



ZOOLOGIA (UAH)	
PRINCIPIOS INTEGRALES DE ZOOLOGÍA. HICKMAN. 1 3º EDICIÓN. ED. MCGRAWHILL (1-15)	
J. LOPEZ CABALLERO (ZOOLOGIA), EMILIO	CURS 12-13
<hr/> <hr/> <hr/> <hr/>	

PRINCIPIOS INTEGRALES DE

ZOOLOGÍA

DECIMOTERCERA EDICIÓN

Cleveland P. Hickman, Jr.

WASHINGTON y LEE UNIVERSITY

Larry S. Roberts

FLORIDA INTERNATIONAL UNIVERSITY

Allan Larson

WASHINGTON UNIVERSITY

Helen I'Anson

WASHINGTON y LEE UNIVERSITY

David J. Eisenhour

MOREHEAD STATE UNIVERSITY



Ilustraciones originales de
WILLIAM C. OBER, M.D. y CLAIRE W. GARRISON, R.N.



McGRAW - HILL • INTERAMERICANA

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

Director de la edición española

Fernando Pardos Martínez
Universidad Complutense de Madrid

Traducción

Jesús Benito Salido
Profesor del Departamento de Zoología
Universidad Complutense de Madrid

Isabel Fernández Bernaldo de Quirós
Profesor del Departamento de Zoología
Universidad Complutense de Madrid

Juan Bautista Jesús Lidón
Profesor del Departamento de Zoología
Universidad Complutense de Madrid

Fernando Pardos Martínez
Profesor del Departamento de Zoología
Universidad Complutense de Madrid

PRINCIPIOS INTEGRALES DE ZOOLOGÍA

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, su tratamiento informático, ni la transmisión de cualquier otra forma o por cualquier otro medio electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del Copyright.

DERECHOS RESERVADOS © 2006, respecto a la sexta edición en español, por:
McGRAW-HILL/INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. A. U.

Edificio Valrealty
c/ Basauri, 17, 1.ª planta
28023 Aravaca (Madrid)

Primera edición, 1986
Segunda edición, 1990
Tercera edición, 1994
Cuarta edición, 1998
Quinta edición, 2002

ISBN: 84-481-4528-3
Depósito legal: M. 8.855-2006

Traducido de la decimotercera edición en inglés de la obra:
INTEGRATED PRINCIPLES OF ZOOLOGY
ISBN: 0-07-283056-5 (Edición original)
Copyright © 2006 por The McGraw-Hill Companies, Inc.

Compuesto en: FER Fotocomposición, S. A. c/ Bocángel, 45 - 28028 Madrid
Impreso en: Fernández Ciudad, S. L.

IMPRESO EN ESPAÑA - PRINTED IN SPAIN

CONTENIDO

Los autores x
Prólogo a la edición española xi
Prefacio xiii

PARTE PRIMERA



Introducción a la vida animal

CAPÍTULO 1

La vida: los principios biológicos y la ciencia
zoológica 2

Propiedades fundamentales de la vida 3
La zoología como parte de la biología 11
Principios de la ciencia 11
Teorías de la evolución y la herencia 16
Resumen 21

CAPÍTULO 2

El origen y la química de la vida 24

Estructura de las moléculas orgánicas de los seres vivos 25
Evolución química 30
Origen de los seres vivos 35
La vida precámbrica 36
Resumen 39

CAPÍTULO 3

La célula como unidad de la vida 42

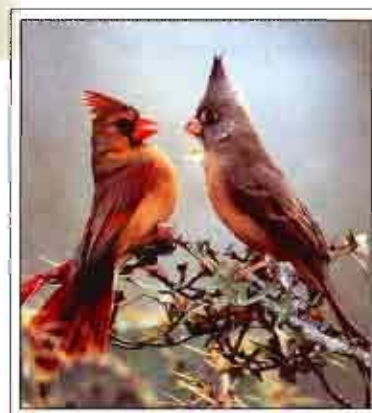
El concepto de célula 43
La organización celular 45
Mitosis y división celular 58
Resumen 63

CAPÍTULO 4

Metabolismo celular 66

La energía y las leyes de la termodinámica 67
El papel de las enzimas 68
Aporte de energía química por parte del ATP 71
Respiración celular 72
Metabolismo de los lípidos 80
Metabolismo de las proteínas 81
Gestión del metabolismo 82
Resumen 83

PