, University of Texas, Austin/BPS; Sección 22.3, ©Ed Reschke; Sección 22.4, ©North Carolina State University, Department of Plant Pathology; Sección 22.5, Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; Sección 22.6, ©Mark E. Gibson/Visuals Unlimited; Sección 22.7, Dr. P. Marazzi/Photo Researchers, Inc. **22.12** Después del gráfico [www.pfc.forestry.ca](http://www.pfc.forestry.ca).

CAPÍTULO 23 **Conceptos clave** derecha ©The Natural History Museum (London); ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; Cortesía de Karen Swain, North Carolina Museum of Natural Sciences; ©Fred Bavendam/Minden Pictures. **Página 352** ©K.S. Matz. **Página 353** ©Callum Roberts, University of York. **23.4** a–b) David Patterson, Cortesía de micro\*scope/<http://microscope.mbl.edu>; c) ©2003 Ana Signorovitch. **23.5** ©The Natural History Museum (London). **23.6** a) Después Eugene Kozloff; b) Imagen ©ultimathule, Uso con licencia de Shutterstock.com. **23.7** a) Marty Snyderman/Planet Earth Pictures; b) ©Dr. Sally Leys/University of Alberta. **23.8** b) ©Wim van Egmond/Visuals Unlimited; c) ©Brandon D. Cole/Corbis. **23.10** Después T. Storer, *et al.*, *General Zoology*, Sexta edición. **23.11** a) ©Jeffrey L. Rotman/Corbis; b) ©Kim Taylor/Bruce Coleman, Ltd.; c) A.N.T./Photo Researchers, Inc. **23.12** ©Cory Gray. **23.14** izquierda, Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. **23.15** a) ©Harmonia101/Dreamstime; b) ©Jon Kenfield/Bruce Coleman Ltd. **23.16** a) ©J. A. L. Cooke/Oxford Scientific Films; b) ©Tatiana Belova/Dreamstime. **23.17** arte derecha, de Solomon, Octava edición, p. 624, Figura 29–4; izquierda, Cortesía de ©Christine Evers. **23.19** derecha, Danielle C. Zacherl con John McNulty. **23.20** a) ©B. Borrell Casals/Frank Lane Picture Agency/Corbis; b) ©Frank Park/ANT Photo Library; c) ©Dave Fleetham/Tom Stack & Associates. **23.21** a) ©Joe McDonald/Corbis; b) Cortesía de ©Christine Evers; c) ©Carver Mostardi/Shutterstock. **23.22** a) ©Alex Kirstitch; b) J. Grossauer/ZEFA. **23.24** a) Cortesía de ©Emily Howard Staub y The Carter Center; b) Sinclair Stammers/SPL/Photo Researchers, Inc. **23.25** a) ©Jane Burton/Bruce Coleman, Ltd.; b) NOAA; c) Cortesía de ©Christine Evers; d) Foto de Peggy Greb/USDA. **23.26** a) Imagen ©Eric Isselée, Uso con licencia de Shutterstock.com; b) ©Angelo Giampiccolo; c) ©Frans Lemmens/The Image bank/Getty Images; d) Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; e) Andrew Syred/Photo Researchers, Inc. **23.27** a) ©British Antarctic Sur/Photo Stock; b) Herve Chaumeton/Agence Nature; c) ©Peter Parks/Imagequestmarine.com. **23.28** Después D.H. Milne, *Marine Life and the Sea*, Wadsworth, 1995. **23.30** CDC/Piotr Naskrecki. **23.32** (a, h) Cortesía de ©Christine Evers; b–c, i) ©Edward S. Ross d) Alvin E. Staffan/Photo Researchers, Inc.; e) ©Joseph L. Spencer; f) John Alcock, Arizona State University; g) ©D. A. Rintoul; j) ©Mark Moffett/Minden Pictures; k) CDC/Harvard University, Dr.

Gary Alpert; l) Cortesía de Karen Swain, North Carolina Museum of Natural Sciences. **23.33** Gregory G. Dimijian, M.D./Photo Researchers, Inc. **23.34** Foto de Scott Bauer/USDA. **23.35** Foto de James Gathany, Centers for Disease Control. **Página 373** ©Andamane/Dreamstime. **23.36** a) ©Herve Chaumeton/Agence Nature; c) ©Fred Bavendam/Minden Pictures; d) ©Jan Haaga, Kodiak Lab, AFSC/NMFS. **Página 374** Sección 23.1, ©Callum Roberts, University of York; Sección 23.3, ©2003 Ana Signorovitch; Sección 23.4, Marty Snyderman/Planet Earth Pictures; Sección 23.5, ©Jeffrey L. Rotman/Corbis; Sección 23.6, ©Cory Gray; Sección 23.7, ©Harmonia101/Dreamstime; Sección 23.8, ©B. Borrell Casals/Frank Lane Picture Agency/Corbis; Sección 23.9, Sinclair Stammers/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 23.10–14, CDC/Harvard University, Dr. Gary Alpert; Sección 23.15, ©Herve Chaumeton/Agence Nature. **23.37** izquierda, Jane Burton/Bruce Coleman, Ltd.

CAPÍTULO 24 **Conceptos clave** izquierda, Peter Parks/Oxford Scientific Films/Animals Animals; ©Wernher Krutein/photovault.com; ©Bill M. Campbell, MD; ©Z. Leszczynski/Animals Animals; ©Jean–Paul Tibbles, “Libro de la vida”, Ebury Press. **Página 376** ©P. Morris/Ardea London. **Página 377** arriba, ©James Reece, Nature Focus, Australian Museum; abajo, Con permiso de Australian Museum. **24.1** derecha, Runk & Schoenberger/Grant Heilman, Inc. **24.2** a) Peter Parks/Oxford Scientific Films/Animals Animals; b) Modificado del libro *Living Invertebrates*, V. & J. Pearse y M. & R. Buchsbaum. The Boxwood Press, 1987. Usado con permiso; c) ©California Academy of Sciences. **24.4** a) ©Brandon D. Cole/Corbis; b) Heather Angel/Natural Visions. **24.5** Adaptado por A.S. Romer y T.S. Parsons, *El cuerpo vertebrado*, Sexta edición, Saunders, 1986. **24.6** a) Jonathan Bird/Oceanic Research Group, Inc.; b) ©Gido Braase/Deep Blue Productions. **24.7** a) de E. Solomon, L. Berg, y D.W. Martin, *Biology*, Séptima edición, Thomson Brooks/Cole; b) Robert & Linda Mitchell Photography; c) Mark Dixon, NOAA; d) Patrice Ceisel/©1986 John G. Shedd Aquarium. **24.8** ©Wernher Krutein/photovault.com. **24.9** a) ©Rubén Avila/fillius.net; b–c) ©P. E. Ahlberg; d) ©Alfred Kamajian. **24.10** a) ©Bill M. Campbell, MD; b, c) Adaptado por A.S. Romer y T.S. Parsons, *El cuerpo vertebrado*, Sexta edición, Saunders, 1986. **24.11** a) Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; b) ©David M. Dennis/Tom Stack & Associates, Inc. **24.12** ©John Serraro/Visuals Unlimited. **24.13** ©Rubén Avila/fillius.net. **24.16** ©Karen Carr Studio/[www.karencarr.com](http://www.karencarr.com). **24.17** a) ©Z. Leszczynski/Animals Animals; b) ©Kevin Schafer/Corbis; c) ©Kevin Schafer/Tom Stack & Associates. **Página 385** ©S. Blair Hedges, Pennsylvania State University. **24.18** a) ©Gerard Lacz/ANTPhoto.com.au. **24.19** <http://en.wikipedia.org/wiki/User:Jmgarg1> “Creando conciencia sobre la Flora y Fauna India”.

Imagen tomada de mis miles de imágenes de Aves, Mariposas, Flora etc. (ordenadas alfabéticamente) <http://commons.wikimedia.org/wiki/Category:J.M.Garg>. Para aprender sobre la flora de la India, visit/join Google e-group-Indiantreepix:<http://groups.google.co.in/group/indiantreepix?hl=en>. **24.20** Después M. Weiss y A. Mann, *Biología humana y comportamiento*, Quinta edición, HarperCollins, 1990. **24.21** a) Jean Phillipe Varin/Jacana/Photo Researchers, Inc.; b) Jack Dermid; c) ©Sandy Roessler/FPG/Getty Images. **24.22** ©Kenneth Garrett/National Geographic Image Collection. **24.24** arriba, ©Rod Williams/www.bciusa.com. **24.25** a) ©Bone Clones®, [www.boneclones.com](http://www.boneclones.com); b) ©Gary Head. **24.26** a) ©AFP/Getty Images; b–e) Pascal Goetgheluck/Photo Researchers, Inc. **24.27** a) ©Dr. Donald Johanson, Institute of Human Origins; b) ©Science Photo Library/Photo Stock; c) ©John Reader/Photo Stock. **24.29** John Reader/Photo Researchers, Inc. **24.28** ©John Reader, “Libro de la vida”; Ebury Press. **24.30** parte superior, ©Pascal Goetgheluck/Photo Researchers, Inc.; otros, Peter Brown. **24.32** ©Christopher Scotese, PALEOMAP Project. **Página 394** Sección 24.1, ©James Reece, Nature Focus, Australian Museum; Sección 24.2, Runk & Schoenberger/Grant Heilman, Inc.; Sección 24.3, Robert & Linda Mitchell Photography; Sección 24.4, ©John Serraro/Visuals Unlimited; Sección 24.5, ©Karen Carr Studio/www.karencarr.com; Sección 24.6, ©Kevin Schafer/Corbis; Sección 24.7, ©Gerard Lacz/ANTPhoto.com.au; Sección 24.8, ©Sandy Roessler/FPG/Getty Images; Sección 24.9, ©Kenneth Garrett/National Geographic Image Collection; Sección 24.10, Pascal Goetgheluck/Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 25 **Conceptos clave** izquierda, M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.; ©Biodisc/Visuals Unlimited; ©David W. Stahle, Department of Geosciences, University of Arkansas; ©iStockphoto.com/mjutabor. **25.1** Página 396, Getty Images/Flickr RF; Página 397, ©Peter Gasson, Royal Botanic Gardens, Kew. **25.3** ©Donald L. Rubbelke/Lakeland Community College. **25.4** a) parte superior, ©Bruce Iverson; ©Ernest Manewal/Index Stock Imagery; Cortesía de Dr. Thomas L. Rost; ©Franz Holthuysen, *Volviendo visible lo invisible*, microscopista electrónico, Philips Research; b) parte superior, Foto de Mike Clayton/University of Wisconsin Department of Botany; ©Darrell Gulin/Corbis; Gary Head; Cortesía de Janet Wilmhurst, Landcare Research, New Zealand; ©Magisjaponica/Dreamstime. **25.6** ©Ross E. Koning, <http://plantphys.info>. **Página 400** epidermis, ©George S. Ellmore; todos los demás, ©Ross E. Koning, <http://plantphys.info>. **Página 401** Tejidos basales, ©ISM/Phototake. Todos los derechos reservados; Tejidos vasculares, ©Donald L. Rubbelke/Lakeland Community College. **25.7** abajo, Andrew Syred/Photo Researchers, Inc. **25.8** a) Centro, Ray F. Evert; derecha, James W. Perry; b) Centro,



Carolina Biological Supply Company; derecha, James W. Perry. **25.9** d) arriba, M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.; abajo, ©Gary Head. **25.10** c), d) izquierda, Benjamin of Bivort; d) centro, Miguel Bugallo; derecha, Sigman. **25.11** ©Kenneth Bart. **25.13** a) Cortesía de Dr. Thomas L. Rost; b) ©Gary Head. **25.15** a) ©Biodisc/Visuals Unlimited; b) después Salisbury y Ross, *Plant Physiology*, Cuarta edición, Wadsworth. **25.16** a) Michael Clayton/University of Wisconsin, Department of Botany; b) izquierda, ©Brad Mogen/Visuals Unlimited; derecha, ©Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited. **25.18** b) ©Peter Gasson, Royal Botanic Gardens, Kew. **Página 410** Iniciando arriba a la izquierda, en dirección de las manecillas del reloj, ©Anthony Tripodi, www.thecompostbin.com; ©Eric Sueyoshi/Audrey Magazine; Chase Studio/Photo Researchers, Inc.; ©Chris Hellier/Corbis; ©iStockphoto.com/mjutabor; ©Dinodia Photo Library/Botanica/Jupiter Images. **25.19** a) Peter Ryan/SPL/Photo Researchers, Inc.; b) ©Jon Pilcher; c) George Bernard/SPL/Photo Researchers, Inc.; d) ©David W. Stahle, Department of Geosciences, University of Arkansas. **Página 412** Sección 25.1, Getty Images/Flickr RF; Sección 25.3, ©Donald L. Rubbelke/Lakeland Community College; Sección 25.4, M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.; Sección 25.5, Cortesía de Dr. Thomas L. Rost; Sección 25.6, ©Biodisc/Visuals Unlimited; Sección 25.7, ©Peter Gasson, Royal Botanic Gardens, Kew; Sección 25.8, ©iStockphoto.com/mjutabor. **Página 413**, Pensamiento crítico, #1, ©Olga Topp/Dreamstime; #2, ©Jodielee/Dreamstime; #3, ©Ian Young, www.srgc.org.uk.

**CAPÍTULO 26 Conceptos clave** izquierda, Foto cortesía de Stephanie G. Harvey, Georgia Southwestern State University; Foto cortesía de Iowa State University Plant and Insect Diagnostic Clinic; Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers, Inc.; ©Martin Zimmerman, Science, 1961, 133: 73–79, ©AAAS. **26.1** Página 414, Foto de ©Billy Wrobel, Cortesía de Argonne National Laboratory; Página 415, ©OPSEC Control Number #4 077-A-4. **26.2** Foto cortesía de Stephanie G. Harvey, Georgia Southwestern State University. **26.3** ©William Ferguson. **26.4** a) Cortesía de Mark Holland, Salisbury University; b) Foto cortesía de Iowa State University Plant and Insect Diagnostic Clinic; c) ©Wally Eberhart/Visuals Unlimited; d) ©NiTAL Project, Univ. of Hawaii, Maui. **26.5** a) derecha, ©Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited. **26.6** a) ©Rubén Avila/fillius.net; b–c) ©H. A. Core, W. A. Cote y A. C. Day, Wood Structure and Identification, Segunda edición, Syracuse University Press, 1979. **26.7** izquierda, Imagen ©Jan Martin Will, Uso con licencia de Shutterstock.com. **26.8** a) Micrograph by Ken Wagner/Visuals Unlimited; b–e) Cortesía de E. Raveh. **26.9** izquierda ©Don Hopey/Pittsburgh Post-Gazette, 2002, todos los derechos reservados. Reproducido con permiso; a) Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers, Inc.;

b) ©Rubén Avila/fillius.net. **26.10** ©Rubén Avila/fillius.net. **26.11** ©James D. Mauseth, MCDB. **Página 425** parte superior, Foto de Keith Weller, ARS, Cortesía de USDA. **26.13** ©Martin Zimmerman, Science, 1961, 133: 73–79, ©AAAS. **Página 426** Sección 26.1, Foto de ©Billy Wrobel, Cortesía de Argonne National Laboratory; Sección 26.2, Foto cortesía de Stephanie G. Harvey, Georgia Southwestern State University; Sección 26.3, Foto cortesía de Iowa State University Plant and Insect Diagnostic Clinic; Sección 26.4, ©H. A. Core, W. A. Cote y A. C. Day, Wood Structure and Identification, Segunda edición, Syracuse University Press, 1979; Sección 26.5, Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 26.6 ©Martin Zimmerman, Science, 1961, 133: 73–79, ©AAAS.

**CAPÍTULO 27 Conceptos clave** izquierda, ©Robert Essel NYC/Corbis; Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc.; Imagen ©Daniel Gale, Uso con licencia de Shutterstock.com; ©Herve Chaumeton/Agence Nature; ©Cathlyn Melloan/Stone/Getty Images. **27.1** Página 428, ©Alan McConnaughey, www.flickr.com/photos/engrpiman; página 429, Cortesía de James H. Cane, USDA–ARS Bee Biology and Systematics Lab, Utah State University, Logan, UT. **27.2** a) izquierda, ©Robert Essel NYC/Corbis. **27.4** a) John Alcock, Arizona State University; b) ©David Goodin. **27.6** ©Michael Clayton, University of Wisconsin. **Página 434** ©T. M. Jones. **27.8** a) ©Artigiano/Dreamstime; b) Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc.; c) Foto de Stephen Ausmus, USDA, ARS. **Página 435** izquierda, superior, ©R. Carr; lower ©Robert H. Mohlenbrock ©USDANRCS PLANTS Database/USDA SCS. 1989. “Midwest wetland flora; field office illustrated guide to plant species”. Midwest National Technical Center, Lincoln, NE.; derecha, Imagen ©Daniel Gale, Uso con licencia de Shutterstock.com. **27.9** ©Mike Clayton/University of Wisconsin Department of Botany. **27.10** b) izquierda, ©Barry L. Runk/Grant Heilman, Inc.; derecha, ©James D. Mauseth, University of Texas. **27.11** a) arriba, ©Herve Chaumeton/Agence Nature. **27.12** ©Sylvan H. Wittwer/Visuals Unlimited. **27.14** a) ©Michael Clayton, University of Wisconsin; b–c) ©Muday, GK y P. Haworth (1994) “Tomato root growth, gravitropism, and lateral development: Correlations with auxin transport”. “Plant Physiology and Biochemistry 32, 193–203” con permiso de Elsevier Science. **27.15** Micrographs Cortesía de Randy Moore de “How Roots Respond to Gravity”, M. L. Evans, R. Moore, y K. Hasenstein, Scientific American, Diciembre de 1986. **27.16** derecha, ©Cathlyn Melloan/Stone/Getty Images. **27.17** Cary Mitchell. **Página 441** izquierda, ©Gary Head. **27.18** ©Frank B. Salisbury. **27.21** ©Eric Welzel/Fox Hill Nursery, Freeport, Maine. **27.22** a) Cortesía de Dr. Consuelo M. De Moraes; b–d) ©Andrei Sourakov y Consuelo M. De Moraes. **27.23** izquierda, ©Roger Wilmshurst, Frank Lane Picture Agency/Corbis; derecha, ©Adrian Chal-

kley. **Página 445** parte superior derecha, ©Alan McConnaughey, www.flickr.com/photos/engrpiman; Sección 27.1, Cortesía de James H. Cane, USDA–ARS Bee Biology and Systematics Lab, Utah State University, Logan, UT; Sección 27.2, ©Robert Essel NYC/Corbis. **Página 446** Sección 27.4, Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 27.5, Imagen ©Daniel Gale, Uso con licencia de Shutterstock.com; Sección 27.6, ©Herve Chaumeton/Agence Nature; Sección 27.7, ©Sylvan H. Wittwer/Visuals Unlimited; Sección 27.8, ©Cathlyn Melloan/Stone/Getty Images; Sección 27.9, ©Frank B. Salisbury; Sección 27.10, ©Andrei Sourakov y Consuelo M. De Moraes. **27.34** a) ©Mary Sue Ittner/Pacific Bulb Society; b) ©Steven D. Johnson.

**CAPÍTULO 28 Conceptos clave** izquierda, ©PhotoDisc/Getty Images, con arte de Lisa Starr; Ed Reschke. **28.1** Página 448, Uso con permiso de University of Wisconsin Board of Regents. **28.2** b) ©Ed Reschke; c) ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979; e) Imagen ©Yuri Arcurs, Uso con licencia de Shutterstock.com. **28.3** a) Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; b) ©PhotoDisc/Getty Images, con arte de Lisa Starr. **28.5** parte superior, Ray Simmons/Photo Researchers, Inc.; ©Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.; ©Don W. Fawcett. **28.6** b) izquierda, adaptada de C.P. Hickman, Jr., L.S. Roberts, y A. Larson, *Integrated Principles of Zoology*, Novena edición, Wm. C. Brown, 1995; b) derecha, Gregory Dimijian/Photo Researchers, Inc. **28.7** Rajesh Bedi. **28.8** arriba, a) ©Rubén Avila/fillius.net; b–c) ©Ed Reschke; d) Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; e) ©University of Cincinnati, Raymond Walters College, Biology; f) Michael Abbey/Photo Researchers, Inc.; g) derecha, Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **28.9** a–b) Ed Reschke; c) ©Rubén Avila/fillius.net. **28.10** arriba, ©Triarch/Visuals Unlimited. **28.11** ©Kim Taylor/Bruce Coleman, Ltd. **28.15** derecha, ©John D. Cunningham/Visuals Unlimited. **28.16** ©Michael Shore Photography. **28.19** Cortesía de Dr. Kathleen K. Sulik, Bowles Center for Alcohol Studies, the University of North Carolina at Chapel Hill. **Página 464** Sección 28.1, Uso con permiso de University of Wisconsin Board of Regents; Sección 28.2, ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979; Sección 28.3, ©Don W. Fawcett; Sección 28.4, ©Rubén Avila/fillius.net; Sección 28.5, Ed Reschke; Sección 28.6, ©Triarch/Visuals Unlimited; Sección 28.8, ©Michael Shore Photography; Sección 28.9, Cortesía del Dr. Kathleen K. Sulik, Bowles Center for Alcohol Studies, the University of North Carolina at Chapel Hill. **28.20** derecha, Cortesía de ©Organogenesis, Inc., www.organo.com. **Página 465**, Pensamiento crítico, CNRI/Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 29 **Conceptos clave** izquierda, De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center. **29.1** Página 466, ©Jamie Baker/Taxi/Getty Images; Página 477 izquierda, ©EMPICS; derecha, ©Manni Mason's Pictures. **29.2** a) ©Rubén Avila/fillius.net. **29.5** izquierda, ©Manfred Kage/Peter Arnold, Inc. **29.11** Cortesía de Riken Brain Science Institute. **29.12** a) AP/Wide World Photos; b–c) De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center. **29.20** a) Colin Chumbley/Science Source/Photo Researchers, Inc.; b) ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **29.22** a) después Penfield y Rasmussen, La corteza cerebral del ser humano, ©1950 Macmillan Library Reference. Renovado en 1978 por Theodore Rasmussen; b) Colin Chumbley/Science Source/Photo Researchers, Inc. **Página 486** Sección 29.1, ©Jamie Baker/Taxi/Getty Images; Sección 29.3–4, ©Manfred Kage/Peter Arnold, Inc; Sección 29.7, De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center; Sección 29.10–11, ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979.

CAPÍTULO 30 **Conceptos clave** izquierda, ©E. R. Degginger. **30.1** Página 488, ©Phillip Colla, OceanLight.com. Todos los derechos reservados Worldwide; Página 489, ©AP/Wide World Photos. **30.4** izquierda, después Penfield y Rasmussen, *La corteza cerebral del ser humano*, ©1950 Macmillan Library Reference. Renovado en 1978 por Theodore Rasmussen; derecha, Colin Chumbley/Science Source/Photo Researchers, Inc. **30.5** a) arriba, ©E. R. Degginger; arte, después M. Gardiner, *The Biology of Vertebrates*, McGraw-Hill, 1972. **30.7** Bo Veisland/Photo Researchers, Inc. **30.9** c) Cortesía de Dr. Bryan Jones, University of Utah School of Medicine. **30.11** National Eye Institute, U.S. National Institute of Health. **Página 497** ©AFP Photo/Timothy A. Clary/Getty Images. **30.16** 1) derecha, ©Andre Blais/Dreamstime; 3) Medtronic Xomed. **30.17** ©Robert E. Preston, Cortesía de Joseph E. Hawkins, Kresge Hearing Research Institute, University of Michigan Medical School. **Página 500** Sección 30.1, ©Phillip Colla, Ocean-Light.com. Todos los derechos reservados Worldwide; Sección 30.9, ©Robert E. Preston, Cortesía de Joseph E. Hawkins, Kresge Hearing Research Institute, University of Michigan Medical School. **Página 501** Pensamiento crítico, ©Sophieso/Dreamstime.

CAPÍTULO 31 **Conceptos clave** izquierda, Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.; ©Kevin Fleming/Corbis. **31.1** Página 502, ©Verastuchelova/Dreamstime; ©Catherine Ledner; Página 503, ©David Ryan/SuperStock. **31.6** China Daily/Reuters. **31.7** izquierda ©Gary Head. **31.8** a) Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.; b) Biophoto Associates/SPL/Photo Researchers, Inc.

**31.10** Permiso obtenido por Blackwell Publishing ©Holt RIG y Hanley NA (2006) *Essential Endocrinology & Diabetes*, edn 5. **31.11** Fotografía de Cecil Stoughton, Casa Blanca, en John F. Kennedy Presidential Library and Museum, Boston. **31.13** izquierda, ©Elizabeth Musar; derecha ©Manny Hernandez/Diabetes Hands Foundation, www.tudiabetes.com. **Página 517** Dr. Carlos J. Bourdony. **31.16** c) ©Kevin Fleming/Corbis. **Página 518** Sección 31.1, ©Catherine Ledner; Sección 31.6, ©Gary Head; Sección 31.11, ©Kevin Fleming/Corbis.

CAPÍTULO 32 **Conceptos clave** izquierda, ©Linda Pitkin/Planet Earth Pictures; Profesor P. Motta/Department of Anatomy/La Sapienza, Rome/SPL/Photo Researchers, Inc.; Imagen cortesía de Department of Pathology, The University of Melbourne. **32.1** Página 520, *The Muskegon Chronicle*; Página 521 izquierda, @Stuart Isett; derecha, Imagen ©Lakatos Sandor, Uso con licencia de Shutterstock.com. **32.2** derecha, ©Linda Pitkin/Planet Earth Pictures. **32.3** a) arriba. Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **32.5** derecha, Washington University/www.thalamus.wustl.edu. **32.6** a) derecha, ©Ed Reschke. **32.7** Profesor P. Motta/Department of Anatomy/La Sapienza, Rome/SPL/Photo Researchers, Inc. **32.8** a) arriba, Tony McConnell/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; c) arriba, ©Don Fawcett/Visuals Unlimited. **32.16** Imagen ©Phase4Photography, Uso con licencia de Shutterstock.com. **32.18** Imagen cortesía de Department of Pathology, The University of Melbourne. **Página 533** Se–Jin Lee, Johns Hopkins University School of Medicine. **32.19** Pintura de Sir Charles Bell, 1809, Cortesía de Royal College of Surgeons, Edinburgh. **Página 534** Sección 32.1, *The Muskegon Chronicle*; Sección 32.7, Imagen ©Phase4Photography, Uso con licencia de Shutterstock.com. **Página 535** Cortesía de la familia de Tiffany Manning.

CAPÍTULO 33 **Conceptos clave** izquierda, ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979; ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB; Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **33.1** Página 536, Faye Norman/SPL/Photo Researchers, Inc.; Página 537, Cortesía de la familia de Matt Nadar. **33.2** a, b) derecha, después M. Labarbera y S. Vogel, *American Scientist*, 1982, 70: 54–60. **33.6** b) ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición, Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **33.9** derecha, National Cancer Institute/Photo Researchers, Inc. **33.10** Profesor P. Motta/Department of Anatomy/University La Sapienza, Rome/SPL/Photo Researchers, Inc. **33.11** R. Demarest basado en A. Spence, *Basic Human Anatomy*, Benjamin-Cummings, 1982. **33.13** arriba, Sheila Terry/Photo Researchers, Inc.; abajo, Cortesía de Oregon Scientific, Inc. **33.14** izquierda, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **33.15** izquierda,

Lisa Starr, usado ©2001 PhotoDisc, Inc./Getty Images photograph; derecha, ©Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited. **33.18** a) ©Ed Reschke; b) Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **33.19** ©Lester V. Bergman/Corbis. **33.22** a) Cortesía de ©Christine Evers; b) Cortesía de ZOLL Medical Corporation. **Página 554** Sección 33.1, Faye Norman/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 33.5, National Cancer Institute/Photo Researchers, Inc.; Sección 33.10, ©Lester V. Bergman/Corbis.

CAPÍTULO 34 **Conceptos clave** izquierda, ©Antonio Zamora, www.scientificpsychic.com; Juergen Berger/Photo Researchers, Inc.; Biology Media/Photo Researchers, Inc.; James Hicks, Centers for Disease Control and Prevention. **34.1** Página 556, Biomedical Imaging Unit, Southampton General Hospital/SPL/Photo Researchers, Inc; Página 557, En memoria de Frankie McCullough. **34.2** ©Dr. Richard Kessel y Dr. Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited. **34.3** ©Antonio Zamora, www.scientificpsychic.com. **34.4** ©Alvin Telser/Visuals Unlimited, Inc. **34.5** a) ©David Scharf. Todos los derechos reservados.; b) ©Rubén Avila/fillius.net; c) Juergen Berger/Photo Researchers, Inc. **34.6** www.zahnarzt-stuttgart.com. **34.7** ©John D. Cunningham/Visuals Unlimited. **34.8** a) Biology Media/Photo Researchers, Inc.; b) abajo, ©Robert R. Dourmashkin, Cortesía de Clinical Research Centre, Harrow, England. **34.19** Dr. A. Liepins/SPL/Photo Researchers, Inc. **Página 571** Hayley Witherell. **34.21** izquierda, James Hicks, Centers for Disease Control and Prevention; derecha, ©Rubén Avila/fillius.net. **34.22** a) NIBSC/Photo Researchers, Inc.; b) ©Peter Turnley/Corbis; c) ©Rubén Avila/fillius.net. **Página 575** CDC. **Página 576** Sección 34.1, Biomedical Imaging Unit, Southampton General Hospital/SPL/Photo Researchers, Inc; Sección 34.2, ©Antonio Zamora, www.scientificpsychic.com; Sección 34.3, Juergen Berger/Photo Researchers, Inc; Sección 34.4, Biology Media/Photo Researchers, Inc.; Sección 34.9, Dr. A. Liepins/SPL/Photo Researchers, Inc.; Sección 34.12–13, ©Peter Turnley/Corbis.

CAPÍTULO 35 **Conceptos clave** izquierda, CDC/Dr. Joel D. Meyer. **35.1** Página 578, Imagen ©Timothy Large, Uso con licencia de Shutterstock.com; Página 579, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **35.3** a) ©Peter Parks/Oxford Scientific Films; b) John Glowczwiski/University of Texas Medical Branch; c) izquierda, ©Ed Reschke; derecha, Biología: *La ciencia dinámica*, Russell *et al.*, Página 1002, Figura 44.5 parte inferior. **35.7** a) Biología: La ciencia dinámica, Russell *et al.*, Página 1003, Figura 44.7a; b) ©H. R. Duncker, Justus-Liebig University, Giessen, Germany. **35.9** Fotografías cortesía de Kay Elemetrics Corporation; arte, modificado por A. Spence y E. Mason, *Human Anatomy and Physiology*, Cuarta edición, 1992, West Publishing Company; ©Rubén Avila/fillius.net. **35.10** a,

b) ©Charles McRae, MD/Visuals Unlimited. **35.13** ©C. Yokochi y J. Rohen, Anatomía fotográfica del cuerpo humano, Segunda edición., Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **35.14** a) ©Rubén Avila/fillius.net. **35.17** CDC/Dr. Joel D. Meyer. **35.18** ©O. Auerbach/Visuals Unlimited. **Página 592** Sección 35.1, Imagen ©Timothy Large, Uso con licencia de Shutterstock.com; Sección 35.3, ©Ed Reschke.

CAPÍTULO 36 **Conceptos clave** izquierda, ©W. Perry Conway/Corbis; USDA, www.mypyramid.gov; ©Gary Head. **36.1** Página 594, Simon Lav, flickr.com/people/sflaw; Página 595, Cortesía del Dr. Jeffrey M. Friedman, Rockefeller University. **36.3** a) ©W. Perry Conway/Corbis; a, b arte e) Adaptado por A. Romer y T. Parsons, El cuerpo vertebrado, Sexta edición, Saunders Publishing Company, 1986. **36.4** ©Peter Chadwick/SLP/Photo Stock. **36.7** derecha, después A. Vander, et al., Human Physiology: Mechanisms of Body Function, Quinta edición, McGraw-Hill, 1990, usado con permiso. **36.8** a) ©Microslide Cortesía de Mark Nielsen, University of Utah; c–e) arte, Después Sherwood y otros; f) D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. **36.10** ©C. James Webb/Phototake. Todos los derechos reservados. **36.11** b) National Cancer Institute. **36.13** USDA, www.mypyramid.gov. **36.14** USDA. **36.15** ©Gary Head. **Página 611**, ©Mark Hayes/Dreamstime. **Página 612** Sección 36.1, Cortesía del Dr. Jeffrey M. Friedman, Rockefeller University; Sección 36.6–7, D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc.; Sección 36.8, National Cancer Institute; Sección 36.10–11, USDA, www.mypyramid.gov; Sección 36.12, ©Gary Head.

CAPÍTULO 37 **Conceptos clave** izquierda, Susumu Nishinaga/Photo Researchers, Inc.; S. J. Krasemann/Photo Researchers, Inc.; Evan Cerasoli. **37.1** página 614, ©Science Photo Library/Photo Stock; Página 615, ©Ed Kashi/Corbis. **37.4** izquierda, Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; derecha, Susumu Nishinaga/Photo Researchers, Inc. **37.5** Del libro: T Garrison, *Oceanography: An Invitation to Marine Science*, Brooks/Cole, 1993. **37.6** izquierda, ©Stuart Westmorland/Stone/Getty Images; derecha, Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **37.12** a) ©Bob McKeever/Tom Stack & Associates; b) S. J. Krasemann/Photo Researchers, Inc. **37.13** Evan Cerasoli. **37.14** ©Corbis-Bettmann. **Página 625** Lawrence Lawry/Photo Researchers, Inc. **Página 626** Sección 37.1, ©Archivo Iconográfico, S.A./Corbis; Sección 37.6, S. J. Krasemann/Photo Researchers, Inc.; Sección 37.7, Evan Cerasoli. **37.15** abajo, USDA.

CAPÍTULO 38 **Conceptos clave** izquierda, ©Rodger Klein/Peter Arnold, Inc.; Dr. Maria Leptin, Institute of Genetics, University of Koln, Germany; ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **38.1** Página 628, ©TTA Media/Splash News; Página 629, ©Heidi Specht, West Virginia

University. **38.2** a) Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; b) ©Rodger Klein/Peter Arnold, Inc.; c) ©Staebler/Jupiter Images. **38.3** a) R. Scott Cameron, Advanced Forest Protection, Inc., Bugwood.org; b) ©Doug Perrine/seapics.com; c) NPS Yellowstone/Becky Wyman. **38.8** derecha, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **38.10** izquierda, David M. Phillips/Photo Researchers, Inc.; c) Cortesía de Elizabeth Sanders, Women's Specialty Center, Jackson, MS. **38.11** a) Dr. E. Walker/Photo Researchers, Inc.; b) ©Rubén Avila/fillius.net; c) CNRI/Photo Researchers, Inc. **38.13** 1–4) Carolina Biological Supply Company; 5) Izquierda y centro, ©David M. Dennis/Tom Stack & Associates, Inc.; derecha, ©John Shaw/Tom Stack & Associates. **38.15** ©Rubén Avila/fillius.net. **38.16** c) ©Profesor Jonathon Slack. **38.17** c) Cortesía de Dr. Kathleen K. Sulik, Bowles Center for Alcohol Studies, the University of North Carolina at Chapel Hill. **38.18** izquierda, ©Peter Parks/Oxford Scientific Films/Animals Animales; derecha, arte de Raychel Ciemma después S. Gilbert, Developmental Biology, Cuarta edición, Sinauer. **38.22** parte superior, (todo) ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **Página 654** Sección 38.1, ©Heidi Specht, West Virginia University; Sección 38.2, ©Staebler/Jupiter Images; Sección 38.6–8, David M. Phillips/Photo Researchers, Inc.; Sección 38.12–14, ©Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB.

CAPÍTULO 39 **Conceptos clave** izquierda, Tomado de Trends in Neuroscience, Vol. 21, No. 2, 1998, L.J. Young, W. Zuoxin, T.R. Insel, "Neuroendocrine bases of monogamy", Páginas 71–75, ©1998, con permiso de Elsevier Science; ©Eric Hosking; ©Steve Kaufman/Corbis; ©Alexander Wild. **39.1** ©Scott Camazine. **39.2** ©Christine Majul/www.flickr.com/photos/kittaphotogirl. **39.4** a) ©Robert M. Timm & Barbara L. Clauson, University of Kansas; b–c) Tomado de Trends in Neuroscience, Vol. 21, No. 2, 1998, L.J. Young, W. Zuoxin, T.R. Insel, "Neuroendocrine bases of monogamy", Páginas 71–75, ©1998, con permiso de Elsevier Science. **39.5** a) ©Eric Hosking; b) Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **39.6** ©Nina Leen/TimePix/Getty Images; inserción, ©Robert Semeniuk/Corbis. **39.7** ©Profesor Jelle Atema, Boston University. **39.8** ©Bernhard Voelkl. **39.9** a) ©Robert Maier/Animals Animals. **39.10** a) ©Tom y Pat Leeson, leesonphoto.com; b) ©Kevin Schafer/Corbis; c) ©Monty Sloan, www.wolfphotography.com. **39.12** a) ©Hecker/Saver; b) superior, ©Pam Gardner, Frank Lane Picture Agency/Corbis; lower, ©Pam Gardner; Frank Lane Picture Agency/Corbis; c) ©D. Robert Franz/Corbis. **39.13** ©Michael Francis/The Wildlife Collection. **39.14** a) John Conrad/Corbis; b) ©B. Borrell Casals, Frank Lane Picture Agency/Corbis; c) ©Steve Kaufman/Corbis. **39.15** a) ©Tom y Pat Leeson, leesonphoto.com; b) ©John Alcock, Arizona State University; c) ©Paul Nicklen/National Geographic/Getty Images. **39.16** ©Jeff Vanuga/Corbis. **39.17**

©Steve Bloom/stevebloom.com. **39.18** ©A. E. Zuckerman/Tom Stack & Associates. **39.19** a) ©Australian Picture Library/Corbis; b) ©Alexander Wild; c) ©Profesor Louis De Vos. **39.20** a) ©Kenneth Lorenzen; b) ©Peter Johnson/Corbis; c) ©K Wothe/PhotoStock. **Página 669** ©Lynda Richardson/Corbis. **Página 670** Sección 39.1, ©Scott Camazine; Sección 39.2, Tomado de Trends in Neuroscience, Vol. 21, No. 2, 1998, L.J. Young, W. Zuoxin, T.R. Insel, "Neuroendocrine bases of monogamy", Páginas 71–75, ©1998, con permiso de Elsevier Science; Sección 39.3, Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; Sección 39.4, ©Robert Maier/Animals Animals; Sección 39.5, ©Tom y Pat Leeson, leesonphoto.com; Sección 39.6, ©D. Robert Franz/Corbis; Sección 39.7, ©A. E. Zuckerman/Tom Stack & Associates; Sección 39.8, ©Kenneth Lorenzen.

CAPÍTULO 40 **Conceptos clave** izquierda, ©Cynthia Bateman, Bateman Photography; ©G. K. Peck; ©Wayne Bennett/Corbis; ©Don Mason/Corbis. **40.1** Página 672, Cortesía de ©Joel Pete; Página 673, AP Images/Steven Day. **40.2** ©Cynthia Bateman, Bateman Photography. **40.3** a) ©Amos Nachoum/Corbis; b) ©Eric y David Hosking/Corbis; c) Elizabeth A. Sellers/life.nbi.gov. **40.4** izquierda, Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc. **40.5** arriba, ©David Scharf. Todos los derechos reservados. **40.6** a) ©G. K. Peck; b) ©Rick Leche, www.flickr.com/photos/rick\_leche. **40.8** derecha, ©Jacques Langevin/Corbis Sygma. **40.9** a) ©Joe McDonald/Corbis; b) ©Wayne Bennett/Corbis; c) Estuario hacia el abismo 2004. NOAA Oficina de Exploraciones Oceánicas. **40.10** a, b) ©Hippocampus Bildarchiv; arriba, ©David Reznick/University of California - Riverside; mejorada en computadora por Lisa Starr; c) ©Helen Rodd. **40.12** ©Bruce Bornstein, www.captbluefin.com. **40.13** NASA; Arte de Precision Graphics. **40.16** izquierda, ©Adrian Arbib/Corbis; derecha, ©Don Mason/Corbis. **Página 687** National Transportation Safety Board. **Página 688** Sección 40.1, Cortesía de ©Joel Pete; Sección 40.2, ©Amos Nachoum/Corbis; Sección 40.5–6, ©Wayne Bennett/Corbis; Sección 40.8, ©Don Mason/Corbis. 40.17 ©Reinhard Dirscherl/www.bciusa.com.

CAPÍTULO 41 **Conceptos clave** izquierda, David C. Clegg/Photo Researchers, Inc.; ©Bob y Miriam Francis/Tom Stack & Associates; ©Duncan Murrell/Taxi/Getty Images; Foto de Scott Bauer, USDA/ARS; ©Pierre Vauthey/Corbis Sygma. **41.1** Página 690, Fotografía de B. M. Drees, Texas A&M University. http://fireant.tamu; página; Science Photo Library/PhotoStock; 691 a) Scott Bauer/USDA; b) USDA; **41.2** David C. Clegg/Photo Researchers, Inc. **41.3** arriba, Harlo H. Hadow; abajo, ©Bob y Miriam Francis/Tom Stack & Associates. **41.4** ©Thomas W. Doepfner. **41.5** ©Pekka Komi. **41.6** derecha, ©Lebendkulturen.de/Shutterstock. **41.7** arriba derecha, ©Joe McDonald/Corbis; abajo



izquierda, ©Hal Horwitz/Corbis; derecha ©Tony Wharton, Frank Lane Picture Agency/Corbis. **41.8** Ed Cesar/Photo Researchers, Inc. **41.9** a) ©Edward S. Ross; b) ©Nigel Jones. **41.10** a) ©JH Pete Carmichael; b) ©Dobermaraner/Shutterstock; c) David Burdick, NOAA. **41.11** ©Bill Hilton, Jr., Hilton Pond Center. **41.12** ©The Samuel Roberts Noble Foundation, Inc. **41.13** E.R. Degginger/Photo Researchers, Inc. **41.14** ©Peter J. Bryant/Biological Photo Service. **41.15** a) ©Doug Peebles/Corbis; b) ©Pat O'Hara/Corbis; c–d) ©Tom Bean/Corbis; e) ©Duncan Murrell/Taxi/Getty Images. **41.16** a) R. Barrick/USGS; b) USGS; c) P. Frenzen, USDA Forest Service. **41.17** a) ©Jane Burton/Bruce Coleman, Ltd. **41.18** ©Richard W. Halsey, California Chaparral Institute. **41.19** a) Angelina Lax/Photo Researchers, Inc.; b) Foto de Scott Bauer, USDA/ARS; c) ©Greg Lasley Nature Photography, www.greglasley.net. **41.21** ©Pierre Vauthey/Corbis Sygma. **Página 706** Sección 41.1, USDA; Sección 41.2, David C. Clegg/Photo Researchers, Inc.; Sección 41.3, ©Thomas W. Doepfner; Sección 41.4, ©Pekka Komi; Sección 41.5, Ed Cesar/Photo Researchers, Inc.; Sección 41.6, Bill Hilton, Jr., Hilton Pond Center; Sección 41.7, USGS; Sección 41.8, Angelina Lax/Photo Researchers, Inc.; Sección 41.9, ©Pierre Vauthey/Corbis Sygma. **Página 707** Pensamiento crítico, ©Anthony Bannister, Gallo Images/Corbis.

**CAPÍTULO 42 Conceptos clave** izquierda, ©Tom & Pat Leeson, Ardea London Ltd.; Jack Scherting, USC&GS, NOAA. **42.1** Página 708, Cortesía de State of Washington Department of Ecology; Página 709, Fisheries & Oceans Canada, Experimental Lakes Area. **42.3** parte inferior, ©Van Vives; ©Steve Byland/Shutterstock; todos los demás, ©D. A. Rintoul. **42.4** izquierda, fila de la parte superior, ©Keattikorn/Shutterstock; ©Dave Mech; ©Tom & Pat Leeson, Ardea London Ltd.; segunda fila, ©Tom Wakefield/Bruce Coleman, Inc.; ©Paul J. Fusco/Photo Researchers, Inc.; ©E. R. Degginger/Photo Researchers, Inc.; tercera fila, ©Tom J. Ulrich/Visuals Unlimited; ©Dave Mech; ©Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; mosquito, Foto de James Gathany, Centers for Disease Control; pulga, ©Edward S. Ross; cuarta fila, ©Keattikorn/Shutterstock; ©Jim Riley; ©Wayne Lynch/PhotoStock; lombriz, ©Peter Firus, flagstafffotos.com.au. **42.5**

©Science Photo Library/PhotoStock. **42.7** Jack Scherting, USC&GS, NOAA. **42.11** NASA. **Página 720** Sección 42.1, Cortesía de State of Washington Department of Ecology; Sección 42.3, ©D. A. Rintoul; Sección 42.4, Gráfica creada por FoodWeb3D programa escrito por Rich Williams, Cortesía de Webs on the Web project (www.foodwebs.org); Sección 42.6, Jack Scherting, USC&GS, NOAA; Sección 42.8, NASA.

**CAPÍTULO 43 Conceptos clave** izquierda, NASA; Jack Carey; ©John Easley, www.johneasley.com. **43.1** Página 722, ©Hank Fotos Photography; Página 723, NASA. **43.5** NASA. **43.6** izquierda, ©Sally A. Morgan, Ecoscene/Corbis; derecha, ©Bob Rowan, Progressive Image/Corbis. **43.8** NASA. **43.9** NASA's Earth Observatory. 43.11 Cortesía de Jim Deacon, The University of Edinburgh. **43.12** Cortesía de ©Christine Evers. **43.13** ©George H. Huey/Corbis. **43.14** a) Jeff Servos, US Fish & Wildlife Service; b) Bill Radke, US Fish & Wildlife Service. 43.15 b) ©D. A. Rintoul; c) ©Tom Bean Photography. **43.16** ©Michael Von Moltke/Dreamstime. **43.17** a) ©John C. Cunningham/Visuals Unlimited; b) Jack Wilburn/Animals Animals; c) AP/Wide World Photos. **43.18** Anlace, <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Sonomamtneflank.jpg>. **43.19** izquierda, ©James Randklev/Corbis. **43.20** izquierda, ©Franz Lanting/Minden Pictures. **43.21** a) Imagen ©Serg Zastavkin, Uso con licencia de Shutterstock.com; b) ©Thomas Wiewandt/ChromoSohm Media Inc./Photo Researchers, Inc. **43.22** ©Thomas Sbampato/Photo Stock. **43.23** ©Pat O'Hara/Corbis. **43.25** Jack Carey. **43.27** ©E. F. Benfield, Virginia Tech. **43.28** a) ©Annie Griffiths Belt/Corbis; b) ©Douglas Peebles/Corbis. **43.29** Cortesía de J. L. Sumich, Biology of Marine Life, Séptima edición, W. C. Brown, 1999. **43.30** ©Brian Kinney/Shutterstock. **43.31** ©Dr. Ray Berkelmans, Australian Institute of Marine Science. **43.33** a) NOAA; b) Imagen cortesía de NOAA y MBARI. **43.34** NOAA/Foto cortesía de Cindy Van Dover, Duke University Marine Lab; inserción, ©Peter Batson/imagequestmarine.com. **43.35** superior, Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; lower, ©Raghu Rai/Magnum Photos. **Página 744** Sección 43.1, NASA; Sección 43.4, NASA; Sección 43.5–7, ©Tom Bean Photography; Sección 43.8, ©James Randklev/Corbis; Sección

43.9–10, Imagen ©Serg Zastavkin, Uso con licencia de Shutterstock.com; Sección 43.11, Jack Carey; Sección 43.12–13, ©John Easley, www.johneasley.com; Sección 43.14, NOAA/Foto cortesía de Cin Van Dover, Duke University Marine Lab.

**CAPÍTULO 44 Conceptos clave** izquierda, ©George M. Sutton/Cornell Lab of Ornithology; ©Orbimage Imagery. Imagen proporcionada por GeoEye y procesamiento de la NASA Goddard Space Flight Center; ©Adolf Schmidecker/FPG/Getty Images; Imagen ©Lee Prince, Uso con licencia de Shutterstock.com. **44.1** Página 746, U.S. Navy photo by Chief Yeoman Alphanso Braggs; Página 747, ©Dan Guravich/Corbis. **44.2** a) John Butler, NOAA; b) ©Jeffrey Sylvester/FPG/Getty Images; c) ©George M. Sutton/Cornell Lab of Ornithology; d) Cortesía de Ken Nemuras; e) ©Dallas Zoo, Robert Cabello; f) ©Dr. John Hilty; g) Edward S. Ross; h) Joe Fries, U.S. Fish & Wildlife Service; i) ©Fanny Reno/Dreamstime; j) Douglas Faulkner/Photo Researchers, Inc.; k) ©Hawaii Biology Survey. **44.3** ©Orbimage Imagery. Imagen proporcionada por GeoEye y procesamiento de la NASA Goddard Space Flight Center. **44.4** izquierda, USDA Forest Service, Northeastern Research Station. **44.5** a) Ted Spiegel/Corbis; b) Frederica Georgia/Photo Researchers, Inc. **44.6** arriba, U.S. Department of the Interior, National Park Service; abajo, ©Gary Head. **44.7** Claire Fackler/NOAA. **44.8** a) NASA. **44.10** National Snow and Ice Data Center, W. O. Field. **44.12** Hans Renner; inserción, ©Adolf Schmidecker/FPG/Getty Images. **44.13** Diane Borden-Bilot, U.S. Fish and Wildlife Service. **44.14** Imagen ©Lee Prince, Uso con licencia de Shutterstock.com. **44.15** Mountain Visions/NOAA. **44.16** NASA. **Página 760** Sección 44.1, U.S. Navy foto de Chief Yeoman Alphanso Braggs; Sección 44.2, ©Dr. John Hilty; Sección 44.3, ©Orbimage Imagery. Imagen proporcionada por GeoEye y procesamiento de la NASA Goddard Space Flight Center; Sección 44.4, Frederica Georgia/Photo Researchers, Inc.; Sección 44.5, U.S. Department of the Interior, National Park Service; Sección 44.6, Claire Fackler/NOAA; Sección 44.7, NASA; Sección 44.8, National Snow and Ice Data Center, W. O. Field; Sección 44.9, Diane Borden-Bilot, U.S. Fish and Wildlife Service.

- A**
- ABA. Ver Ácido abscísico (ABA)
- Abejas
- “asesinas”, 657
- Abejas melíferas, “asesinas”, 657, 657*f*
- amenazas a, 429
    - como insectos sociales, 668
    - como polinizadores, 428*f*, 429, 431
- Abscisión, **444**, 445
- Abulón, blanco, 748, 748*f*
- Abundancia, 302
- Abundancia de la presa, 696
- ATP en, 64
- causante de intoxicación por alimentos, 71, 304, 533
  - cianobacterias, 288, 291, **304**, 305
  - control de genes en, 158–159
  - cromosomas en, **302**
  - diversidad de, 304–305
  - diversidad metabólica de, 302
  - en biocapas, 59–60
  - estructura de, 58, 58*f*, 302
  - fijación de nitrógeno por, 304, 418, 718
  - Gram positivas, 304–305
  - mixobacterias, 304
  - motilidad de, 302
  - origen de, 288
  - pared celular en, 58–59
  - proteobacterias, 304
  - reproducción de, 303
  - resistencia a los antibióticos en, 58, 228, 263, 305, 305*f*, 590
  - tamaño de, 58, 302
  - termófilas, 304
  - transferencia horizontal de genes en, 303
- Ácaros, 368
- Acetilcolina, **474**, 475
- Acervo génico, 259
- Ácido abscísico (ABA), 423, 438*t*, **439**
- Ácido, **32**
- amino, **44**, 45, **607**
  - graso, 37, **42**
  - nucleico, **47**
- Ácido láctico, 561
- Ácido nucleico, **47**
- Ácido salicílico, 439
- Ácido úrico, **617**
- Ácido(s) graso(s), **42**
- cis* y *trans*, 37
  - saturado e insaturado, 42, 42*f*
- Ácidos grasos esenciales, **606**–607
- Acomodación visual, **493**
- Acondroplasia, 205*t*, 206, 206*f*
- Actina, 66, **528**
- Activador, **152**, 153
- Acuíferos, **714**, 715, 715*f*, 748
- Adaptación sensorial, **490**
- Adaptaciones evolutivas, **242**, 243
- de las aves al vuelo, 386
  - de las plantas a la escasez de agua, 102*f*, 422
  - de las plantas a la luz disponible, 95
  - de las plantas a la vida en la tierra, 326
  - de las plantas a los polinizadores específicos, 429, 431
  - de los amniotas a la vida en la tierra, 384
  - de los anfibios a la vida en la tierra, 382, 539
  - de los animales a dietas específicas, 596–597
  - de los humanos a la variación de la luz solar, 461
  - de los humanos al almidón dietético, 613, 613*f*
  - de los Neandertales al clima frío, 392
  - de los protistas al bajo nivel de oxígeno, 313
  - de los virus a hospederos específicos, 192
- Adecuación, **242**, 243, **668**, 669
- Adecuación inclusiva, **668**, 669
- Adenosín monofosfato (AMP). Ver AMP
- Adenosín trifosfato (ATP). Ver ATP
- ADH. Ver Hormona antidiurética
- ADHD. Ver Trastorno por déficit de atención con hiperactividad (TDA)
- Adicción, drogas, 476–477, 477*t*
- ADN (Ácido desoxirribonucleico), 6, 7, **47**, 128–129, 129*f*
- apareamiento de bases, 129, 129*f*
  - bibliotecas, **222**
  - clonación, 220–221
  - cromosomas y, 124–126
  - descubrimiento de la estructura de, 128–129, 130
  - descubrimiento de la función de, 126–127
  - en el ciclo celular, 164–165
  - en la reproducción bacteriana, 303
  - gen en, 138
  - herencia y, 129, 191
  - huella genética, 227
  - ligasa, 131
  - meiosis y, 178–179
  - mitocondrial, 64
  - mutación, **131**
- ADN, **130**
- ADN recombinante, **220**
- Adrenalina, 475, 510*t* (Ver también Epinefrina)
- Aerobio, **108**, 109
- Agallas, **581**
- Aglutinación, **569**
- Agresión, 657
- Agua
- absorción por la raíz de, 418–419
  - ciclo, **714**–715
  - cohesión de, 31, 420
  - como disolvente, 30–31
  - como donador de electrones, en la fotosíntesis, 98, 99*f*
  - conservación por las plantas, 422–423
  - del suelo, **714**, 715
  - dulce, 714–715
  - estabilización de la temperatura y, 31–33
  - estructura del, 29, 30
  - formación de, en la respiración aerobia, 114, 114*f*
  - movimiento de, dentro de las plantas, 420–421
- Aguas residuales, **714**, 715
- Águila pescadora, 752, 752*f*
- Aislamiento
- conductual, 271
  - de genes, 222
  - ecológico, 270
  - mecánico, 270
  - reproductivo, 270–271
  - temporal, 270
- Aislamiento conductual, 271
- Aislamiento ecológico, 270
- Aislamiento geográfico, 272
- Aislamiento mecánico, 270
- Aislamiento reproductivo, **270**–271
- Aislamiento temporal, 270
- Alantoides, 384*f*, **648**, 649
- Albinismo, 205*t*, 207*f*
- Albura, **409**
- Alcohol deshidrogenasa, 75, 75*f*, 89
- Aldosterona, 505*f*, 506, 506*t*, 510*t*, 512, 621, 638
- Alelo(s), 176, 177
- en la selección natural, 243*t*, 262–263, 266–267
  - en las cruces de prueba, 192–195
  - fijación, 268
  - frecuencia, 259, 260–261, 269
  - humanos, 176, 191, 198, 203, 204–205, 205*t*, 206–209, 211, 216, 219, 232, 233, 269, 308, 361, 521, 595, 659, 698
  - meiosis y, 180, 181, 192
  - resistencia a la warfarina, 279 y deriva génica, 268
- Alelos fijados, **268**
- Alérgeno, 571
- Alergias, 571
- Algas
- café, 312*f*, **317**
  - como ancestros de los cloroplastos, 313
  - en los líquenes, 348
  - relaciones con las plantas terrestres, 319, 326
  - rojas, 289, 289*f*, 312*f*, **318**, 319
  - verdes, 96, 96*f*, 312*f*, **318**–319, 326, 348
  - como ancestros de las plantas, 326
- Algas pardas o feofitas, 312, 312*f*, **317**, 317*f*
- Algina, 317
- Alimento etiquetado como orgánico, 627
  - Alimentos procesados, 37
- Almejas, 364
- Almidón, 40–41, 41*f*
- ALS. Ver Esclerosis amiotrófica lateral (EAL)
- Alternancia de generaciones, **318**, 319, 326
- Altruismo, **668**–669
- Alucinógenos, 347, 477
- Álvarez, Luis y Walter, 255
- Alveolados, 312*f*, **314**, 315
- Alvéolos, respiratorios, **583**, 583*f*, 584–588, 584, 588*f*
- Ambiente
- fenotipo y, 198–199
  - mutación y, 147
- Amibas, 67, 67*f*, 291, 312*f*, **320**, 320*f*
- Amebozoarios, 312*f*, **320**–321
- Amígdala, 485, 485*f*, 552*f*, 638
- Amiloplastos, 65
- Aminoácido, **44**, 45, **607**
- Aminoácidos esenciales, **607**
- Amish, endogamia en, 269
- Amniocentesis, 215, 215*f*
- Amnios, 384*f*, **649**, 653
- Amniotas, 379, 384, 583, 631
- Amoniaco, 32*f*, 285, 304, **616**, 617
- Amortiguador (*buffer*), **32**, 33
- AMP (adenosín monofosfato), 506
- Amplificación biológica, 752
- Anaerobio, **108**, 109
- Anafase
- en la meiosis, 177*f*, 178–179, 178–179*f*, 212*f*
  - en la mitosis, 164*f*, **166**, 167*f*
- Analgésicos, 477

- Análisis de cariotipo, 211
- Análisis genético, 204–205
  - Análisis genético prenatal, 214–215
- Análisis personalizado del ADN, 219
- Anélidos, **362**–363, 468f, 538, 739, 743f
- Anemia, 146, 545, 608t
- Anemia falciforme, 148, 205t, 267, 316, 545, 698
- Anémonas marinas, 358–359, 693, 693f
- Aneuploidia, 212, 213
- Anfetaminas, 477
- Anfibios, 378, 379f, 381, **382**–383
- cerebro, 503f
  - cloaca, 381, 596f
  - cromosomas politénicos, 153
  - disminución, 345, 482f
  - ectotermia, 623
  - reproducción y desarrollo, 630, 631, 642f, 644, 645f
  - sistema circulatorio, 539, 539f
  - sistema respiratorio, 582
- Angiospermas, **336**–337
- coevolución con los polinizadores, 336, 429, 431
  - como plantas con semilla, 327, 327f, 332–333
  - diversidad, 336
  - importancia económica, 338–339, 429
  - origen, 332, 332f
  - rasgos distintivos, 336–337
- Anhidrasa carbónica, 589
- Anillos de árboles, 411
- Animal(es), **8**, **354**, 355
- clonación, 123, 132–133, 132f
  - desarrollo en, generalidades de, 642–643
  - esqueletos de, 522–523
  - evolución de la estructura en, 451
  - evolución de los planos del cuerpo en, 354–355
  - fósiles de, 244, 356
  - organización corporal de, 450–451
  - orígenes de, 356
  - reproducción en, modos de, 630–631
  - tipos de tejido en, 452
- Aniridia, 154f, 155, 205t
- Ano, 598f, 599
- Anorexia nerviosa, 611
- Anormalidades de los cromosomas sexuales, 212–213
- Antenas, **367**, 369f, 370f
- Antera, 176f, 336, 336f, 430, 430f
- Anticuerpos, 564–565, 564f, 564t
- Antidepresivos, 476
- Antígeno, **558**, 559
- Antihistaminas, 571
- Antioxidante(s), **80**, **81**
- en suplementos vitamínicos, 609
  - pigmentos accesorios como, 95
- Antoceros, 327f, 329, 329f
- Aorta, 540f, **541**
- Aorta abdominal, 540f
- Aparato de Golgi, 60t, 63, 70f
- Aparato vestibular, **497**
- Apéndice, 604, 604f
- Apendicitis, 604
  - APHIS (Servicio de inspección de sanidad animal y vegetal de la USDA), 229
- Apicomplejos, 312f, 315
- Apnea, 590
- Apoptosis, **463**, **646**
- Arácnidos, **368**
- Arañas, 368
- Arber, Werner, 220
- Árbol bronquial, 584f
- Árbol evolutivo, **278**, 279
- amniotas, 384
  - animal, 354f
  - cladograma como, 278, 278f
  - cordados, 379f
  - dos dominios *versus* tres dominios, 306f
  - mielero hawaiano, 276f
  - plantas, 327f
  - primates, 388f
  - protistas lugar en, 312f
- Árbol de castaño, 349
- Árboles
- en la deforestación, 325
  - evolutivos, **278**, 279
- Archipiélagos, 272–273
- Archipiélago de las Galápagos, 240f, 242, 272, 689, 695, 723
- Archipiélago hawaiano, 273
- Arcilla, 416
- Aristóteles, 238
- Armadillos, 242, 242f
- Armas biológicas, 137
- ARN, **140**, **141**
- ARN (ácido ribonucleico), **47**
- a proteína, 144–145
  - código genético y, 142–143
  - de transferencia, **138**, 143, 144–145
  - mensajero, 138–139, 144–145, 153
  - micro ARN, 153
  - mundo del, **287**
  - polimerasa, 140, 141
  - procesamiento, 141, 141f
  - ribosómico, 138, 143
  - transcripción, **138**, 140–141, 140f, 141f
  - viroide, 301
- ARN de transferencia (ARNt), **138**, 143, 144–145
- ARN mensajero (ARNm), **138**–139, 144–145, 153
- ARN ribosómico (ARNr), **138**, 143
- ARNm. Ver ARN mensajero
- Arnold, Stevan, 658
- ARNr. Ver ARN ribosómico
- ARNt. Ver ARN de transferencia
- Arqueas, 8, 8f, 52, 57, 58–59, 59f, 95f, 108, 165, 246f, 288, 292–293f, 306
- Arrecifes de coral, 359, 741, 741f
- Arritmias, 550
- Arroz dorado, 229
- Arteria, **540**, 541
- aorta, 540f, **541**, 541f
  - braquial, 540f, 547f
  - carótida, 540f, 547,
  - coronaria, 540f, 551, 551f
  - estructura y función, 546, 546f
  - presión sanguínea en, 547, 547f
  - pulmonar, 540f, 541f, 542, **543**
  - renal, 540f, 618, 618f, 619f
- Arteriolas, **540**, 541, 546
- Articulaciones, **525**
- Artritis, 525
- Artrópodos, **367**
- adaptaciones de, 367
  - arañas como, 368
  - crustáceos como, 369
  - insectos como, 370–372
- Asa de Henle, **619**, 619f, 620, 620f
- Ascomicetos, **346**
- Asma, 590
  - Aspirina, 339, 439, 491, 600, 622, 637
  - Astigmatismo, 495
- Astrobiología, **283**
- Ataxia de Friedreich, 107
  - Aterosclerosis, 550–551, 561
- Atmósfera
- evolución de, 108
  - temprana, 284
- Átomo, **4**, **24**
- en niveles de organización, 4
  - niveles de energía en, 26–27
- ATP (adenosín trifosfato), 47, 78, 79
- aerobia, 114–115, 114f
  - carbohidratos, 108–109
  - ciclo de ADP, 78
  - como moneda de intercambio, 79
  - en bacterias, 64
  - en la contracción muscular, 531
  - en la glucólisis, 110–111
  - mitocondrias y, 64
  - síntesis, en la fotosíntesis, 98–99
- ATP sintasa
- en la respiración aerobia, 114, 114f
  - en la fotosíntesis, 98, 99f
- Atrazina, como contaminante, 503
- Aurícula (cardiaco), **542**, 542f, 543
- Australopiteco, 390, 390f, 391, 391f
- Autismo, 205, 235, 659
- Autosacrificio, 668–669
- Autosoma, **125**
- Autótrofos, **93**, 108
- Auxinas, **438**, 439, 446
- Ave(s), 377, **386**, 583
- cerebro, 482f
  - como polinizadores, 338f, 431, 693
  - como reptiles, 379f, 384, 384f
  - comportamiento, 660, 662, 665
  - cromosomas sexuales, 125
  - endotermia de, 539
  - fósiles, 377, 377f
  - huevos, 384f, 631
  - migración, 121, 673, 737
  - pico o pico de pato, 377, 453f, 596, 695
  - plumas, 453, 453f
  - sistema circulatorio, 539, 539f
  - sistema digestivo, 596, 596f, 597
  - sistema respiratorio, 583, 583f
  - sistema urinario, 617
  - tejedoras, 264
- Avery, Oswald, 126
- Axon, **470**, 470f, 472, 472f, 473, 474f, 478, 478f
- Azafrán, 338
- Azúcares, simples, 40
- Azufre, como nutriente vegetal, 416t
- B**
- B, 559**
- acompañante, 400, **401**
  - bacteriana, introducción a, 58–59, 58f
  - ciclo, **164**–165
  - comparación de diferentes tipos, 52
  - componentes, 70f
  - con borde de cepillo, **601**
  - cono, **494**
  - conteo, **545**
  - corteza, **66**
  - de cabello, 497
  - diferenciación de, 152, 646
  - división, 164–165
  - división, controles sobre la, 165, 169, 170
  - en la citocinesis, 168
  - eucarionte, introducción a, 60
  - germinal, **177**
  - oclusiva, **422**, 423
- Babosas, 364, 365f, 658, 658f
- Bacalao, 683, 683f
- Bacterias, 8, 58–59
- Bacterias Gram positivas, **304**–305
- Bacteriófagos, **127**, **298**, 299
- Bahía de Chesapeake, 415
- Ballenas
- evolución de, 244f
  - percepción sensorial en, 489, 499



- Banda de Caspary, **419**  
 Barrera hematoencefálica, **482**, 483, 485  
 Barreras de superficie, 560–561  
 Barrido (escaneo) PET, 25, 25f  
 Base, **32**  
   reproductiva, 674, 675  
 Basidiomiceto, 344, 344f, **347**, 347f, 348, 349, 351  
 Basófilo, 544t, 545, 559
- Basura, 753
  - Basura plástica, 753, 753f
- Bazo, 552f, **553**  
*Beagle* (barco), 240
- Beber en exceso, 75
- Beehler, Bruce, 3  
 Betacaroteno, 95  
   en el arroz dorado, 229  
   en las vitaminas, 608t  
   espectro de absorción de, 96f
- Beta talasemia, 146, 146f
- Bibliotecas, ADN, **222**  
 Bicapa de lípidos, 42f, 43, **56**, 56f, 57  
 Bíceps braquial, 527f  
 Bíceps femoral, 527f  
 Bilis, **603**
- Bioacumulación, **752**
- Biocapa (s), **59**–60, 560
- Biocombustibles, 93
- Biodiversidad, **8**, **756**, 757  
 Biogeografía, **238**, 239  
 Biología, **3**  
   ■ de la conservación, 756–757  
   evolutiva, 278–279
- Bioluminiscencia, 314–315  
 Biomarcador, **289**  
 Biomas, **728**–729  
 Biosfera, **4**, **5**, **723**  
 Biotina, 608t  
 Bipedalismo, **389**  
 Bivalvos, **364**–365  
 Blair, Tony, 225
- Blanqueamiento de los corales, 359, 741, 741f
- Blastocisto, **648**, 649  
 Blástula, **642**, 645  
 Bloqueo (*knockout*), gen, **154**, 155, 230–231  
   locus de, 191  
   maestro, **154**, 155, 157, 159, 252, 646–647  
   recesivo, 191  
   similar, en plantas, 252
- Bomba de calcio, 87  
 Bomba de sodio-potasio, 87, 471f  
 Bond, Jason, 19  
 Boro, como nutriente vegetal, 416t  
 Bosque boreal, **736**, 736f  
 Bosque templado decíduo, **734**, 735  
 Bosque tropical lluvioso, **734**–735  
 Bosques, 325, 339, 397, 734–735, 736
- Bosques caducifolios templados, **734**, 735  
 Bosques de coníferas, 728f, 736, 736f  
 Bosques de hoja ancha, 734–735  
 Bosques de madera, 733  
 Bosques lluviosos, 734–735
- Botox, 305
  - Botulismo, 533
  - Bradicardia, 550
- Briofitas, **328**–329  
 Bronquio, **585**  
 Bronquiolos, **585**
- Bronquitis, 590
- Brotos primarios, 402–403  
 Brown, Louise, 629  
 Brown, Robert, 53  
 Brundtland, G. H., 591  
 BSE. Ver Encefalitis espongiiforme de bovino (BSE)
- Bulbos, 410
- Bulimia nerviosa, 611
- C**
- C3, **102**  
 C4, **102**  
 Caballito de mar (libélula, odonatos), 370, 371f  
 Cabello  
   color, genética del, 204, 207, 233  
   como un producto del epitelio, 453  
   efecto de aislante de, 387, 462  
   efectos hormonales en, 513, 632  
   folículos, 460, 460f  
   queratina de, 45, 45f
- Cadena(s) de transporte de electrones, **83**, 107  
   en la respiración aerobia, 114, 114f  
   en la fotosíntesis, 98–99, 99f
- Cadenas alimenticias, **711**, 711f, 712–713, 752  
 Cadenas alimenticias de detritica, **712**, 713, 740, 742  
 Cadenas alimenticias de pacedores, 712, 713  
 Cafeína, 339, 477, 652, 697  
 Caja de resonancia (larínge), 584f  
 Caja torácica, 523f  
 Calamares, 365  
 Calcitonina, 505f, 506t, 510t, 511
- Cálculos biliares, 603, 603f
- Caldwell, Rita, 743  
 CAM, **102**  
   adaptaciones estructurales en, 326  
   brotos primarios en, 402–403  
   camarones, 272, 272f, 369  
   ciclo de vida en, 326, 334–335, 336–337  
   componentes celulares, 52f, 65
- componentes de tejidos, 400–401  
 conservación de agua por, 422–423  
 defensas en, 444–445  
 dirección de crecimiento en, 440–441  
 diseño, 228–229  
 enfermedades, 343, 349, 301, 317  
 estructuras reproductivas de la flor, 430–431  
 formación floral, 157  
 fósiles, 332, 332f  
 genes similares en, 252  
 haces vasculares en, 402  
 herbívoros y, 697  
 hojas en, 404–405  
 hongos como patógenos de, 349  
 hormonas en, 438–439  
 importancia ecológica de, 338–339  
 importancia económica de, 338–339  
 moléculas de señalización en, 438–439  
 movimiento de compuestos orgánicos en, 424–425  
 movimiento interno del agua, 420–421  
 nutrientes, 416  
 organización estructural de, 398–399  
 paredes celulares, 68  
 patrones de desarrollo en, 436–437  
 raíces en, 406–407  
 ritmo circadiano en, 442  
 sistemas de tejidos, 398–399  
 suelo y, 416–417  
 surgimiento de la semilla, 332–333  
 tasa de crecimiento en, 440–441  
 tejidos complejos en, 400–401  
 tejidos simples en, 400  
 vasculares sin semilla, **330**–331
- Cambio climático, 103, 340, 397, 717, 747, 755
  - Cambio climático global, 103, 340, 397, 717, 747, 755
- Cambio en la sucesión, 700  
 Cambium  
   del corcho, 408, **409**  
   vascular, **408**, 409
- Camptodactilia, 205t
- Camuflaje, 697, 697f
- Cáncer, 151, 170  
   cambios en la estructura del cromosoma y, 226, 231  
   célula epitelial, 453  
   células, HeLa, 162f, 163, 171  
   cervical, VPHy, 557  
   cervicouterino, 171, 557
- control de la división celular y, 170–171, 232  
 de colon, 604  
 de mama, 151, 151f, 159  
 dímeros de timina y, 147  
 e inmunidad, 559, 571f  
 en pacientes con SIDA, 574  
 fumar y, 579, 591, 591f  
 leucemia, 545  
 translocación y, 210  
 neoplasma o neoplasia(s), 169, 170–171, 170f, 171f  
 piel, 147, 461  
 próstata, 633  
 tratamientos para, 148, 171, 232, 516, 735  
 tumor(es), **170**, 228, 637  
 y la flora común, 561
- Cangrejos, 367f, 369, 369f, 517, 517f, 664, 664f  
 Cangrejos de herradura (“cacerolitas”), 368, 368f, 375, 375f  
 Cañón de la Providencia, Georgia, 417f  
 Capa de iridio, 237, 237f, 253, 255
- Capa de ozono, 289, **754**, 754f
- Capacidad de carga, **678**, 679  
 Capacidad vital, **586**–587  
 Capas embrionarias, **642**, 642t  
 Capilares, **538**, 539, 546, 546f  
 Capilares peritubulares, 619  
 Cápsula de Bowman, **619**, 619f, 620, 620f, 621f  
 Caracoles de cono, 353  
 Carácter, **278**, 279  
   variación compleja en, 198–199  
 Carácter adaptativo 175, **242**, 243, 662  
 Carbohidratos, **40**, 41  
   complejos, 40–42  
   de cadena corta, 40  
   digestión de, 602  
   en la dieta, 606  
   vías de degradación, 108–109
- Carbón, 332, 333  
   contenido de, 24, 71, 717  
   contaminantes emitidos por la quema, 23, 23f, 33, 262, 717, 751, 759
- Carcinomas, 453
- Carga, **24**  
 Cariotipo, 125, 125f  
 Carotenoides, 95f  
 Carpelos, **336**, 430f, **431**  
 Carpintero real, 748, 749f  
 Carpos, 523f  
 Cartilago, **454**, 455  
 Catalasa, 81  
 Catálisis, **80**
- Cataratas, 495
- Catastrofismo, **240**, 241  
 Cefalización, **355**  
 Cefalópodos, **365**, 492, 538  
 Celecanto, 276, 276f

- Celoma, 355, 355f  
 Célula(s), 4, 5, 53  
 Célula acompañante, 400, **401**  
 Célula B, **559** (Ver también B)  
 Célula dendrítica, **559**  
 Célula NK, 559  
 Célula T, **559**  
 Célula T citotóxica, **559**  
 Células capilares, **497**  
 Células con borde de cepillo, **601**  
 Células de bastón, **494**  
 Células efectoras, 566  
 Células germinales, 176f, **177**,  
 183f, 633, 633f, 635  
 Células HeLa, 163, 171  
 cariotipo, 173  
 Células madre, **449**, 463  
 Células madre del embrión, 449  
 Células oclusivas, **422**, 422f, 423  
 Células somáticas, 176  
 Celulosa, 40, 41f, 68, 93, 314, 319,  
 339, 422, 597  
 Centriolo, 60t, 66, **67**, 70f  
 Centrómero, **124**, 125  
 Cera, **43**  
 Cerdos, transgénicos, 230–231  
 Cerebelo, **482**–483  
 Cerebro, **483**, 484–485  
 como definición de caracte-  
 rística humana, 391  
 efecto de la malaria en, 316  
 efecto del éxtasis en, 467  
 efecto del mercurio en, 23  
 función en la sensación, 490,  
 491, 491f  
 funciones endocrinas, 505f,  
 508–509  
 homínidos, 390  
*Homo erectus*, 392  
*Homo floresiensis*, 392  
 humano, 469f, 482–483, 483f  
 lanceta, 378  
 langosta, 468f  
 lombriz de tierra, 363, 363f,  
 468f  
 peces, 381f  
 planarias, 360, 360f  
 primates, cambios en, 388,  
 389, 391  
 pulpo, 365  
 respiración aerobia en, 115  
 saltamontes, 468f  
 variante de la enfermedad de  
 Creutzfeldt-Jakob (vCJD) y,  
 46, 46f  
 vertebrados, 482–483  
 Cérnix, **634**, 635  
 CF. Ver Fibrosis quística  
 Chaparral, **733**  
 Charalambous, Haris, 197f  
 Chargaff, Erwin, 128  
 Chase, Martha, 127  
 Chen, Kuan-Yu, 425  
 Chimpancés  
 como primates 338t, 338f  
 comportamiento de, 666, 667,  
 667f  
 cromosomas, 211  
 desarrollo del cráneo, 253f  
 ensayo de vacunas contra VIH  
 en, 575  
 infección por VIS, 297  
 Chinche de koa (*koa fallo*), 749,  
 749f  
 ■ Chinchas de cama, 372, 372f  
 Choque anafiláctico, 571  
 Cianobacterias, 8f, 100, **304**,  
 304f, 305  
 como ancestros de cloroplastos  
 291, 291f, 319  
 en líquenes, 304, 348  
 producción de oxígeno por,  
 304, 288  
 Cícadas, **334**, 335  
 Cíclidos, 274, 275, 275f  
 Ciclo atmosférico, 716, 717  
 Ciclo cardiaco, **542**–543  
 Ciclo de Calvin-Benson, **101**  
 Ciclo de Krebs, 112–113  
 Ciclo del ácido cítrico. Ver Ciclo  
 de Krebs  
 Ciclo del carbono, 716–717  
 Ciclo del fósforo, **719**, 719f  
 Ciclo del nitrógeno, **718**  
 Ciclo lisogénico, 299f  
 Ciclo menstrual, **636**–637  
 Ciclo respiratorio, **586**, 587  
 Ciclo sedimentario, **719**  
 Ciclos biogeoquímicos, **714**, 714f  
 Ciencia, **12**–19  
 Cigoto, **177**, 638  
 Ciliados, 312f, **315**, 315f  
 Cilindro vascular, **407**  
 Cilio, 66, **67**  
 Cintura pectoral, 386f, 522f, 523,  
 523f  
 Cintura pélvica, 386f, 522f, 523,  
 523f  
 Circuito pulmonar, 539  
 Circuito sistémico, **539**  
 ■ Circuncisión, 632  
 ■ Cirugía de baipás gástrico, 611  
 ■ Cirugía Lasik, 495  
 Citocinas, **559**  
 Citocinesis, **168**  
 Citocininas, 438t, **439**  
 Citoesqueleto, 60t, **66**–67, 66f,  
 70f  
 elementos del, 66  
 Citoplasma, **52**, 53, 168  
 Cladística, **278**, 279  
 Clado, **278**, 279  
 Cladodios, 410, 410f  
 Cladograma, **278**, 279  
 Clamidas, **305**  
 Clasificación, 10  
 Clavícula, 523, 523f  
 Clima, **724**, 725  
 Clinton, Bill, 225  
 Clítoris, 634–635, 634f, 638  
 Clivaje, segmentación, **642**,  
 644–645  
 Clona(s), **123**, 132–133  
 ■ Clonación  
 ADN, **220**–221  
 animal, 123, 132–133, 132f  
 de ADNc, 221  
 humana, 133  
 reproductiva, **132**, 133  
 SCNT, 132–133, 132f  
 ■ Clonación terapéutica, **133**  
 Clorofluorocarbonos (CFCs), 754  
 clorofila(s) en algas, 318  
 en cloroplastos, 65  
 luz y, **94**–95  
 espectro de absorción de, 96f  
 Cloroplasto(s), **65**, 70f, **97**, 97f  
 ADN en, 143  
 en células eucariontes, 60t, 312,  
 314, 317, 318, 401, 405  
 estructura, 95f  
 fotosíntesis en, 97  
 origen de, 290–291, 293f, 304  
 CML. Ver Leucemia mieloide  
 crónica (LMC)  
 Cnidarios, 358–359, 468, 581  
 Coanoflagelados, 312f, 356, 356f  
 ■ Cocaína, 477  
 ■ Coccidioidomicosis, 349  
 Cócix, 239f, 523f  
 Cóclea, **498**, 498f, 499  
 Cocodrilos, 385  
 Código, genético, **142**–143, 142f  
 Codominancia, **196**, 197  
 Codón, **142**, 143  
 Coenzima(s), 80, **81**  
 en la fermentación, 116  
 en la fotosíntesis, 97, 99  
 en la respiración aerobia, 111f,  
 112, 113, 115f  
 vitaminas como, 608, 608t  
 Coevolución, **277**, 336, 429, 431,  
 692, 696–697  
 Cofactor, 80, **81**  
 Cohesión, 30, **31**, 420  
 Cohorte, **680**  
 Coito, 638  
 Coito sexual, 638  
 Col o repollo, 252  
 Cola de Poli-A, ARNm, 141, 141f,  
 153  
 Colas de caballo, 327f, 330, 330f  
 Colénquima, **400**, 400f, 401t  
 ■ Cólera, 684, 743  
 Colesterol, 43, 45, 506, 550–551,  
 603, 603f, 607  
 Colon, 598f, **599**, 604, 604f  
 Color de la piel humana, 203, 215  
 Color de los ojos, 198, 198f  
 Columna vertebral, **522**, 523,  
 523f  
 ■ Combustibles fósiles, 33, 93, 103,  
 332, 716, 716f, 752, 754, 755,  
 759  
 Comensalismo, **692**  
 Compartición de electrones,  
 27–28  
 ■ Compensaciones para la  
 reducción de carbono, 397  
 ■ Compensaciones, carbono, 397  
 Competencia interespecífica,  
**694**–695  
 Complejos colectores de luz, 98  
 reacciones independientes de  
 la luz, **97**, 101  
 Complemento, 558, 559, 562  
 Comportamiento  
 adaptativo, 662  
 altruista, **668**, 669  
 apareamiento, 664–665  
 aprendizaje, **660**, 661  
 bases genéticas de, 658–659  
 comunicación y, 662–663  
 evolución y, 669  
 grupo, 666–667  
 improntado, 660–661  
 instintivo, **660**, 661  
 variaciones en, 658–659  
 Compuesto  
 molecular, **27**  
 orgánico, 38, 39–40  
 Compuestos orgánicos, 38, 39–40,  
 424–425  
 Comunicación intercelular, 463,  
 504  
 Comunicación química en,  
 474–475  
 Comunidad, 4, 5, **691**  
 estructura, **691**, 692, 704–705  
 inestabilidad de la, 702–703  
 Concentración, 32, **84**  
 Concepto de especie biológica, 11  
 ■ Condición XY, 205t, 213  
 Conducto eyaculatorio, 632f  
 Conducto linfático derecho, 552f  
 Conducto torácico, 552f  
 Conductos deferentes, **632**, 633  
 Coníferas, 246t, 274, 334, 335,  
 409, 736, 757  
 Conjugación, **303**, 303f  
 Conos, **494**, 494f  
 Consumidor, 6, 6f, **710**, 710f, 711,  
 711f, 712f  
 ■ Contaminantes, 751, 752  
 aplicación biológica de, 752,  
 752f  
 bioacumulación de, 752  
 causantes de la lluvia ácida, 33,  
 33f, 751  
 CFCs como, 754  
 desechos plásticos como, 753,  
 753f  
 fertilizante como, 718, 719,  
 fuentes puntuales y no  
 puntuales de, 752  
 mercurio como 23  
 ozono a ras del suelo como, 754  
 ruido como, 489  
 tricloroetileno (TCE), 415

- Contracepción, 640, 640*t*
- Control respiratorio, 587
- Controles biológicos, 699
- Convergencia morfológica, **251**
- Corales, 358–359
- Corazón, 538, 539
  - en el ciclo cardiaco, 542–543
  - en el infarto, 537
  - estructura de, 542
  - humano, 542–543
- Corcho, **409**, 409*f*
- Cordados, **378**, 379
  - características de, 378
  - evolución de, 378–379
  - invertebrados, 378
- Cordón nervioso, **468**, 468*f*, 469
- Corion, 648, 649
- Cormos, 410
- Córnea, **492**, 493
- Corrientes, oceánicas, 726, 726*f*
- Corteza, **409**
  - celular, **66**
  - cerebral, 484, **485**
  - motora, primaria, **484**, 484*f*, 485
  - somatosensorial, 491
  - suprarrenal, 505*f*, **512**, 513
- Cortisol, **512**, 513, 524
- Cotiledón, 336, 398, 399, 434, 436*f*, 437*f*
- Cotransportadores, 87
- Covas, Rita, 264
- Craneados, **378**, 379*f*
- Cráter Barringer, 236*f*, 237
- Crecimiento, 6, 7
  - ADN y, 7
  - de la población humana, 684–685
  - en plantas, 440–441
  - exponencial, **676**
  - logístico, **678**, 679
  - poblacional, 676–677
  - primario, 398, **399**
  - secundario, 398, **399**, 408–409
- Crecimiento cero de la población, 676, 677
- Cretinismo, 511
- Crick, Francis, 128, 231, 287
- Cristalografía de rayos X, 128, 130, 130*f*
- Cromátidas hermanas, **124**, 125
- Cromoplastos, 65
- Cromosoma Y,
  - cromosoma masculino
  - anormalidades y, 213
  - en la determinación del sexo humano, 125, 156–157, 156*f*
  - evolución del, 211, 211*f*
- Cromosoma(s), **124**, 125
  - autosomas, **125**
  - bacterianos, **302**
  - cambios en la evolución, 211
  - cambios estructurales, heredables, 210–211
  - ciclo celular y, 164
- deleción, **210**, 211
  - duplicación, 210, 211
  - en gametos, 180–181
  - especiación simpátrica y, 274
  - estructura, 124–125, 124*f*
  - eucariontes, 124–125, 124*f*
  - homólogos, **164**, 165, 178*f*
  - inversión, **210**, 211
  - no disyunción, 212, 213
  - número, **124**, 125, 212–213
  - politénico, 153, 153*f*
  - sexual, **125**, 212–213
  - teoría, 277
  - tipos de, 125
  - translocación, 210, 211
- Crustáceos, **369**, 369*f*
- Cruza de dihíbridos, **194**, 195
- Cruza de monohíbridos, **192**
- Cruza de prueba, 192
- Cuádriceps femoral, 527*f*
- Cuadro de Punnett, **192**
- Cuello de botella, **268**
- Cuenca de polvo o tazón de polvo, 413*f*, 732
- Cuenca hidrográfica, **714**, 715
- Cuerpo basal, **66**, **67**
- Cuerpo caloso, 483, 483*f*
- Cuerpo de Barr, 156, 156*f*
- Cuerpo lúteo, **635**, 635*f*, 636, 636*f*, 637*t*
- Cuerpos polares, 182
- Cuidado parental, 665
- Curtis, Tom, 749
- Curva
  - de campana, **198**, 198*f*, 199
  - sobrevivencia, **680**
- Cutícula
  - animal, 41, 362, 366, 367, 517, 522
  - vegetal, **68**, **326**, 326*f*, 327, 400, 404, 422, 422*f*, 736
- Cuvier, Georges, 240
- CVS. Ver Muestreo de vello coriónico (CVS)
- D**
  - Daltonismo, 205*t*, 208–209, 208*f*
  - Daño a la médula espinal, 480–481
  - Daño al tendón, 526
  - Daphnia*, efectos ambientales en la forma del cuerpo, 199, 199*f*
  - Darwin, Charles, 190, 240–241, 241*f*, 242–243, 377, 694
  - Datación
    - con los anillos de los árboles, 411
    - radiométrica, **245**
  - Datos, **13**
  - Datos demográficos, población, **674**–675
  - DDT, 752
    - como amenaza para los polinizadores, 372, 429
    - como modificador endocrino, 503
  - derivados de plantas, 339
    - residuos en la orina, 620, 627
    - tierra de diatomeas, 317
  - Deamer, David, 287
  - Decaimiento radiactivo, 24, **25**
  - Deficiencia de yodo, 511, 511*f*, 652
  - Deforestación, 325, 339, 735, 750, 750*f*
  - Degeneración macular, 495
  - Deleción, **146**, 147, **210**, 211
  - Deltoides, 527*f*
  - Dendritas, **470**, 470*f*, 480
  - Depredación, **346**, **696**, 697
    - defensas contra, 666
    - fenotipo y, 199
    - guppies y, 682–683
  - Depresión, 199, 476
  - Depresivos, 477
  - Deriva continental, 248–249
    - genética, **268**, 268–269
  - Deriva génica, **268**–269
  - Dermis, **460**, 461
  - Desarrollo, 6, 7
  - ADN y, 7
    - animal, generalidades sobre, 642–643
    - apoptosis en, 646
    - comunicación celular en, 646
    - control sobre la expresión de genes y, 155, 156–157
    - de los humanos en, 650–651
    - emergencia de las características de evolución y, 647
    - humanos, 648–649
    - patrones en plantas y, 436–437
    - similitudes en los patrones de, 252–253
    - vegetal, 437
  - Descomponedores, 6, 6*f*, **710**
    - bacterias como, 302, 304, 305
    - hongos como, 343, 345, 347
  - Desechos tóxicos, 415
  - Desertificación, 750
  - Desfibrilador, 537, 543, 550, 553, 553*f*
  - Deshidrogenasa, alcohol, 75, 89
  - Desierto, 726, 728–729, 728*f*, **730**–731, 730*f*, 731*f*
  - Desierto de Atacama, 283, 283*f*, 730
  - Desierto de Sonora, 262–263
  - Desnaturalizar, **46**
  - Desnitrificación, **718**, 718*f*
  - Desplazamiento de iones, 84–85
  - Desplazamiento del carácter, **695**
  - Determinación sexual, 125, 125*f*, 156–157
  - Detritívoros, **710**
  - Deuterostomados, 354*f*, 355, 373, 378, 645
  - Diabetes, 515, 515*t*, 615
  - Diafragma
    - músculo, 458, 542, 542*f*, 584*f*, 585, 586, 586*f*
    - servicio de control de natalidad, 640, 640*t*
  - Diagnóstico previo a la implantación, 215
  - Diálisis, 622, 622*f*
  - Diarrea, 604
  - Diástole, **542**, 543
  - Diatomeas, 312*f*, **317**, 317*f*
  - Dicarióto, **344**, 345, 345*f*, 346, 347, 347*f*
  - Dicotiledóneas, 327*f*, **336**, 399
  - Diener, Theodor, 301
  - Dieta vegetariana, 607, 713
  - Diferenciación, **152**, 153, 646
  - Difusión, **84**–85
  - Digestión de, 602–603, 602*f*
    - energía de, 119
    - trans*, 37
  - Dimorfismo sexual, 665
  - Dineína, 67
  - Dinoflagelados, 311, 311*f*, 312*f*, **314**–315, 314*f*, 359, 741
  - Dinosaurios, 237, 246*t*, 255*f*, 377, 377*f*, **384**, 384*f*
  - Dióxido de carbono
    - cambio climático y, 103, 397, 717, 755
      - en los árboles, 339, 397
      - transporte, 588–589
  - Diploide, **124**, 125
  - Diplomonádidos, 312*f*, 313, 313*f*
  - Discos intervertebrales, 522, 523, 523*f*
  - Disfunción eréctil, 638
  - Disolvente, **30**
  - Dispersión de la semilla, 434
  - Dispersión, energía, 76–77
  - Displasia anhidrótica ligada a X, 205*t*
  - Disponibilidad de agua dulce, 714–715
  - Distribución al azar, 674
  - Distribución casi uniforme, 675
  - Distribución independiente, **194**–195
  - Distribución, población, **674**–675, 675*f*
  - Distrofia muscular, 205*t*, 209, 521, 532, 532*f*
  - Distrofia muscular de Duchenne (DMD), 209
  - Divergencia morfológica, **250**, 251
  - Diversidad, fomento, 266–267
  - División
    - celular, 164–165
    - citoplasmática, 168
    - control sobre, 169
  - División nuclear. Ver Mitosis; Meiosis
  - DMD. Ver Distrofia muscular de Duchenne (DMD)
  - Doble fertilización, **432**, 433
  - Dolor, **491**
  - Dolores menstruales, 637
  - Dominancia incompleta, **196**, 197
  - Dominante, **191**, 205*t*, 206–207
  - Dopamina, 475, 475*t*, 476–477



- Dos dominios vs. tres dominios, 11f
- Dosis de compensación, **156**, 157
- Drogas psicoactivas, 476–477
- Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta)
- estudios de compartimiento, 658
- Duplicación, cromosómica, **210**, 211
- Duramen, **409**
- E**
- E. coli*, 51, 51f, 158–159, 263, 304
- ECF. Ver Líquido extracelular (ECF)
- ECM. Ver Matriz extracelular (MEC)
- Ecología, 657
- Ecosistema, 4, 5
- cadena alimenticia en, 711
- eutrofización y, 709
- naturaleza de, 710
- redes alimenticias en, 712–713
- Ecosistemas costeros, 740
- Ecosistemas de agua dulce, 738–739
- Ectodermo, **354**, 355, **642**
- Ectotermos, 385, 623
- Edad
- piel y, 461
- visión y, 495
- Efecto de área, **705**, 705f
- Efecto de distancia, 705, 705f
- Efecto fundador, **268**
- Efecto invernadero, 717, 717f
- Efectos alostéricos, 82, 82f, 83
- Ejercicio, 532
- El Niño, **723**, 743
- Electroforesis, **224**, 225
- Electronegatividad, 27
- Electrones, **24**
- en la fotosíntesis, 98
- en pigmentos, 95
- intercambio, 27
- ionización, 27
- niveles de energía de, 26
- transferencia, 39f
- y enlace químico, 27–28
- Elefantiasis (Ver Filariasis linfática)
- Elemento, 24
- Elementos transponibles, 147
- Embarazo extrauterino, 641, 641f
- Embarazo, prevención de, 640
- Embriofita, 326, 327
- Emigración, 676, 677
- Emulsificación, 603
- Enanismo, 205t, 206f, 269f, 509
- Enanismo hipofisario, 509
- Encefalitis espongiforme bovina (BSE), 46
- Encéfalo, 482–483
- cerebro, 484–485
- crecimiento poblacional, 684–685
- emergencia de los modernos, 392–393
- emergencia de los primeros, 390–391
- esqueleto, 523
- evolución, 390–393
- modelo de reemplazo, 392, 393
- modelo multirregional, 392, 393
- sistema cardiovascular, 540–541
- sistema digestivo, 598–599
- sistema respiratorio, 584–585
- Endergónica, 78
- Endler, John, 682
- Endocitosis, **88**, 89, 137, 199, 315, 548
- Endodermis, 406f, **407**, 407f, 419
- Endodermo, **354**, 354f, 355, **642**, 642f
- Endoesqueleto, **378**, 379, **522**, 523
- Endogamia, 268, **269**, 669
- Endometrio, **634**, 634f, 635
- Endorfinas, **477**
- Endosimbiosis, 64, **290**–291, 312, 319, 693
- evidencia para, 143
- Endospermo, **336**, 337, 337f, **432**, 433, 434, 436, 436f
- Endospora, **305**
- Endotermos, **385**, **623**
- Energía, **6**, **76**, 77
- activación, 78, **79**, 79f
- ATP y, 79
- cinética, **76**, 77
- de la luz solar, 94–95
- de las grasas, 119
- de las proteínas, 119
- dispersión de, 76–77
- electromagnética, 94
- en ecosistemas, 710
- en la fotosíntesis, flujo de, 100
- en las moléculas de la vida, 78–79
- enlace, 78
- entropía y, 76
- flujo de una vía, 6, 76–77
- flujo de, 6f
- liberación, en las reacciones metabólicas, 83
- niveles, electrón, 26
- organismos y, 6–7
- para la contracción muscular, 531
- pirámide, 713
- potencial, 77
- verde, 93
- y termodinámica, 76–77
- Enfermedad celíaca, 606
- Enfermedad de Addison, 513
- Enfermedad de Alzheimer, 119, 233, 476
- Enfermedad de Chagas, 372
- Enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, 46
- Enfermedad de Crohn, 604
- Enfermedad de Grave, 573
- Enfermedad de Huntington, 205t, 206
- Enfermedad de las vacas locas, 42
- Enfermedad de Lyme, 304, 304f
- Enfermedad de Parkinson, 119, 476
- Enfermedad de Tay-Sachs, 205t, 207, 207f
- Enfermedad del corazón, 550–551
- Enfermedad del riñón, 622
- Enfermedad emergente, 300, 301
- Enfermedad endémica, 300, 301
- Enfermedad fusiforme del tubérculo de papa, 301
- Enfermedad inflamatoria de la pelvis (EIP), 641
- Enfermedad(es)
- emergente, **300**, 301
- endémica, **300**, 301
- pandémica, **300**, 301
- transmitida sexualmente (ETS), 300, 313, 313f, 519, 632, 640, 641, 641t
- vegetal, 301, 317, 343, 347, 349
- Enfermedades mitocondriales, 107, 119
- Enfermedades transmitidas sexualmente (ETS), 641
- Enfisema, 590
- Enfoque, 493
- Engelmann, Teodoro, 96
- Enlaces
- covalentes, **28**–29, 38, 38f, 39f, 39t, 40–41, 57, 76, 78, 140f, 147, 718
- iónicos, **28**, 29
- peptídicos, **44**, 45
- puentes de hidrógeno, **29**
- químicos, **27**
- Enlace iónico, **28**, 29
- Entropía, 76, 77
- Enzima(s), **39**
- como proteínas de membrana, 56t
- de restricción, **220**, 221
- función, 80–81
- metabolismo y, 82–83
- pH y, 81
- salinidad y, 81
- temperatura y, 81
- Enzimas de restricción, **220**, 221
- Eón arqueano, 246f
- Eón fanerozoico, 246f
- faringe, 584f, **585**, 598f
- Eón proterozoico, 246f
- Eosinófilo, **559**
- Epidemia, **300**, 301
- Epidermis
- animal, 355f, 358, **460**, 460f, 461, 490f, 561, 561f
- vegetal, 68f, 398, 399, **400**, 400f, 401t, 404, 419, 419f
- Epídídimo, **632**, 632f, 633
- Epífita, 330, **331**
- Epiglottis, 584f, **585**
- Epinefrina, 475f, 479, 485, 505f, 506t, 510t, 512
- Epistasia, **197**
- Epíteto específico, **10**, 11
- Equilibrio, sentido del, **497**
- Equilibrio agua-soluto, 616–617
- Equilibrio génico, 259, 260–261
- Equinodermos, **373**, 373f
- ER. Ver Retículo endoplásmico (ER)
- Era cenozoica, 246f
- Era mesozoica, 246f
- Era paleozoica, 246f
- Ergotismo, 349
- Erizos de mar, 373, 373f, 680, 681f
- Ernst Mayr, 11
- Erosión, suelo, 325, **417**, 417f, 570
- Error de muestreo, **16**, 17
- Escala geológica del tiempo, **246**–247, 246f
- Escápula, 523f
- Escarabajos, 371f, 372
- peloteros (estercoleros), 372f
- polinización por, 431
- Escherichia coli*. Ver *E. coli*
- Esclerénquima, **400**, 401t
- Esclerosis lateral amiotrófica (ELA), 533
- Esclerosis múltiple, 480–481, 573
- Escorpiones, 368, 368f
- Escurrimiento de nutrientes del suelo, **417**
- Esfinter, **600**
- Esguinces, 525
- “Eslabones perdidos”, 377
- Esófago, 363f, 585, 596, 596f, 598f, **599**
- Espacio sináptico, 474
- Especiación, **270**, 271, 275t
- Especiación alopátrica, **272**–273, 275t
- Especiación parapátrica, 275
- Especiación simpátrica, **274**–275
- Especies, **10**, 11
- anillo, 275
- clave, **702**, 703
- en taxonomía, 10
- endémicas, **748**, 749
- indicadoras, **703**
- interacciones, 702–703
- introducciones, 703
- nomenclatura de, 10
- pioneras, **700**, 701
- riqueza, **704**, 705
- Especie clave, **702**, 703
- Especie indicadora, **703**
- Especies amenazadas, 748, 749
- Especies en peligro, 748, 749, 748f, 749f
- Especies exóticas, 703, 703f, 741, 748
- Especies sobrecolectadas, 748
- Espectro
- electromagnético, 94, 94f

- de absorción, 96, 96f
- Espermatozoide, **182**  
formación de, 182, 633
- Espiroquetas, **305**
- Espojas, **357**
- Esporas, fúngicas, 343
- Esporofito, **182**, 318, 319, 433f, 434
- Esqueleto  
apendicular, **522**, 222f, 523  
axial, **522**, 222f, 523  
en animales, 522  
endoesqueleto, **378**, 379, 522, 523  
exoesqueleto, **367**, **522**, 523  
hidráulico, **358**, 359, 522, 523  
humano, 523
- Esquistosomiasis, 361
- Estadísticamente significativo, **17**
- Estambres, **336**, **430**, 431
- Estasis, **276**, 277
- Esterilidad híbrida, 271
- Esternón, 523f
- Esteroides, **43**
- Estigma, 430f
- Estilo, 430f
- Estimulantes, 477
- Estímulo, **490**, **658**  
comportamiento y, 658  
detección del, 490
- Estolones, 410
- Estoma, **326**
- Estómago, 598f, **599**, 600
- Estómata, **102**, 326, 404, 405, 422–423, 422f, 423f
- Estramenópilos, 317
- Estrellas marinas, 373, 373f, 702
- Estrés, 512–513
- Estrés por calor, 624
- Estríbo, 498f
- Estrógenos, 43f, 510t, **634**, 635
- Estroma, 65, 97
- Estromatolitos, **288**, 289
- Estructura, 47f, 128f
- Estructura de edad de las poblaciones, 674, **675**
- Estructura de la raíz, 407, 407f
- Estructura primaria, proteína, 44
- Estructuras análogas, **251**
- Estructuras homólogas, **250**, 251
- Estuario, **740**
- Etanol  
■ como biocombustible, 93  
■ metabolismo, 75, 89  
producto de fermentación, 116–117
- Etileno, 438t, **439**
- ETS. Ver Enfermedades transmitidas sexualmente (ETS)
- Eucarionte, **8**  
componentes de las células, 60t  
surgimiento de, 289
- Eugenesia, 232
- Euglenoide, 312, 312f, **313**, 313f
- Eutroficación, 709, 719
- Evans, Rhys, 232, 232f
- Evaporación, 30, **31**  
cohesión y, 31, 420  
y transpiración, 420
- Evolución, **240**, 241  
antecedentes de, 240–241  
cambios cromosómicos en, 211  
coevolución, **277**, 696–697  
comportamiento y, 669  
de amniotas, 384  
de la atmósfera, 108  
de la estructura animal, 451  
de las aves, 377  
de las ballenas, 244f  
de los cordados, 378–379  
de los organelos, 290–291  
de los patrones de ciclo de vida, 682–683  
de los predadores y presas, 696–697  
de los pulmones, 582–583  
de los sistemas nerviosos, 468–469  
del cerebro, 482  
del sistema circulatorio, 538–539  
del sistema inmune, 558  
desarrollo y, 647  
el oxígeno en, 288–289  
estructuras homólogas y, 250  
fósiles y, 239, 244–245  
humana, 390–393  
línea del tiempo de, 292f–293f  
macroevolución, 276–277  
microevolución, 259  
mutación y, 258–259  
primates, 388–389  
primeros descubrimientos en, 238–239  
selección natural y, 261  
similitudes en la apariencia y, 250–251  
temprana, 288–289
- Evolución de la presa, 696–697
- Exaptación, **276**, 277
- Exclusión competitiva, 694, 695
- Exergónica, **78**
- Exhalación, 586
- Excitosis, 88, 89, 315, 474, 474f, 548, 565f, 602f, 603
- Exoesqueleto, **367**, **522**, 523
- Exones, **141**, 152–153f, 153, 207
- Experimento, **13**
- Experimento de Miller-Urey, 285, 285f
- Experimentos de Hershey-Chase, 127, 127f, 135
- Expresión de genes homeóticos en, 154–155, 154f, 155f, 252, 252f
- Expresión génica, 138, **139**  
alelos y, 196  
controles sobre, 152–153, 152f, 154–159, 169  
en bacterias, 158–159, 228, 228f
- en cáncer, 170  
en las plantas, 437  
genes maestros y desarrollo, 154, 155, 157, 159, 252, 646–647  
selectiva, y diferenciación, 452, 646–647
- Éxtasis (droga), 467, 485
- Extinción masiva, **237**, 276
- Extinción(es), **276**, 277  
masiva, **237**, 276  
■ humana inducida, 3, 748–749
- Extremos pegajosos, 220, 220f
- F**
- Factor VIII, 209
- Factores de crecimiento, **169**
- Factores de transcripción, **152**, 153
- Factores dependientes de la densidad, **678**–679
- Factores independientes de la densidad, **679**
- Fagocitos, 559, 562
- Fagocitosis, **88**, 89, 562f, 564
- Falanges, 523f
- Falciforme, 205t  
célula falciforme, 146f, 147, 267, 267f
- Falla de San Andrés, 248, 248f
- Falla renal, 622
- Fémur, 523, 523f
- Fenilcetonuria (PKU), 205t, 214
- Fenotipo, **191**  
ambiente y, 198–199
- Fermentación, **109**, 116–117, 116f, 117f  
alcohólica, **116**, 116f, 117  
láctica, **116**–117, 117f, 304, 304f, 531, 531f
- Feromonas, **496**, **657**, 662
- Fertilidad cromosómica, 210–211  
tasa, 685
- Fertilización, **177**, 638–639
- Fertilización in vitro (FIV), 463, **629**
- Fertilización interna, 384, **631**  
doble, en angiospermas, 337f, **432**, 433f  
en animales, 630–631, 631f  
externa, **631**  
in vitro, 463, **629**  
meiosis y, 177, 182–183
- Fertilizante  
como contaminante, 321, 708f, 709, 718, 719  
efectos negativos en el suelo, 718  
la lombriz de tierra actúa como, 363
- Feto, **650**
- Fibra, 339
- Fibra de músculo esquelético, **528**
- Fibrilación auricular, 550
- Fibrilación ventricular, 550
- Fibrina, **545**
- Fibrosis quística (CF), 189, 197, 199, 205t
- Fíbula, 523f
- Fiebre, 563, 624
- Fiebre tifoidea, CFTR y, 199
- Fierro  
como cofactor, 81  
como mineral esencial, 609t  
como nutriente vegetal, 416t
- Fijación  
carbono, **101**  
nitrógeno, **304**, 305, **418**, 419, **718**
- Filamento intermedio, **66**
- Filariasis linfática, 366, 366f
- Filogenia, **278**–279
- Filtración glomerular, **620**, 620f, 621, 621f, 622
- Fisión binaria, **303**
- Fitocromos, **442**, 443
- Fitorremediación, 415, 425
- FIV. Ver Fertilización in vitro
- Flagelos  
bacterianos, **58**, 59  
eucariontes, 67
- Floema, **326**, 327, 400, **401**, 401t
- Flor, **336**, **430**, 431  
anatomía de, 430–431  
formación, 157  
fotoperiodo y, 442–443  
polinizadores y, 431
- Flora común, **304**, 305, **560**, 561
- Florecimiento algal, **311**, 321, 709, 709f
- Flujo génico, **269**
- Fluido gástrico, **600**
- Focos rojos, biodiversidad, 756, 757
- Folato, 608t
- Folículo(s),  
cabello, 460, 460f, 560  
ovárico, **635**, 635f
- Foraminíferos, 321f, **314**
- Formación de Acetil-CoA en respiración aerobia, 112, 113f
- Formación de la orina, 620–621
- Formación del coágulo, 545
- Fórmula de Hardy-Weinberg, 260
- Fórmula  
estructural, 28t  
química, 28t
- Fórmula estructural, 28t
- Fórmula química, 28t
- Fosfolípidos, 42f, **43**
- Fosforilación, 78, **79**  
a nivel sustrato, 110  
transporte de electrones, **98**, 114
- Fosforilación a nivel sustrato, 110
- Fosforilación acoplada a la cadena de transporte de electrones, **98**, 99f, 114, 114f, 115f

- Fósforo  
 como nutriente vegetal, 416t  
 en la dieta, 609t  
 en la eutrofización, 709
- Fósil(es), **239**, 239f, 244–245, 244f  
 de transición, 377  
 gliptodonte, 242f
- Fosilización, 244, 245f
- Fotoautótrofos, **108**, 109, 302
- Fotoheterótrofos, 302
- Fotólisis, **98**, 99
- Fotón, 95
- Fotoperiodo, **442**–443
- Fotorreceptores, **490**
- Fotorrespiración, **102**
- Fotosíntesis, **6**, **93**  
 ATP en, 98–99  
 autótrofos y, 93  
 captación de la luz para, 98  
 ecuación general, 97  
 en cloroplastos, 65, 97  
 evolución de, 108  
 flujo de energía en, 100, 100f  
 pigmentos en, 94–96  
 respiración aerobia y, 108, 108f
- Fotosistema(s), **98**–99, 99f, 100
- Fototropinas, 440
- Fototropismo, **440**, 441
- Fóvea, **494**
- Fragmentos de Okazaki, 131f
- Franklin, Rosalind, 128, 130, 130f
- Frecuencias alélicas, **259**
- Fruta, **336**, **434**–435
- Ftalatos, 517
- Fucoxantina, 322
- Fuentes renovables de energía, 103, 759
  - Fumador secundario, 579
  - Fumar, 579, 591
- G**
- Galactosemia, 205t
- Gameto, **177**, **182**  
 a la progenie, 182–183  
 cromosomas en, 180–181  
 formación, 182, 630–631  
 incompatibilidad, 271
- Gametofitos, **182**, **318**, 319, 433f
- Ganglio, **468**
- Ganso, 673, 687
- Ganso de Canadá, 672f, 673, 674, 675, 687
- Garganta, 584f, 598f
- Garrapatas, 368, 368f  
 como parásitos, 698, 698f  
 como vectores de enfermedades, 304, 305, 305f
- Gasterópodos, **364**, 364f, 365, 365f
- Gastrocnemio, 527f
- Gástrula, **642**, 643f, 645
- Gastrulación, 642, 634f, 645, 645f, 646, 649, 649f
- Gelsinger, Jesse, 232
- Gen *Bt*, 228–229, 269
- Gen *CFTR*, 189, 199
- Gen *Fto*, 595
- Gen *SRY*, 156–157  
 evolución de, 211, 211f
- Gen(es), **138**, 152f  
 aislamiento de, 222  
 cáncer y, 151  
 comportamiento y, 658–659  
 conversión de, a ARN, 138  
 dominante, 191  
 en bacterias, control de, 158–159  
 expresión de, 138, **139**, 152–153  
 homeótico, **154**–155, **647**  
*Hox*, 252  
 información en, 138–139  
 planos del cuerpo y, 155  
 transferencia horizontal de, **303**
- Generaciones, alternancia de, **318**, 319
- Género, **10**, 11
- Genes ABC en el desarrollo floral, 157, 157f
- Genes BRCA, 159, 170, 184
- Genes de punto de control, 169, 170
- Genes homeóticos, **154**–155, **647**
- Genes *Hox*, 252
- Genes maestros, **154**, 155, 157, 159, 252, 646–647
- Genoma, **222**  
 ARN como primer genoma, 287  
 comparaciones, 226, 297, 306, 353, 356, 366  
 humano, 225, 225f  
 mutaciones efecto en, 258–259, 300  
 viral, 299f, 301
- Genómica, **226**–227
- Genotipo, **191**
- Geográfico, 272
- Geotropismo, **440**, 441
- Germinación de la semilla, 436
- Germinación, **436**–437
- Gey, George, 163
- Gey, Margaret, 163
- Ghrelina, 611
- Giardiasis, 313
  - Giberelinas, **438**, 439
  - Gigantismo pituitario, 509, 509f
  - Gigantismo, 509
- Gimnospermas, 246, 327, 332, 332f, **334**–335, 335f
- Ginkgo, **334**, 335
- Glaciares, 244, 700f, 716, 717, 737, 755, 755f
- Glándula bulbo-uretral, 632f
- Glándula hipófisis, 505, 508–509
- Glándula de la próstata, 632f
- Glándula del timo, 505, 510t, **516**, 552f, 553
- Glándula pineal, 505, 510t, **516**
- Glándulas endocrinas, **453**
- Glándulas exocrinas, **453**, 514, 564t, 565, 599, 632f, 633
- Glándulas paratiroides, 505, 510t, 511
- Glándulas salivales, 598f, 599
- Glándulas sudoríparas, 460
- Glándulas suprarrenales, 505, 508, 510t, 512–513, 621
- Glándulas tiroideas, 505, 510t, **511**
- Glángios linfáticos, 552f, 553
- Glaucoma, 495
- Glifosato, 229
- Gliptodontes, 242
- Glóbulos blancos, 544f, **545**, 558–559, 559f
- Glóbulos rojos, **544**, 545
- Glomeromicetos, **345**
- Glomérulo, **619**, 619f
- Glotis, **585**, 585f
- Glucagón, 118, 510t, 514
- Glucocorticoides, 510t
- Glucógeno, 41, 118, almacenamiento en el hígado, 541, 605, 605f  
 como combustible para los músculos, 531, 531f  
 efectos hormonales en, 506, 507f, 510t
- Glucólisis, **109**, 110, 111f
- Glucoproteína, 45
- Glucosa, 40, 40f  
 como monómeros de polisacáridos, 40–41, 41f  
 fosforilación, 80f  
 metabolismo, 83f, 110–111, 115f, 116–117  
 modelos de, 38f  
 síntesis, en el ciclo de Calvin-Benson, 101
- Glúteo máximo, 527f
- Gnetofitas, **334**, 335
- Gónadas, **516**, **632**, 633
- Gondwana, **249**, 249f
- Gonorrea, 641, 641t
- Gorilas, 388t, 388f, 389f, 748, 749f
- Gradiente de concentración, **84**
- Gran Cañón, 246–247, 247f
- Granos de polen, 327, **332**, 333
- Granos de cereal, 338
- Grasa(s), **42**, 43
- Grasas *trans*, 37
- Griffith, Frederick, 126
- Gripe aviar, 300–301
- Grupo amino, 38t
- Grupo carbonilo, 38t
- Grupo de control, 13
- Grupo de ligamento, **195**
- Grupo experimental, **13**
- Grupo fosfato, 38t
- Grupo monofilético, **278**, 279
- Grupo *R*, 44
- Grupos funcionales, **38**–39
- Grupos hermanos, **278**, 279
- Guppis, 682–683
- Gusanos de arena, 362
- Gusanos terciopelo, 275
- Gusanos redondos, **366**
- Gusto, 496
- H**
- Hábitat, **692**
- Habitación, **661**
- Haz vascular, **402**, 403
- Halófilos extremos, **306**, 306f
- Hamilton, William, 668
- Haploide, 177
- Hayes, Tyrone, 502f, 503
- HDL, 45, 45f, 551, 579
- Heces, **604**
- HeLa, 163, 171  
 bastón, **494**  
 compuestos orgánicos y, 39–40  
 en los niveles de organización, 4  
 especializaciones de la superficie, 68–69  
 madre, **449**  
 membrana celular, 52  
 memoria, 566  
 movimientos en el desarrollo, 646  
 neuroglial, **468**, 469  
 origen de, 286–287  
 placa, **168**  
 señalización, uniones celulares y, 69  
 somática, 176  
 tamaño, 52–53  
 uniones, **69**  
 vida de, 164–165
- Helechos, 330
- Hemo, 81, 81f, 146f, 544, 588
- Hemocromatosis hereditaria (HH), 205t, 261
  - Hemofilia, 205t, 209
- Hemoglobina,  
 degradación por el hígado, 603  
 estructura, 45f, 588f  
 función, 44, 544, 580, 581, 588–589, 739  
 hierro como cofactor, 81, 81f, 545, 609  
 mutaciones en el gen para, 146, 146f
- Hemostasis, **545**
- Hepáticas, 329, 329f
- Hepatitis, 75, 572t
  - Herbicidas, 229, 439, 503
- Herbivoría, **697**
- Herencia, 6, 7  
 ADN y, 191  
 autosómico recesivo, 205t, 207  
 de cambios en el número de cromosomas, 212–213  
 de cambios estructurales en los cromosomas, 210–211  
 dominante autosómico, 205t, 206–207  
 en términos modernos, 191  
 Mendel y, 190



- trastornos de un solo gen, 205, 205*t*
- Hermafrodita, 357, **630**, 631
- Herpes genital, 641, 641*t*
  - Herpes labial ("fuego"), 300
- Herpes, virus, 300
- Hershey, Alfred, 127
- Heterocigotos, **191**
- Heterotermo, **623**
- Heterótrofos, **93**
- Hexocinasa, 80*f*, 110
- HH. Ver Hemocromatosis hereditaria (HH)
- Hibridación de ácidos nucleicos, **222**, 222*f*
- Híbrido, **191**
- Hidrocarburo, **38**, 39
- Hidrofílico, **30**
- Hidrógeno, como nutriente vegetal, 416*t*
- Hidrólisis, **39**
- Hidroxilo, 38*t*
- Hielo, estructura del, 31
- Hifa, **344**, 344*f*
- Hígado, 75, 598*f*, 605, 605*f*
- Hipercolesterolemia familiar, 205*t*
  - Hipertensión, 547
  - Hipertónico, **84**, 85
  - Hipocampo, 485
  - Hipocortisolismo, 513
  - Hipotálamo, **483**, 483*f*, 485, 505, 506*f*, **508**–509
  - Hipotermia, 625
  - Hipótesis, 12, 13
  - Hipótesis de la perturbación intermedia, **701**
  - Hipótesis de la Reina Roja, 175
  - Hipotiroidismo, 511
  - Hipotónico, **84**, 85
  - Histaminas, 571
  - Histonas, **124**, 125
  - Histoplasmosis, 349
  - Hoekstra, Liam, 521
  - Hojas, 404–405, 422–423
  - Homeostasis, 6, 7
  - Homínidos, **388**, 389, 390
  - *Homo erectus*, 390*f*, 391, 392, 392*f*
  - *Homo floresiensis*, 392, 392*f*, 393
  - *Homo habilis*, 391, 391*f*
  - *Homo sapiens*
    - dispersión, 393, 393*f*
    - modelos del origen, 392
  - Homocigoto, **191**
  - Hongos, **8**, **344**
    - ascas, **346**
    - basidios, 347
    - ciclos de vida, 344, 346
    - cigoto, **345**
    - como mutualistas, 348
    - como patógenos de humanos, 349
    - como patógenos vegetales, 343, 349
  - diversidad de, 344
  - esporas de, 343
  - estructura de, 344
  - toxinas en, 347
- Hooke, Robert, 53
- Horizontes del suelo, 416, 416*f*
- Hormigas, 370, 668, 668*f*, 691, 691*f*, 705
- Hormigas de fuego rojas importadas, 691, 705
- Hormona adrenocorticotrópica (ACTH), 508*t*, 512,
- Hormona antidiurética (ADH), 506–507, 508*t*, **621**
- Hormona de crecimiento, 508*t*, 509
- Hormona estimulante de la tiroides, 508*t*, 511
- Hormona estimulante del folículo (FSH), 506, 508*t*, 509, 516, 516*f*
- efectos en las hembras, 636–637, 636*f*
  - efectos en los machos, 633
- Hormona liberadora de gonadotropina, 516, 633
- Hormona luteinizante, 508*t*, 509, 516, 633, 636
- Hormona paratiroidea, 510*t*, 511, 621
- Hormona tiroidea, 510*t*, 511
- Hormona(s), **438**, 439, 504
- acción de, 506–507
  - animal, **504**
  - ciclo menstrual y, 636–637
  - descubrimiento de, 504
  - en plantas, 438–439, 438*t*
  - esteroides, **506**, 507
  - formación de orina y, 621
  - inhibición, **508**, 509
  - invertebrados, 517
  - liberación, **508**, 509
  - masa muscular y, 521
  - peptídicas, 507*f*
  - placenta y, 652
  - receptores, 506–507
- Hormonas de invertebrados, 517
- Hormonas inhibitorias, **508**, 509
- Hormonas liberadoras, **508**, 509
- Hormonas pancreáticas, 514
- Hot spot* o mancha ardiente, 756
- Huella ecológica, 687, 687*t*
- Hueso(s)
- compacto, **524**, 524*f*, 525
  - craneal, 523*f*
  - en las articulaciones, 525
  - esponjoso, **524**, 525
  - estructura del, 524
  - extremidad inferior, 523*f*
  - facial, 523*f*
  - formación del, 524–525
  - función del, 524
  - remodelación del, 524–525
- Huevos de amniotas, **384**, 384*f*, 385*f*
- Humano, **391**
- Humedal costero, 740
- lisogénica, **298**, 299
  - lítica, **298**, 299
  - metabólica, **82**, 83
  - no cíclica, 98
- Húmero, 523*f*
- Humus, **416**, 417
- Huso
- en la división celular, **166**, 178–179
  - muscular, 450
- I**
- Imagen de difracción de rayos X, 130*f*
- Impacto(s) de asteroides, 237, 246*f*, 253, 255, 295, 384
- Impronta, **660**, 661
- Inactivación del cromosoma X, **156**, 157
- Incompatibilidad, gametos, 271
- Inducción embrionaria, **646**
- Infección por estafilococos, 305, 306*f*
- Infecciones por clamidias, 305, 641, 641*t*
  - Inflamación, **562**–563
  - Influenza, 300–301
  - Influenza porcina, 301
  - Ingeniería genética, 228–233, 229*f*, 415, 509
  - Ingraham, Holly, 503
  - Inhibición por retroalimentación, **82**, 83
  - Iniciador, ADN, 222, **223**
  - Inmigración, 676, 677
  - Inmunidad, **558**, 559
  - Inmunidad adaptativa, **558**, 559, 564–565, 566–567
  - Inmunidad natural, **558**, 559, 562–563
  - Inmunización, 572, 572*t*
  - Inmunodeficiencia, 573
  - Insecto(s), **370**, 371
    - abundancia, 370
    - características de, 370
    - como competidores de los cultivos económicos, 372
    - como fuente alimenticia, 372
    - como vectores de enfermedades, 372
    - desarrollo, 370
    - diversidad, 370, 371, 371*f*
    - servicios ecológicos de, 372
    - sociales, 668
  - Instinto, **660**–661
  - Insuficiencia suprarrenal, 513
  - Insulina, 228, 505*f*, 506*t*, 510*t*, 514, 514*f*
  - Integración sináptica, **475**
  - Interacciones competitivas, 694–695
  - Interacciones neuroendócrinas, 504
- Intercambio a contracorriente, 582, 582*f*, 583
- Intercambio capilar, 548, 548*f*
- Intercambio de gases, 580, 588–589
- Intercambio electrónico, 27
- Interfase, **164**, 164*f*, 165, 166*f*
- Intermediario, en rutas metabólicas, 82
- Interneuronas, 457, **468**, 469, 470, 470, 475, 475*f*
- Intestino
- delgado, 598*f*, **599**, 601, 602–603
  - grueso, 598*f*, **599**, 604
- Intolerancia a la lactosa, 159, 603
  - Intoxicación
    - alimentos, 51, 61, 71, 304, 533
    - mercurio, 23
  - Intoxicación por alimento
    - bacteriana, 51, 304
    - brevetoxina, 311
    - setas, 344
  - Intoxicación por monóxido de carbono, 589
- Intrones, **141**, 141*f*, 207, 287, 517
- Inversión, **210**, 210*f*, 211
- Invertebrados, **353**
- Inviabilidad híbrida, 271
- Ion, 27
- Ionización, 27
- Iris (del ojo), **492**, 493
- Isotónico, **84**, 85
- Isótopos, 24, 25
- J**
- Jasmonatos, 439, 444
- Jenner, Edward, 572
- Jeon, Kwang, 291
- Jerarquía de predominio, **666**, 667
- Juncos, 330
- K**
- Kettlewell, H. B., 262
- Klein, David, 679
- Krebs, Hans, 113*f*
- Kril, 369, 369*f*
- L**
- La Niña, **723**
- Labor de parto, **653**
- Lacks, Henrietta, 163, 171
- Lactancia, **653**
- Lagartos, 385, 385*f*
- Lagos, 738
- Lamarck, Jean Baptiste, 240
- Lampreas, 379*f*, **380**, 380*f*, 381, 698
- Lancetas, 378, 379, 379*f*
- Langostas, 369, 369*f*, 661, 661*f*
- Laringe, 584*f*, **585**
- Larva, **357**
- Latencia, **432**, 433, 436–437
- LDL, 45, 551

- Leguminosas, 338  
 como alimento humano, 338  
 mutualismo con bacterias, 304, 418, 418f, 693
- Lek, **664**, 665
- Lémures, 19f, 388t, 388f
- Lentes, **492**, 493
- Leptina, 595, 611
- Leucemia, 205t, 545
  - Leucemia mieloide crónica (LMC), 205t
- Leucocito. Ver Glóbulo blanco
- Levene, Phoebus, 128
- Ley(es) de la naturaleza, 18, 19  
 distribución independiente, de Mendel, **194**, 195  
 segregación, mendeliana, 192–**193**  
 termodinámica, 76
- Licopodios, 312f, 330, 330f, 332, 332f, 333f
- Liebre, patas blancas, color de pelaje estacional, 198
- Ligados a X, 205t, 208–209
- Ligamentos, 454, **525**, 525f
- Ligasa, ADN, **131**
- Lignina, **68–69**, **326**, 327
- Límite K-T, 237, 255, 249f, 253
- Límites, de la ciencia, 18–19
- Linaje, **240**, 241
- Linfa, **552**, 553
- Linfoma de Burkitt, translocación y, 210
- Linnaeus, Carolus, 10
- Linneo, clasificación de, 10t
- Lípidos, **42**, 43  
 en la membrana celular, 56–57
- Lipoproteína(s), 45, 88f, 219
- Líquenes, **348**, 348f
- Líquido  
 extracelular, 450, **451**  
 intersticial, **450**, 451
- Líquido amniótico, 652f, 653
- Líquido cefalorraquídeo, **480**, 481, 483
- Líquido extacelular (ECF), **450**, 451
- Líquido intersticial, **450**, 451, 616, 616f
- Lisosoma, 60t, **63**, 70f
- Lisozima, 561
- Lluvia ácida, 32f, 33, 33f, 718, 751, 751f
  - Lobotomía, 484
- Localización citoplásmica, **644**
- Locus, **191**
- Lombriz de tierra, 355, 362–363, 363f, 468f, 492, 538f, 581, 616f
- Longitud de onda, 54, **94**, 94f, 95  
 fotosíntesis y, 96
- LSD, 347, 477
- Luft, Rolf, 107
- Luz  
 captación, en la fotosíntesis, 98  
 clorofilas y, 94–95  
 como fuente de energía, 94–95, 100  
 propiedades de, 94  
 ultravioleta, 94  
 visible, 94
- Luz solar  
 color de la piel y, 203  
 como fuente de energía, 94–95  
 piel y, 461
- Luz ultravioleta, 94, 94f,  
 como mutágeno, 147  
 efecto protector de la capa de ozono, 289  
 y evolución del color de la piel, 203, 461
- Luz visible, 94
- Lyell, Charles, 240, 241, 243
- M**  
 Maathai, Wangari, 325
- Macroevolución, 276–277
- Macrófago, **559**, 562f, 563f, 565f, 567, 567f
- Madera, 339, 397, 397f, **408**, 409, 409f, 411, 411f
- Mal de altura, 589
- Mal del sueño, 372
- Malaria, 267, 316, 372
- Malthus, Thomas, 242
- Mamífero(s), **387**  
 características, 387  
 linajes, 387  
 placentarios, **387**  
 regulación de la temperatura, 624–625
- Manada egoísta, **666**
- Maniobra de Heimlich, 586, 587
- Marcador, 24, **25**, 54, 127, 222, 224
- Marcadores MHC, **564**, 565
- Marco, 146
- “Mareas rojas”, 311
  - Marihuana  
 como cultivo, 338f, 339  
 efectos en la salud por fumar, 591
- Mariposa morpho azul,  
 coevolución en, 277
- Markov, Georgi, 137
- Marsupiales, **387**
- Marte, 283
- Mastocito, **559**
- Materia gris, **480**, 480f, 481f,
- Matorrales, 733
- Matorrales secos, 733
- Matriz extracelular (MEC), **68**
- McCarty, Maclyn, 126
- McCullough, Frankie, 557
- MDMA. Ver Éxtasis
- Mecanorreceptores, **490**
- Médula en el sistema linfático, 552f  
 amarilla, **524**, 525  
 roja, **524**, 525
- Médula espinal, 480–481
- Médula oblonga, **482**, 483
- Médula ósea, **524**, 525, 552f
- Médula ósea amarilla, 524, 525
- Médula suprarrenal, 505f, **512**, 513
- Medusa, 358–359
- Megasporas, **332**, 333, 333f, 335f, 337, 337f, **432**, 433
- Meiosis, **176–177**  
 fertilización y, 182–183  
 mitosis y, 184  
 proceso de, 178–179, 178f, 179f  
 reproducción sexual y, 176–177
- Melanina(s)  
 deposición en el pelaje, 197  
 en el iris del humano, 198, 492  
 en la piel humana, 203, 460–461  
 y albinismo, 207
- Melanocitos, 203, 460
- Melatonina, 510t, 516
- Membrana(s)  
 basal, 69f, 452, 452f, 453, 546, 546f, 588, 588f  
 celular, **52**, 53, 56–57, 70f  
 extraembrionarias, 648–649  
 nuclear, 61  
 origen de, 286–287  
 plasmática, 52, 53, 56–57, 70f  
 pleural, 584f  
 proteínas, 56–57, 57f  
 receptores, 506  
 respiratorias, **588**, 589  
 tilacoide, 65, **97**, 98, 98f
- Memoria, 485
- Memoria celular, **566**
- Mendel, Gregor, 190
- Mendeleiev, Dmitry, 24f
- Meninges, **480–481**
- Menopausia, 637
- Menstruación, 636, 637, 637f
- Mercurio  
 ■ envenenamiento, 23  
 ■ polución, 23, 33, 747
- Meristemo, 398, **399**, 408, 409
- Meristemo lateral, **408**, 409
- Mesodermo, **354**, 355, **642**
- Mesófilo, 400, **401**, 405
- Metabolismo, **39**  
 controles sobre, 82–83  
 de los alimentos, 118–119, 118f  
 del alcohol, 75, 89  
 enzimas y, 82–83  
 ■ etanol 75, 89  
 origen del, 286
- Metabolito, secundario, **339**
- Metafase  
 en la meiosis, 179  
 en la mitosis, 166, 167
- Metahemoglobinemia hereditaria, 205t
- Metamorfosis, **367**  
 incompleta, 370, 379f  
 insectos, 370–371, 370f,
- ranas, 378f  
 tunicados, 378
- Metano, 306
- Metanógenos, **306**
- Metástasis, 170, 171
- Metilo, 38t
- Método científico, 12–13, 12f, 13
- Mezcla, **27**
- Micelio, **344**, 344f
- Micorrizas, **348**, 348f, **418**, 418f, 419
- Microevolución, **259**
- Microfilamentos, **66**
- Micrografías, tipos de, 55
- Microscopio de contraste de fases, 54
- Microscopio de fluorescencia, 54
- Microscopio electrónico de transmisión (MET), 54f
- Microscopio óptico compuesto, 54f
- Microscopios, 54–55, 54f
- Microsporas, **332**, 333, 432, 433
- Microtúbulos, **66**
- Microvellos, **452**, 453, **601**, 601f
- Mieleros, hawaianos, 273, 273f, 276, 279–279, 279f, 386
- Mielina, **478**, 478f, 479
- Miembro del vaso, 400, **401**
- Miescher, Johannes, 126
- Migración, 673, 677
- Milenrama, efectos ambientales en el fenotipo, 199, 199f
- Miller, Stanley, 285
- Mimetismo, **696–697**, 697f
- Minerales, 608–609, **609**
- Minería, efectos ecológicos de, 758, 758f
- Miofibrillas, **528**
- Miosina, 528–529, 528f, 529f
- Miostatina, 521, 533
- Mitocondria, 64, 65, 70f, 112f
- Mitosis, 162f, **164–167**, 167f, 184
- Mixobacterias, 304
- Modelo de ajuste inducido, **80–81**
- Modelo de capas, 26, 27, 28t
- Modelo de equilibrio de la biogeografía de islas, **704–705**
- Modelo de filamento deslizante, 528
- Modelo de transición demográfica, **686**, 687
- Modelo del reemplazo, **392–393**
- Modelo estructural, 28t
- Modelo molecular, **13**, 28, 38
- Modelo multirregional, **392**, 393
- Mohos de agua, 312f, **317**, 317f
- Mohos mucilaginosos, 320
- Mohos mucilaginosos celulares, 320, 320f
- Mohos mucilaginosos plasmiales, **320**, 320f
- Molécula(s), **4**, **27**

- desplazamiento de, 84–85  
 en los niveles de organización, 4  
 intercambio de electrones y, 27  
 representaciones de, 28t
- Moléculas de señalización  
 en el sistema endocrino en  
 plantas, 438–439  
 vertebrados, 504
- Moléculas de señalización local,  
**504**
- Moluscos, **364**–365
- Monocotiledóneas, **336**, 399
- Monómero, **39**
- Monosacárido, 40
- Monosomía, 212
- Monotremas, **387**
- Montañas Foja, 2f, 3, 16
- Montañas marinas, **742**, 742f
- Monzones, **727**
- Morfógenos, **646**, 647
- Morfología comparada, 239
- Mosaico fluido, **56**, 57
- Moscas, 370, 371f  
 como vectores de  
 enfermedades, 372  
 mosca de la fruta, 372, 372f  
 vuelo de, 522
- Mosquitos, 300, 316, 316f, 366,  
 372, 372f
- Movimiento “Green Belt”  
 (Cinturón verde), 325, 325f
  - Muda, **366**, 517
  - Muerte repentina de los robles,  
 317
- Muestreo  
 de marcado y recaptura, **674**  
 en cuadrantes, **674**
- Muestreo de vello coriónico  
 (CVS), 215
- cromátidas, hermanas, **124**, 125
- Mullis, Karl, 304
- Músculo(s)  
 cardiaco, **456**  
 contracción de, 528–529,  
 530–531  
 esquelético, **456**, 526  
 estructura, 528  
 fibras, 117, 117f, 528, 531  
 función del, 526  
 intercostales, 584f, 585, 586  
 liso, **456**  
 miostatina y, 521, 533  
 salud y, 532–533  
 tensión, **530**–531
- Musgos, 326, 327f, 328f, **329**,  
 700, 704
- Mutación, 131  
 ambiente y, 147  
 cáncer y, 151  
 causas de, 147  
 espontánea, 147  
 evolución y, 258–259  
 letal, 258, 259  
 neutral, **258**–259  
 por inserción, **146**–147
- productos proteicos de,  
 146–147  
 radiación y, 147  
 tasa, en humanos, 258
- Mutualismo, **348**, **693**
- N**
- Nacimiento, 653
- Nacimientos múltiples, 629
- Naturalistas, **238**, 239
- Nautilus, 365, 365f
- Nefronas, **618**–619, 619f
- Nematocistos, **358**, 359f, 359
- Neoplasma o neoplasia, **169**,  
 169f, 170–171, 170f, 171f
- Neoplasmas o neoplasias  
 malignos, 170
- Nervio, **468**, 469
- Neumonía, 590
- Neurofibromatosis, 191f, 205t
- Neuroglial, 457, **468**, 469
- Neuronas, **457**, **468**, 469  
 como comunicadoras, 470  
 interneuronas, 468, 469  
 motoras, **468**, 469, 533  
 parasimpáticas, **479**  
 sensoriales, **468**, 469, 490  
 simpáticas, **479**
- Neurotransmisor, **474**, 474t, 475
- Neutrófilo, **559**
- Neutrón, **24**
- Nicho ecológico, **694**, 695
- Nitrificación, 717f, **718**
- Nitrógeno, como nutriente  
 vegetal, 416t
- Nivel trófico, **711**
- Niveles de energía, 26–27
- Niveles de organización de la  
 vida, 4–5, 450
- No disyunción, **212**, 212f, 213, 274
- Nodo auriculoventricular (AV),  
**543**
- Nodo senoauricular, **543**
- Nódulos radicales, **418**, 418f,  
 419
- Nombre científico, 10
- Nombre químico, 28t
- Nomenclatura, de especies, 10
- Norepinefrina, 510t
- Notocorda, **378**, 378f, 379
- Novedad evolutiva, **276**, 277
- Núcleo (atómico), **24**
- Núcleo (celular), **8**, **52**, 53,  
 60–61, 60f, 61f, 70f  
 ADN en, 52  
 división de, 166–167, 176–177  
 en eucariontes, 60t  
 origen de, 290
- Nucleoide, **59**, **302**
- Nucleólo, **61**
- Nucleoplasma, **61**
- Nucleosoma, **124**, 125
- Nucleótido(s), **47**, 128
- Número  
 atómico, **24**  
 cromosómico, **124**, 125, 212–213  
 de masa, 24, **25**
- Nutrición, 606–607
- Nutriente(s), **6**  
 ciclamiento de, 6, 710  
 vegetales, 416, 416t  
 organismos y, 6–7
- O**
- Obesidad, 595, 610–611
- Océano, 742–743
- Oído, 498, 498f, 498f  
 externo, **498**, 499  
 interno, **498**, 499  
 medio, **498**, 499
- Ojos  
 compuestos, **492**, 492f, 493  
 de cámara, **492**, 492f, 493  
 de humanos, **492**–494, 493f
- Olduvai Garganta de, en  
 Tanzania, 391
- Olestra, 14
- Olfato, 496
- Oligosacárido, 40
- OG. Ver Organismo  
 genéticamente modificado  
 (OG)
- Oncogén, **170**
- Operadores, 158, 159
- Operón, 158–159
- Operón de lactosa, 158–159, 158f
- Organelo(s), **52**, 53, 60–65, 67  
 eucarionte, 60, 60t  
 evolución de, 290–291
- Orgánico, **38**, 39
- Organismo, 4, 5  
 ADN y, 7–10  
 cambio y, 7  
 energía y, 6–7  
 modificado genéticamente,  
 228–229, 231  
 nutrientes y, 6–7  
 transgénicos, **228**, 230–231
- Organismo genéticamente  
 modificado (GM), 415, 228,  
 233, 228f, 229f, 230f, 231f,  
 575, 533
- Organismo transgénico, **228**–231
- Órgano(s), 4, 5, 458–459  
 de las cavidades corporales,  
 458  
 del equilibrio, **497**  
 desarrollo de, 649  
 en los niveles de organización, 4
- Órgano de Corti, 498, 499f
- Órgano vomeronasal, **496**
- Orgel, Leslie, 287
- Origen  
 de animales, 356  
 de bacterias, 288  
 de la membrana celular,  
 286–287  
 de la Tierra, 284  
 de la vida, 285–286  
 de las células, 286–287
- del genoma, 287  
 del metabolismo, 286  
 del núcleo, 290
- Orina, 615, **617**
- Ósmosis, **85**
- Osos polares, 747, 747f
- Osteoporosis, 525, 525f
- Ovario (humano), 505f, 510t,  
 516, **634**, 634f, 635
- Ovario (plantas), **336**, 430f, **431**
- Oviducto, **634**, 635
- Ovocitos, **634**, 635
- Ovulación, **635**
- Óvulo, 332, 333, **431**
- Oxígeno  
 almacenamiento, 588  
 como aceptor de electrones,  
 114, 114f  
 como producto de la fotólisis,  
**98**, 99f  
 disuelto, 739  
 efectos del incremento en,  
 288–289  
 transporte, 588
- Oxihemoglobina, **588**, 589
- Oxitocina, 506t, 508, 508t, 509f,  
 638, 653, 659
- Oxiuros, 366
- P**
- Paloma migratoria, extinción  
 de, 748
- PAMP, 558t
- Pancreas, 505f, **514**, 598f
- Pancreatitis, 603
- Panda, 748, 748f
- Pandemia, **300**, 301
- Pangea, 246f, **248**, 249
- Parabasálidos, 312f, 313
- Paramecium*, 315, 315f, 694,  
 695f
- Parasitismo, **698**–699
- Parasitismo de cría, 698–699
- Parasitoides, **698**, 699
- Pared celular, **58**, 72t  
 de algas, 317, 318, 319  
 de arquea, 58  
 de bacterias, **58**–59, 302, 302f,  
 304, 306  
 fúngica, 344  
 vegetal, 68, 68f, 70f
- Pared primaria, **68**, 69
- Parénquima, **400**, 401t
- Pares de bases, 129
- Paro cardíaco, 537, 553
  - Paro cardíaco repentino, 537
- Partes del cuerpo, 155, 354–355
- Patógenos, **300**, 301
- Patrón de acción permanente,  
**660**, 661
- Patrón de formación, **155**, **647**
- Patrón de herencia autosómica  
 dominante, 205t, 206–207
- Patrón de herencia autosómica  
 recesiva, 205t, 207



- Patrón de herencia dominante ligada a X, 205*t*
- Patrón de herencia recesiva ligada a X, 205*t*
- Patrones biogeográficos, 704–705
- Patrones de ciclo de vida, **680**–681, 682–683
- Patrones de circulación del aire, 724–725, 725*f*
- Patrones de herencia ligada a X, 208–209
- Patrones de islas, 704–705
- Patrones de viento, 725, 725*f*
- Patrones de viento de superficie, 725
- PCR. Ver Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)
- Peces bruja, 379*f*, **380**, 381, 381*f*
- Peces cartilaginosos, 379*f*, **380**–381
- Peces con aletas radiadas, 381
- Peces mandibulados, 380–381
- Peces óseos, **381**, 381*f*
- Película, **313**
- Pelos radicales, 406*f*, **407**, 418, 418*f*
- Pene, **632**, 632*f*, 633
- Penicilina, 346
- Pensamiento crítico, **12**, 13
- Pepinos marinos, 373, 373*f*
- Péptido natriurético auricular (PNA), 621
- Percebes, 369
- Percepción, **490**
- Pérdida auditivas, 499, 501
- Perfil, ADN, 226–**227**
- Peridermo, 401*t*
- Periodo Cámbrico, 246*f*
- Periodo Carbonífero, 246*f*, 332, 332*f*, 333, 333*f*, 384
- Periodo Cretácico, 246*f*, 384, 385
- Periodo Cuaternario, 246*f*
- Periodo Devónico, 246*f*, 382
- Periodo Jurásico, 246*f*, 332*f*, 384*f*
- Periodo Ordovícico, 246*f*, 332, 332*f*
- Periodo Pérmico, 246*f*
- Periodo Silúrico, 246*f*
- Periodo Triásico, 246*f*
- Peristalsis, **599**
- Permafrost, **737**
- Permeabilidad selectiva, 84, 84*f*
- Peroxisoma, 60*t*, **63**
- Perros, color del pelaje en, 197, 197*f*
- Perturbación, adaptación a, 702–703
- Perturbadores endócrinos, 503, 517
  - Peso corporal, saludable, 610–611
  - Pesticidas control biológico como alternativa, 699
- Pez, peces, 380–381
- aletas de espinas, **381**, 381*f*
- aletas lobuladas, 379*f*, **381**, 381*f*
- anatomía, 381*f*
- cartilaginoso, **380**, 380*f*
- cerebro, 482*f*
- como ancestros de anfibios, 382
- equilibrio líquido-soluto, 617, 617*f*
- esqueleto, 382*f*, 522, 524
- estrella. Ver Estrella marina
- evolución, 379, 379*f*
- óseo, **381**, 381*f*
- órgano respiratorio, 582, 582*f*
- plateado, 370, 371*f*
- reproducción, 630, 630*f*, 631, 631*f*
- sin mandíbula, 380
- sistema circulatorio, 538, 539*f*
- PGA (fosfoglicerato), 101, 110
- enzimas y, 81
- escala, 32*f*
- pH, **32**
- Pie de atleta, 349, 349*f*
- Piel, 460–461, 561
- Piel cultivada, 461
- Pigmento(s), **94**–95
- accesorios, 95, 98
- bilirrubina, 603
- como trazadores, 224*f*
- en corales, 741*f*
- en las vitaminas, 608–609
- en los óvulos de anfibios, 644
- fitocromos, 442
- fotosintéticos, **94**–95, 98, 305, 317, 318
- fototropinas, 440
- melanina(s), 197, 198, 203, 207, 460–461, 492
- respiratorios, 580, 581
- visuales, 492, 494
- Pili (pilus), **58**, 59, **302**
- Pinzón de panza negra, 265, 265*f*
- Piojo, 370, 371*f*, 372
- Pirámides ecológicas, 713, 713*f*
- Piruvato, **109**, 110, 110*f*
- Piruvato cinasa, 82*f*
- Piven, Jeremy, 23
- PKU. Ver Fenilcetonuria (PKU)
- Placa
    - aterosclerótica, 550–551, 550*f*
    - dental, **560**, 560*f*, 561
- Placa, celular, **168**
- Placas de Ishihara, 208*f*
- Placenta, **631**, 649, 652*f*
- Placozoarios, **356**, 356*f*
- Planarias, **360**, 361
- Plancton, **314**
- Planta(s), **8**
- conexión de, 319
- reloj biológico en, 442
- reproducción asexual en, 435
- tendencias adaptativas entre las, 326–327
- Plantas C3, **102**, 338, 729
- Plantas C4, **102**, 338, 729
- Plantas CAM, **102**, 731, 731*f*
- Plantas de chícharo o guisante, Mendel y, 190, 190*f*, 192–193, 193*t*, 194–195
- Plantas diseñadas, 228–229
- Plantas vasculares, 326
- historia de, 332–333
- sin semilla, **330**–331
- Plaquetas, 455, 455*f*, 544*f*, **545**
- Plasma, **450**, 451, **544**, 545
- Plásmido Ti, ingeniería genética, 228, 229*f*, 425
- Plásmidos, **58**, 59, **220**, 221, **303**
- como vectores de clonación, 220
- en bacterias, 58
- en la reproducción bacteriana, 303
- Plasmodesmos, 68*f*, **69**, 70*f*, 319, 419
- Plástido, **65**
- Pleiotrópico, **197**
- PMS. Ver Síndrome premenstrual (SPM)
- PNA. Ver péptido natriurético auricular (PNA)
- Población(es), 4, 5, **258**, 259, **673**
- crecimiento exponencial de, 676–**677**
- datos demográficos, 674–675
- densidad, **674**
- distribución, **674**
- factores limitantes en, 678–679
- humana, crecimiento en, 684–685
- límites del crecimiento de, 678–679
- migración de, 673
- tamaño, **674**, 676–677
- variaciones en, 258
- Polaridad, 29, 30
- y grupos funcionales, 39
- Polidactilia, 204*f*, 205*t*
- Polilla pinta, 262
- Polimerasa, 130
- como molde, 130–131, 140, 223, 224
- en SCNT, 132–133
- estructura de, 128–129
- inicial, 223
- perfil, 226–**227**
- prueba, personal, 219, 233
- recombinante, 220
- reparación, 130–**131**
- repeticiones cortas en tándem, **227**
- replicación, **130**–131
- secuencia, 129, **130**, 131, 226
- secuenciación, **224**–225
- sonda, **222**
- transcripción, **138**, 140–141
- verificación de errores, 131
- Polímero, **39**
- Polimorfismo balanceado, 266, **267**
- Polimorfismo de un solo nucleótido (SNP), 219, 233
- Polinización, **332**–333, **432**, 433
- Polinizadores, **336**, 428*f*, **429**, 431, 431*f*, 445
- Polio, 163, 533, 572*t*
- Polipéptido, **44**, 45
- Poliploide (día), **212**, 213, 435
- Pólipos del colon, 604, 604*f*
- Polisacárido, 40
- Pool genético (Ver Acervo génico), **259**
- Poro nuclear, 61, 61*f*
- Potenciadores, 152, 153
- Potencial biótico, **677**
- Potencial de acción, **471**–473, 471*f*, 472–473*f*, 490, 490*f*
- Potencial de reposo, **471**
- Potencial umbral, **472**, 473
- Potenciales de membrana, **471**
- Praderas, **732**
- Praderas templadas, 732
- Precipitación pluvial, 724–725
- Predicción, **12**, 13
- Premio Nobel, 130, 255, 304, 325
- Presión diastólica, **547**
- Presión osmótica, **85**
- Presión parcial, **588**, 589
- Presión sanguínea, **547**
- osmótica, **85**
- Presión sistólica, **547**
- Primates, **388**–391
- Primera ley de la termodinámica, **76**
- Prión, **46**
- Probabilidad, 16–**17**
- Procesamiento alternativo, **141**
- Procesamiento de antígeno, 565, 565*f*
- Producción de calor para no tiritar, **625**
- Producción primaria, **710**
- Producto, de una reacción química, **78**
- Productor, **6**
- en el flujo de energía, 6*f*
- Productor primario, **710**
- Profase
- en meiosis, 178, 179, 180
- en mitosis, **166**, 167
- Progeria, 205*t*, 206*f*, 207
- Progeria Hutchinson–Gilford, 206*f*, 207
- Progesterona, 510*t*, **634**, 635
- Prolactina, 508*t*, 509, 653
- Promotor, **140**, 141
- Propagación por cultivo de tejidos, **435**
- Propiedad emergente, **4**
- Proteína(s), **44**, 45
- absorción de, 602
- de adhesión, **56**, 56*t*, 57, 170, 320, 646*f*
- construyendo, 44

- de ARN a, 144–145  
de reconocimiento, **56–57**, 56*t*  
desnaturalización de, 46  
digestión de, 602  
diversidad de, 44  
en la dieta, 607  
en las mutaciones, 146–147  
energía de, 119  
estructura, 44–46  
membrana, 56–57, 57*f*  
motoras, **66**, 73  
receptoras, 56–**57**, 56*t*, 57  
respiratorias, **580**  
síntesis, 44, 144–145  
transporte, 56*t*, **57**, 86–87
- Proteínas de transporte, **57**  
en células endodérmicas de la raíz, 419  
en el mantenimiento de la barrera hematoencefálica, 482  
en la respiración aerobia, 110, 114  
en potenciales de membrana, 471  
en transporte activo y pasivo, 86–87
- y el color de la piel, 203
- Proteobacterias, **304**, 305  
Protista(s), **8**, 52*f*, **311**  
con concha mineral, 314  
flagelados, 313  
linajes, 312  
reproducción, 312
- Protocélulas, **286**, 287
- Protocolo de Montreal, 754
- Protón, **24**
- Proto-oncogén(es), **170**, 210, 232
- Protostomados, **355**  
Protozoarios flagelados, **313**  
gusanos planos, **360–361**
- Proyecto del genoma humano, 225
  - Prueba de ADN personal, Análisis personalizado de ADN, 219, 233
  - Prueba de orina, 615, 625, 627
  - Prueba de Papanicolaou, 557
  - Prueba individual de ADN, 219, 233
- Pseudoceloma, **355**  
Psilocibina, 347  
Pubertad, 516, **632**, 633, 637  
Puente de Varolio, **482**, 483  
Puentes de hidrógeno, **29**, 40, 41, 41*f*, 44, 45*f*, 46, 47  
Pulgas, 370  
Pulmón(es), **582**  
aves, 583, 583*f*  
enfermedades y trastornos, 590  
evolución de, 451, 582–583  
humanos, 584*f*, 585  
ranas, 583, 583*f*  
variación y, 180–181  
volumen, 586–587, 587*f*  
Pulpos, 365
- Pulso, **546**  
Punto caliente (foco rojo), volcánico, 248, 248*f*  
Pupila, **492**, 493
- Q**  
Quade, Jay, 283*f*  
Quelicerados, **368**  
Queratina, 45, 45*f*, 349, 380, 384, 385, 386, 453, 453*f*  
Quimiheterótrofos, 302, 304  
Quimiorreceptores, **490**, 587  
Quimiotótrofos, 302, 743,  
Quimo, **600**  
Quitina, 41, 41*f*, 68, 344, 362, 364, 367, 581, 581*f*  
Quítridos, **345**, 383
- R**  
Radiación  
adaptativa, **276–277**, 326, 332*f*, 336, 356  
color de la piel y, 203  
mutaciones y, 147
- Radical(es) libre(s), 81  
en la ataxia de Friedreich, 107  
y la evolución de la vida, 108  
y las mutaciones, 147, 169
- Radio, 523*f*  
Radioisótopo, **24**, **25**  
Radiolarios, **314**  
Raíces primarias, 406–407  
Rana, 383, 383*f*  
cerebro, 482*f*  
desarrollo, 642–643*f*  
en peligro, 748, 749*f*  
epitelio glandular de, 453*f*  
sistema digestivo, 596*f*  
sistema respiratorio, 582–583, 583*f*  
Ratas, 257, 279  
Ratas topo, 668, 669*f*  
Ratones Brainbow, 231*f*  
Ratones de abazón de las rocas, 262–263
- Razonamiento  
deductivo, **12**, 13  
inductivo, **12**, 13
- RCP (resucitación cardiopulmonar), 537, 553
- Reabsorción tubular, **620**, 621  
Reacción(es), 78  
de condensación, **39**  
dependientes de la luz, **97**  
ecuación(es), 78  
independientes de la luz, **97**, 101  
metabólicas, tipos de, 39  
químicas, 78*f*  
redox, **83**
- Reacción en cadena de la polimerasa (PCR), **222–223**, 227, 304  
Reactivo, **78**  
Receptor sensorial, **462**, 463
- Receptores de antígeno, 564–565  
Receptores de células B, **565**  
Receptores de células T, **564**, 565  
Receptores de la membrana celular, 506  
Receptores del dolor, **490**  
Receptores del sabor, **496**  
Receptores intracelulares, 506  
Receptores olfatorios, **496**  
Recesivo, **191**, 205*t*, 207  
Recombinación, 180, 181  
recombinantes, 195  
Recomendaciones dietéticas, 606  
Recto, 598*f*, **599**  
Red nerviosa, **358**, 359, **468**, 468*f*, 469  
Redes alimenticias, **712–713**  
Reflejos, **480**, 481
- Reflujo gastroesofágico, 600
- Registro fósil, 244  
Reglas de Chargaff, 128, 129  
Relación superficie–volumen, **52**, 53, 53*t*  
Reloj biológico, **442**, 443  
en las plantas, 442  
Reorganizar, 39*t*  
Repartición de recursos, **695**  
Repeticiones cortas en tándem, **227**  
Replicación ADN, **130–131**  
Replicación semiconservativa de ADN, 130, 131*f*  
Represor, 152, 153  
Reproducción, **6**, **7**  
ADN y, 7  
asexual, **165**, 435, **630**, 631  
bacteriana, 303  
en las plantas con flores, estructuras para, 430–431  
función masculina en, 632–633  
modos en los animales, 630–631  
patrones, 680–681  
protistas, 312  
sexual. Ver Reproducción sexual por esponjas, 357  
vegetativa, 435  
Reproducción sexual, **175**, **630**, 631  
alelos y, 176  
en animales, 630  
meiosis y, 176–177  
variación y, 175  
Reproducción vegetativa, 435  
Reptiles, **384**  
que no son aves, 385  
respiración en, 583
- Resaca, 89
  - Resistencia a los antibióticos, 58, 228, 263, 305, 305*f*, 590
- Resistencia sistémica adquirida, **444**, 445  
Respiración, **580**  
en peces, 582  
invertebrados, 581  
procesos de, 580  
vertebrados, 582–583  
Respiración aerobia en, 109*f*, 112, 112*f*, 114, 114*f*, 115*f*  
en el ciclo de Krebs, 112–113  
en la célula eucarionte, 60*t*  
evolución de, 290  
Respiración aerobia, 108, 109, 112–115, 580  
contracción muscular y, 531  
ecuación general, 108  
evolución de, 108, 288, 292, 292*f*  
proteínas, 118–119, 118*f*  
rendimiento de, 115  
respiración (fisiología) y, 580  
tres etapas de, 109, 109*f*  
y el ciclo del carbono, 716  
Respiradero hidrotermal, **285**, 285*f*, 742, **743**, 743*f*  
Respuesta autoinmune, 573  
Respuesta inmune mediada por anticuerpos, 566–567, 568–569  
Respuesta inmune mediada por células, 566, **567**, 570–571  
Respuestas condicionadas, 661
- Restauración ecológica, 757
  - Reanimación cardiopulmonar, 537
- Retículo endoplásmico (RE), 60*t*, 62, 63, 70*f*  
Retículo endoplásmico liso, 63*f*, 70*f*  
Retículo endoplásmico rugoso, 62, 70*f*  
Retículo sarcoplásmico, 530, 531  
Retina, **492**, 493, 494  
Retroalimentación  
negativa, **462**, 463  
positiva, **472**, 473, 653  
Reznick, David, 682  
Ribosomas, 58, 59, 70*f*  
en bacterias, 58  
en células eucariontes, 60*t*
- y la ricina, 137, 148
- Ribozimas, **287**  
Ricina, 137, 137*f*, 148  
Riñón, **617**, 618–619  
amniotas, 384  
formación de la orina en, 620–621, 621*f*  
hormonas que afectan, 505*f*, 508*t*, 621  
humano, 618, 618*f*  
pez, 381*f*, 617  
recubrimiento epitelial de, 452  
secreción de hormonas por, 510, 510*t*  
Ríos, 739  
Rickettsias, 304  
Riqueza, especies, 704, **705**  
Ritmo circadiano, **442**, 443

- Rizoide, **329**  
 Rizoma, **330**, 410  
 Roya del tallo de trigo, 343, 343f  
 Royas, 347  
 Rubisco, **101**  
 y fotorrespiración, 102  
 Rumiante, **597**  
 Ruta  
 descomposición de  
 carbohidratos, 108–109  
 fermentación, 116–117  
 fijación de carbono, 102  
 Ruta(s) metabólica(s), **82–83**
- S**  
 Sabanas, 732  
 Sacrificio, auto, 668–669  
 Sacro, 523f  
 Sal, 30  
 Salamandras, 382  
 Salinidad, enzimas y, 81  
 Salvia, aislamiento reproductivo en, 270, 271f  
 Sangre, **538**, 539  
 como tejido conectivo, **455**  
 composición, 544–545  
 funciones de, 544  
 tipos, 196, 196f, 569  
 volumen, 544  
 Sanguijuelas, 362, 362f  
 Sapos, 383  
 Saprófito, **344**  
 Sarcómeros, **528**  
 ■ SARS (síndrome respiratorio agudo y grave), 300  
 Sartorio, 527f  
 Savia, 409  
 SCID, 232, 573  
 SCNT. Ver Transferencia nuclear de células somáticas (SCNT)  
 Secreción tubular, **620**, 621  
 Secuenciación, ADN, **224–225**  
 Secuestro o captura de carbono, 397  
 Secundario(a)  
 crecimiento, en plantas, 398, **399**, 408–409  
 estructura, proteína, 44  
 metabólico, **339**  
 pared, en plantas, **68**, 69  
 sucesión, **700**, 701  
 Segmentación, **355**  
 Segregación, ley de, 192–193  
 Seguimiento solar, **441**  
 Segunda ley de la termodinámica, **76**  
 Segundo mensajero, **506**, 507  
 Selección  
 artificial, 242  
 direccional, 261, 261f, **262**, **262f**, 263  
 disruptiva, 261, 261f, 265, 265f  
 estabilizadora, 261, 261f, 264, **264f**, **265**  
 natural, 242–**243**, **261**  
 sexual, **266**  
 Selección artificial, **242**  
 Selección clonal, 568  
 Selección direccional, 261, 261f, **262**, **262f**, 263  
 Selección disruptiva, 261, 261f, **265**, **265f**  
 Selección estabilizadora, **264**, **264f**, 265  
 Selección natural, 190, 242–**243**, 243t, 259, **261**, 658–659, 681  
 direccional, 261, 261f, 262, **262f**, 263, 305, 307, 695, 696  
 disruptiva, 261, 261f, 265, 265f  
 ejemplos de, 257, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 277, 279, 316, 682–683, 664  
 estabilizadora, 261, 261f, 264, **264f**, 265  
 patrones de, 261, 261f  
 sexual, 266, 663, 664  
 Selección sexual, **266**  
 Selección-K, 680, **681**  
 Selección-r, 680, **681**  
 Semen, **633**  
 Semillas, **327**, **434**, 435  
 Semillas de ricino, 136f, 137  
 Senescencia, **444**, 445–446  
 Sensación, **490**  
 Sensaciones somáticas, **491**  
 Sensaciones viscerales, **491**  
 Sentidos químicos, 496  
 Señales de comunicación, **662–663**  
 Sepia (cefalópodo), 365  
 Septiembre 11 de 2001, 123  
 Serotonina, depresión y, 199  
 Serpientes, 385  
 Sesgo, 17  
 Setas, 344, 344f  
 Seudópodos, 67, 88, 320f  
 refleja, 480  
 Shoulla, Robin, 151  
 SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida)  
 efectos, 573, 573f  
 prueba, 573  
 transmisión, 309, 574, 641  
 tratamiento, 307, 309, 575, 641  
 VIH como causa, 297, 574  
 SIDA. Ver Síndrome de muerte súbita infantil (SMSI)  
 ■ Sífilis, 641, 641t, 641f  
 Sifonóforos, 359  
 Signer, Rudolf, 130  
 Simbiosis, **692**  
 Simetría  
 bilateral, **354–355**  
 radial, **354**, 355  
 Sinapsis, **474**, 475  
 ■ Síndrome de Cushing, 513  
 ■ Síndrome de Down, 205t, 212, 213f  
 ■ Síndrome de Ellis-van Creveld, 205t, 269  
 Síndrome de insensibilidad a los andrógenos, 205t, 506  
 ■ Síndrome de Kartagener, 73  
 ■ Síndrome de Klinefelter, 205t, 213  
 ■ Síndrome de Luft, 107  
 ■ Síndrome de Marfan, 197, 205t  
 ■ Síndrome de muerte súbita infantil (SMSI), 590  
 ■ Síndrome de Turner, 205t, 212–213  
 ■ Síndrome del maullido de gato, 205t, 210  
 Síndrome respiratorio agudo repentino (SRAR). Ver SRAR  
 ■ Síndrome(s)  
 humanos, 205  
 de cretinismo, 511  
 de Cushing, 513, 513f  
 de Down, 205t, 212, 213f  
 de Goodpasture, 573t  
 de Guillain-Barré, 573t  
 de inmunodeficiencia adquirida (SIDA), 297, 307, 309, 516, 573, 574–575, 641  
 de insensibilidad a los andrógenos, 205t, 506  
 de Kartagener, 73  
 de Klinefelter, 213  
 de Luft, 107  
 de Marfan, 197, 205t  
 de Turner 213  
 de X Frágil, 205t  
 ■ de XXX, 205t  
 del maullido de gato, 205t, 210  
 Ellis-van Creveld, 204f, 205t, 269, 269f  
 enfermedad de Huntington, 204f, 205t, 206  
 locus asociados con, 191f  
 muerte súbita infantil (SMSI), 590  
 pospolio, 533  
 ■ premenstrual (SPM), 637  
 respiratorio agudo repentino (SRAR), 300  
 ■ Síndrome frágil X, 205t  
 Sistema cardiovascular, 540–541  
 Sistema circulatorio, 458f, **539**, 540–541  
 abierto, **364**, 365, **538**, 538f, 539  
 cerrado, **362**, 363, **538**, 539  
 evolución de, 538–539  
 sistema linfático y, 552, 552f, 553t  
 Sistema de endomembranas, **62–63**  
 Sistema de raíz fibrosa, **406**, 407  
 Sistema de raíz primaria, **406**, 407  
 Sistema de tejido básico, **398**  
 Sistema de tejido dérmico, 398, **399**  
 Sistema del grupo sanguíneo ABO, 196, 569, 569f  
 Sistema digestivo completo, **596**, 597  
 en animales, 596, 596f, 597  
 especializaciones en, 597  
 humano, 459f, 598, 598f, 599  
 incompleto, **596**, 597  
 Sistema endocrino, 458f, **504–505**  
 Sistema esquelético, 458f  
 Sistema inmune en la fibrosis quística, 189  
 barreras de superficie en, 560–561  
 evolución de, 558  
 fiebre en, 563  
 inflamación en, 562–563  
 Sistema límbico, **484–485**  
 Sistema linfático, 459f, 552–553  
 Sistema linfático vascular, 552–553  
 Sistema nervioso, 458f  
 autónomo, **478**, 479  
 central, **469**  
 evolución de, 468–469  
 periférico, 469, 478–479  
 somático, 478, 479  
 vertebrados, 469  
 Sistema nervioso autónomo, **478**, 479  
 Sistema nervioso central, **469**  
 Sistema nervioso periférico, **469**, 478–479  
 Sistema nervioso somático, **478**, 479  
 Sistemas orgánicos, 4, 458–459  
 de vertebrados, 458–459  
 en los niveles de organización, 4  
 Sistema reproductivo, 459f  
 femenino, 634–635  
 masculino, 632–633  
 Sistema respiratorio en artrópodos, 367  
 funciones de, 584  
 Sistema respiratorio en humano, 459f, 584–585  
 Sistema tegumentario, 458f, 460–461  
 Sistema traqueal, **581**  
 Sistema urinario, 459f, 618–619  
 Sistema vascular hidráulico, **373**  
 Sistemas de alelos múltiples, **196**, 197  
 Sistemas de clasificación cladística, **278**, 279  
 dos dominios *versus* tres dominios, 11f  
 Sistema de Linneo, 10  
 Sistemas de raíz, 406  
 Sistemas de transporte interno, 538–539  
 Sistemina, 439  
 Sístole, **542**, 543  
 Sitio activo, **80**, 80f



- Smith, Hamilton, 220  
 SNP. Ver Polimorfismo de un solo nucleótido (PSN)  
 SNP-chip(s), 219, 219f, 226, 227
- Sobrepesca, 683
  - Soluto, **30**, 84
  - Somáticas, 176, 177
  - Somatostatina, 510t, 514
  - Sombra pluvial, 726, 727, 727f
  - Sonar, 489
  - Sonda, ADN, **222**
  - Sonido, 498–499
  - Soro, **330**
  - Spemann, Hans, 644
  - Sucesión ecológica, 700–701
  - Sucesión primaria, **700**, 701
  - Sudor, 624
  - Suelo, **416**–417
  - Suelo superficial, **417**
  - Suelos francos, **417**
  - Sulfhidrilo, 38t
  - Superficie respiratoria, **580**
  - Surco de segmentación, **168**
  - Sustentabilidad, 758
  - Sustitución de pares de bases, **147**
  - Sustratos, **80**–81
  - Symington, James, 123
  - Szostak, Jack, 286
- I**
- T, **559**
  - Tabaco, 579, 591
  - Tabla periódica, **24**
  - Taiga. Ver Bosque boreal
  - Tálamo, **483**
  - Tallo
    - conservación de agua en, 422–423
    - crecimiento primario del, 403
  - Tamaño de bacterias, 58, 302
    - celular, 52–53
    - de población, 676–677f
  - Taq, 223
  - Taq polimerasa, 223
  - Taquicardia, 550
  - Tasa de crecimiento per cápita, **676**, 677
  - Tasa de reemplazo de fertilidad, **685**
  - Tasa total de fertilidad, 685
  - Taxón, **10**, 11
  - Taxonomía, **10**–11
  - TCE. Ver Tricloroetileno (TCE)
  - Tectónica de placas, **249**
  - Tejido(s), **4**, **5**
    - adiposo, 5, 42, 454, **455**, 455f, 510, 512f, 514f, 595, 610, 625
    - basal, en plantas, 410
    - células en, 5
    - componentes de las plantas, 400–401
    - conectivo, **454**–455
    - dérmico, en plantas, 398, 399
    - en los niveles de organización, 4
    - epitelial, **452**–453
    - muscular, 456
    - nervioso, **457**
    - óseo, **455**, 457f
    - sistemas, en plantas, 398–399
    - tipos, 450
    - vascular, en plantas, **326**, 327, **398**
  - Tejido adiposo café, **625**
  - Tejido conectivo blando, 454
  - Tejido conectivo denso irregular, **454**, 454f, 455
  - Tejido conectivo denso regular, **454**, 454f, 455
  - Tejido conectivo especializado, 454–455
  - Tejido conectivo laxo, **454**, 454f, 455
  - Tejido músculo-esquelético, **456**, 526
  - Tejido nervioso, **457**
  - Telofase, **166**, 167f
  - TEM. Ver Microscopio de transmisión electrónica (MTE)
  - Temperatura, 30, **31**
    - agua y estabilización de, 31–33
    - enzimas y, 81
    - ganancias y pérdidas en, 623
    - regulación en mamíferos, 624–625
  - Temperatura corporal, 385, 462, 623–625
  - Tendencias, 17
  - Tendón, 526
  - Tendón de Aquiles, 527f
  - Taenia, 361
  - Tensión superficial, 31
  - Tensión, muscular, **530**–531
  - Teoría
    - celular, **53**–55
    - científica, **18**, 19
    - del *big bang*, **284**
    - evolutiva, 277
  - Teoría de aptitud inclusiva, **668**, 669
  - Teoría del flujo por presión, 424–**425**
  - Teoría del uniformitarismo, **240**, **241**
  - Teoría de la tensión-cohesión, 420–421
  - Terapia génica humana, 232–233
  - Terciario(a)
    - estructura, proteínas, 45
    - periodo, 246f
  - Termitas, 370, 371f, simbiosis del intestino de, 315
  - como insectos sociales, 668, 668f,
  - Termodinámica, 76, 77
  - Termófilos extremos, **306**, 306f
  - Termorreceptores, **490**
  - Territorio, **664**, 665
  - Testículos, 505, 510t, 516, 516f, **632**, 632f, 633
  - Testosterona, 43f, 510t, **632**, 633
  - Tétano, 533, 561
  - Tetrápodo, **379**
  - Tibia, 523f
  - Tic (fasciculación), muscular, **530**–531
  - Tiempo, geológico, 246–247
  - Tierra
    - origen de, 284
    - temprana, condiciones de, 284
  - Tigmotropismo, **441**
  - Tijerillas, 370, 371f
  - Timopouyetina, 510t
  - Timosina, 510t, 516
  - Tinción de Gram, 304, 305
  - Tiña, 349
  - Tiritar, 624–**625**
  - Tirosinasa, 81, 207
  - Tonicidad, 84–85
  - Tortugas, 384, 384f, 385, 676, 748, 749f
  - Toxina, **311**
  - Traducción, 138, **139**
  - Tráfico, 88–89
    - transporte a través, 86–87
  - Tráfico, membrana, 88–89
  - Trakr, clonación del perro, 123, 122f, 123f
  - Transcripción, **138**, 140–141, 152–153
  - Transcriptasa inversa, **221**
  - Transferencia de grupos funcionales, 39t
  - Transferencia horizontal de genes, **303**
  - Transferencia nuclear de células somáticas (TNCS), **132**–133
  - Transpiración, **420**
  - Transportadores activos, 56t
  - Transportadores pasivos, 56t
  - Transporte,
    - activo de membrana, 86–**87**
    - pasivo, **86**, 87
  - Transporte a través de las membranas, 86, 86f
  - Transporte activo, 86–**87**, 87f, 425f
  - Transporte pasivo, **86**, 87
  - Trapezio, 527f
  - Tráquea, 584f, **585**
  - Traqueidas, **401**
  - Traslación, **210**, 211, **424**–425
  - Trasplante de riñón, 622
  - Trasplante de órganos, 230–231, 622
  - Trastorno por déficit de atención con hiperactividad (TDA), 476
  - Trastornos anímicos, 476
  - Trastorno del colapso de la colonia, 429, 445
  - Trastornos autoinmunes, 481, 573, 573t, 604, 606
  - Trastornos cardiopulmonares, 550
  - Trastornos cardiovasculares, 550
  - Trastornos de ansiedad, 476
  - Trastornos de la alimentación, 611
  - Trastornos de neuronas motoras, 533
  - Trastornos de pánico, 485
  - Trastornos del enfoque, 495
  - Trastornos estomacales, 600
  - Trastornos humanos,
    - alimentación, 611
    - anímico, 476
    - autoinmunes, 573, 573t
    - cardiovasculares, 550–551
    - de ansiedad, 476
    - de enfoque, 495
    - de neuronas motoras, 533
    - del estómago, 600
    - genéticos, locus asociados con, 191f
    - genéticos, para los patrones de herencia, 205, 205t
    - menstruales, 637
    - neuroológicos, 476
    - respiratorios, 590
    - visuales, 495
  - Trastornos neurológicos, 476
  - Trastornos respiratorios, 590
  - Trastornos visuales, 495
  - Tremátodos, 361
  - Triceps braquial, 527f
  - Tricomoniasis, 313, 641, 641t
  - Triglicérido, **42**, 43
  - Tripanosoma, **313**
  - Triquinosis, 366
  - Trisomía, 212
  - Tritones, 382
  - Tropismos, 440
  - Tubérculos, 410
  - Tuberculosis, 590
  - Tubo de la criba, 400, **401**
  - Tubos seminíferos, **633**
  - Túbulo
    - colector, **619**, 619f, 620–621, 621f
    - distal, **619**, 619f, 620, 621, 621f
    - proximal, **619**, **619f**, **620**, **620f**, **621f**
  - Tumor, **170**
    - supresores, 159, 170
  - Tundra, 737
  - Tundra alpina, **737**, 737f
  - Tundra ártica, 737, 737f
  - Tunicados, **378**, 379
  - Turba, **329**
  - Turgidez, **85**
- U**
- Úlceras, estómago, 600
  - Ultrasonido, 214
    - agua como, 30–31
    - amniotas, **384**
    - cíclica, 99
  - Unidades motoras, **530**–531

- Uniformitarismo, teoría de, **240**, 241
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN), 748*f*, 749
- Unión neuromuscular, **474**, 474*f*, 475
- Unión(es), adherente, **69**, 452, 456, 460 celulares, **69** de espacio, **69**, 463, 504, 543 estrecha, **69**, 452, 482, 560, 642 plasmodesmos, 68*f*, **69**, 70*f*, 319, 419
- Urea, **617**
- Uréter, **618**, 618*f*, 619
- Uretra, **618**, 618*f*, 619, 632*f*
- Urey, Harold, 285
- Útero, **634**, 634*f*, 635
- V**
- Vacancia, atómica, 27
- Vacuna Gardasil, 557, 575, 575*f*
- Vacunas, **572**, 572*t*
- Vacuola, 60*t*, **63**, 70*f*, 313
- Vacuola central, **63**, 70*f*, 415
- Vacuola contráctil, 313, 313*f*, 315, 315*f*
- Vagina, **634**, 634*f*, 635
- Vaginitis, 349
- Van Leeuwenhoek, Antoni, 53
- Variable dependiente, **13**
- Variable independiente, **13**
- Variabes, **13**
- Variación compleja, 198–199 continua, 198–199 en las poblaciones, 258 fuentes de, 258*t* meiosis y, 180–181 tipos de, 204–205
- Variación continua, **198**, 198*f*, 199
- Variante de la enfermedad de Creutzfeldt–Jakob (vCJD), 46, 46*f*
  - Varicela, 300, 572*t*
- Vasoconstricción, **546**
- Vasodilatación, **546**
- Vasos linfáticos, 552
- Vasos sanguíneos, 546. Ver también Arterias; Venas
- VCJD. Ver Variante la enfermedad de Creutzfeldt–Jakob (vCJD)
- Vectores, **300** de clonación, 220*f*, **221** de enfermedad, **301**
- Vectores de clonación, **221**
- Vejiga urinaria, **618**, 619
- Vellos, **601**
- Vena, **540**, 541 de las hojas, **405** femoral, 540*f* funcionamiento de, 549 hepática, 540*f* ilíaca, 540*f* pulmonar, 540*f*, **542**, 543 renal, 540*f* yugular, 540*f*
- Vena cava inferior, 540*f*, **542**, 543 superior, 540*f*, **542**, 543
- Venas pulmonares, 540*f*, **542**, 543
- Venter, Craig, 225
- Ventrículos (cardiacos), **542**, 542*f*, 543
- Ventrículos (cerebro), 482
- Vénula, **540**, 541, 546
- Verificación de error, ADN, 131
- Vernalización, **443**
- Verrugas genitales, 641
- Vertebrados, **353**, **378**, 379 cerebro en, 482–483 respiración en, 582–583 sistema nervioso en, 469 sistemas de órganos en, 458–459
- Vértebra, **522**, 523, 523*f*
- Vertebrae torácicas, 523*f*
- Vértigo, 497
- Vesícula, 60*t*, **62**–63, 598*f*, **603**
- Vesícula seminal, 632*f*
- Vía cíclica de la fotosíntesis, 99, 100
- Vía lisogénica, **298**, 299
- Vía lítica, **298**, 299,
- Vía no cíclica de la fotosíntesis, 98, 100
- Vida media, **245**, 245*f* naturaleza de, 4, 71 origen de, 285–287
- VIH (virus de la inmunodeficiencia humana), 307, 574–575 estructura, 298, 574 origen y dispersión de, 297, replicación, 298–299, 299*f*, 574*f* resistencia a las drogas en, 307
- Virchow, Rudolf, 53
- Viruela, 572, 572*f*
- Virus, **298**, 299 características de, 298–299 diversidad de, 298–299 emergente, 300–301 enfermedades comunes de, 300 estructura de, 298–299 replicación de, 298, 299*f*
- Virus de la inmunodeficiencia humana (VIH). Ver VIH
- Virus del Nilo, 300
- Virus del papiloma humano (VPH) como causa de verrugas, 557, 641 efecto causante de cáncer, 170, 557 transmisión sexual de, 300, 557, 641 vacuna contra, 557, 641
- Virus H1N1, 300–301
- Visión, 492, 493
- Vista, 492, 493
- Vitaminas, 608–609
- Vitíligo, 461, 461*f*
- Volumen del fluido, 616–617
- Volumen respiratorio, 586–587
- VPH. Ver Virus del papiloma humano (VPH)
- W**
- Wallace, Alfred, 238, 243, 243*f*
- Warfarina, 257, 279, 281
- Watson, James, 128, 225,
- Wilkins, Maurice, 130
- X**
- Xenotrasplante, 231
- Xilema, **326**, 327, 400, **401**, 401*t*
- Y**
- Yema, 631, 643*f*
- Yema de huevo, 627
- Z**
- Zigomicetos, **345**
- Zirconio, 245
- Zona bentónica, 742–743, 742*f*
- Zona pelágica, **742**

# ¿Cómo votarías?

Conforme lees el libro, se te pedirá considerar las preguntas siguientes. Mediante el acceso por CourseMate®\* o CengageNOW®\*, puedes reunir información, respaldar tu postura y emitir tu voto.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.

1. Es posible que existan poblaciones de algunas especies en peligro de extinción en regiones inexploradas del planeta. ¿Debemos esperar para proteger a las especies que se encuentran en peligro de extinción hasta que toda la Tierra haya sido explorada?
2. Una recomendación de la Administración de Alimentos y Drogas (FDA, pos sus siglas en inglés) de Estados Unidos advierte a niños y mujeres embarazadas, en lactancia o que planean concebir, evitar la ingestión de atún por los altos niveles de plomo. ¿Crees que las latas de atún deben incluir en sus etiquetas mensajes que alerten sobre el contenido de mercurio?
3. Todos los alimentos preempacados en Estados Unidos deben especificar su contenido de ácidos grasos *trans*, pero pueden estar etiquetados como "cero gramos de ácidos grasos *trans*" aun cuando una porción contenga hasta medio gramo. ¿Debería prohibirse la presencia de ácidos grasos hidrogenados en los alimentos?
4. Algunas personas piensan que la forma más segura de proteger a los consumidores ante un posible envenenamiento por alimento es mediante la esterilización de los alimentos, con químicos o con radiación que maten a las bacterias; otras personas piensan que debe garantizarse desde un inicio que la comida no esté contaminada. ¿Preferirías la comida esterilizada?
5. Algunas personas tienen el hígado dañado porque han consumido mucho alcohol; otras, porque han sido víctimas de infecciones. Debido a que no hay suficientes donadores de hígado, ¿debe ser el estilo de vida un factor que determine quién recibe un trasplante de hígado?
6. El precio actual del etanol y otros combustibles derivados de cultivos es mayor que el de la gasolina, pero los cultivos son una fuente de energía renovable y causan menos emisiones. ¿Estás dispuesto a pagar más por un vehículo que utiliza biocombustibles?
7. El desarrollo de nuevos fármacos es muy costoso y es la razón por la cual las compañías farmacéuticas tienden a pasar por alto trastornos como la ataxia de Friedman y otros más que afectan a pocas personas. ¿Deben los gobiernos financiar a las compañías privadas para que investiguen sobre tratamientos potenciales para este tipo de enfermedades?
8. ¿Debe prohibirse la clonación de animales?
9. La exposición accidental a la ricina es poco probable, pero los terroristas pueden intentar envenenar los suministros de agua o de alimentos con ella. Los investigadores han desarrollado una vacuna contra la ricina. ¿Te vacunarías?
10. Algunas personas con riesgo de desarrollar cáncer de mama optan por una extirpación preventiva de los senos, pero muchas de ellas jamás desarrollarán cáncer. ¿Debe restringirse la cirugía para el tratamiento contra el cáncer?
11. La donación de órganos y tejidos es legal, pero su venta no lo es. Sin embargo, las compañías pueden obtener beneficios económicos de la investigación derivada de la donación de órganos y tejidos, así como de las líneas celulares derivadas de dichos materiales. ¿Deben las compañías compartir las ganancias derivadas de la donación de tejidos u órganos con las familias de los donadores?
12. Un grupo de investigadores produjo un "ratón sin padre" a partir de dos óvulos de ratón. ¿Debe evitarse que lo intenten con óvulos humanos?
13. Actualmente, las pruebas sobre la predisposición a trastornos genéticos están disponibles. ¿Apruebas la legislación que previene la discriminación basada en dichas pruebas?
14. Los atributos físicos, como el color de la piel, los cuales tienen fundamentos genéticos, son normalmente empleados para definir razas. ¿Pertenecen a razas distintas los mellizos con diferente color de piel?
15. El alto costo de las pruebas genéticas ha disminuido rápidamente y ha disparado la explosión de compañías que ofrecen secuenciación de ADN y perfiles de SNP personales. Sin embargo, los genetistas creen que deben pasar entre cinco y 10 años para que seamos capaces de predecir, mediante los genotipos, el riesgo que tiene una persona de padecer estas condiciones. Hasta ese entonces, ¿debe prohibirse que las compañías informen a sus clientes sobre los riesgos que tienen de desarrollar trastornos basados en los perfiles de SNP?
16. Muchas de las teorías e hipótesis sobre los eventos ocurridos en el pasado necesariamente se basan en las huellas que dejaron dichos eventos, y no en datos derivados de la observación directa. ¿Es suficiente la observación indirecta para probar una teoría sobre un evento pasado?
17. Las cepas de bacterias resistentes a los antibióticos se han dispersado ampliamente. El proporcionar dosis continuas al ganado, de los mismos antibióticos prescritos a las personas, es una práctica agropecuaria común en la actualidad. ¿Debe detenerse esta práctica?
18. El suelo de Marte puede contener microbios que pueden proporcionar nueva información acerca del origen y la evolución de la vida. ¿Debemos traer muestras del suelo de Marte para analizarlas?
19. Los fármacos antivirales ayudan a mantener sanas a las personas infectadas con VIH y reducen la probabilidad de la transmisión viral. Cerca de 25 por ciento de los estadounidenses ignora que han sido infectados por dicho virus. Las pruebas anuales y voluntarias, junto con el tratamiento con fármacos, pueden ayudar a controlar la pandemia del sida. ¿Apoyas la expansión de un programa de pruebas voluntarias?
20. El prevenir que la contaminación de nutrientes alcance las aguas de las costas puede disminuir la aparición de las floraciones algales, pero la implementación de medidas preventivas puede ser muy costosa. ¿Apoyas la aplicación de regulaciones más exigentes sobre la descarga de nutrientes en las aguas de la costa?
21. Una de las propuestas para desalentar la tala de bosques tropicales incluye la aplicación de compensaciones internacionales sobre la producción de dióxido de carbono. ¿Crees que estas compensaciones son una buena idea?
22. Una cepa de *Fusarium* mata las amapolas a partir de las cuales se extrae el opio. ¿Deben esparcirse esporas de este hongo en Afganistán para reducir los suministros de opio y heroína?
23. La pesca de arrastre es una técnica que ayuda a que los precios de los alimentos del mar se mantengan bajos, pero puede destruir los hábitats de los invertebrados. ¿Debe prohibirse su uso?
24. La recolección de fósiles es un gran negocio, pero fomenta el saqueo en terrenos públicos y reduce el acceso a los fósiles. ¿Debe el gobierno regular la recolección de fósiles?
25. Las compensaciones por la emisión de dióxido de carbono son una buena idea ¿o son sólo un buen pretexto para que las compañías continúen emitiendo este gas?
26. Mediante la ingeniería genética, algunas plantas pueden incorporar toxinas de manera más eficiente. ¿Apoyas el uso de este tipo de plantas para ayudar a limpiar los desechos tóxicos de algunos sitios?
27. Los pesticidas sistémicos alcanzan el néctar de algunas plantas y, por lo tanto, el polen que es ingerido por las abejas. Para proteger a las abejas y a otros polinizadores, ¿debe prohibirse el uso de estos pesticidas en las plantas con flor?
28. ¿Debe permitirse que los científicos desarrollen nuevas líneas de células madre a partir de los grupos de células producidos en las clínicas de fertilidad, pero que no son utilizadas?
29. Algunas personas argumentan que las adicciones son un trastorno que debe tratarse mediante programas de rehabilitación, y no reclusión a los adictos en cárceles. ¿Estás de acuerdo?
30. El ruido excesivo puede dañar a los organismos marinos. ¿Debe regularse el ruido máximo permitido que las embarcaciones y la minería submarina pueden producir?
31. Se sospecha que una variedad de químicos sintéticos alteran el sistema endocrino. ¿Deben seguir utilizándose dichos químicos mientras que los investigadores indagan sobre sus efectos?
32. Los complementos alimenticios que aseguran bloquear la somatostatina ya están a la venta. ¿Debe exigirse que los suplementos alimenticios demuestren su eficacia y seguridad?
33. La adecuada aplicación de la RCP y los DESA puede salvar vidas. ¿Debería ser obligatorio el aprendizaje de estas habilidades en la educación superior básica?
34. Las pruebas clínicas de algunas vacunas se realizan en países cuyas regulaciones sobre las pruebas en humanos son menos estrictas que en Estados Unidos. ¿Debe aplicarse la misma regulación a todas las pruebas clínicas sin importar dónde se llevan a cabo?
35. Debe el gobierno de Estados Unidos fomentar la reducción del uso del tabaco a nivel mundial, aun cuando disminuyan los ingresos de las compañías tabacaleras estadounidenses?
36. La obesidad pronto sustituirá al tabaquismo como la primera causa de muertes prevenibles en Estados Unidos. Actualmente, algunos estados exigen que los restaurantes incluyan las calorías de cada platillo en sus menús. ¿Crees que esta política alentará la elección de opciones más saludables?
37. ¿Debe permitirse que los patrones utilicen las pruebas de orina como un requisito para contratar a sus empleados?
38. ¿Debe permitirse que las decisiones sobre el uso de las tecnologías reproductivas sean asunto de los pacientes y sus médicos o deben aprobarse leyes que limiten el uso de dichas tecnologías?
39. La distribución de las abejas africanizadas continúa aumentando. ¿Debe el estudio de su genética ser una prioridad?
40. ¿Apoyas la relajación de las restricciones a la caza en las regiones de Canadá donde los gansos se han vuelto una plaga?
41. El aumento del comercio global y los envíos o transportes más rápidos han contribuido a la introducción de especies en Norteamérica. Actualmente, sólo un bajo porcentaje de los contenedores importados hacia Estados Unidos son inspeccionados para verificar que no contengan especies exóticas. ¿Deben aumentarse las inspecciones?
42. ¿La prohibición de los productos con alto contenido de fosfato es la mejor forma de prevenir la eutrofización asociada con fosfatos o son una mejor opción los programas que educan a los consumidores?
43. ¿Es una buena política gubernamental el apoyo del estudio de ciclos de cambio climático de largo plazo como *El Niño*?
44. El Ártico contiene grandes depósitos de minerales y combustibles fósiles, pero la extracción de dichos recursos puede representar un riesgo adicional para las especies que son amenazadas por el cambio climático. ¿Debe Estados Unidos explotar sus recursos compartidos del Ártico o abogar por la protección de la región?



## La estimulación visual **DINÁMICA** en cada página no sólo ilustra... enseña, atrae e inspira.

Ningún otro equipo de autores te atraerá e interesará más sobre las conexiones entre la biología y la vida real que Starr/Evers/Starr. Una redacción clara y atractiva, imágenes que marcan tendencia y una incomparable integración de medios hacen de **Biología. Conceptos y Aplicaciones, 8a. Ed.**, un texto fascinante que resalta las conexiones entre la biología y la vida real.

Estas herramientas de estudio pueden ayudarte a tener éxito en tu curso

**CENGAGENOW\*** Estudia de manera más eficiente para obtener la calificación que deseas. Los recursos disponibles en línea como **CengageNOW®** con pruebas previas y posteriores a cada capítulo te proporcionan un Plan de estudios personalizado.

### **Premium eBook\***

Esta versión completa del texto en línea está integrada con recursos multimedia y características de estudio especiales, que proporcionan la motivación que muchos jóvenes necesitan para estudiar y la interacción necesaria para aprender. En esta edición, presentamos nuevos tutores emergentes, los cuales ayudan a explicar temas claves a través de breves explicaciones en video.

Ahora que has adquirido el libro de texto...

**¡Obtén las mejores calificaciones posibles en el menor tiempo posible!**

**CENGAGEbrain\*** Únete a los miles de estudiantes que se han beneficiado de **www.cengagebrain.com**. Sólo tienes que buscar por autor, título o ISBN, después filtrar los resultados por "Study Tools" (Herramientas de estudio) y seleccionar tu formato de preferencia. Visita **www.cengagebrain.com** para aprender más.

\*Este material se encuentra disponible en inglés y se vende por separado.



Visite nuestro sitio en: <http://latinoamerica.cengage.com>

ISBN-13: 978-607481927-4

ISBN-10: 607481927-0



9 786074 819274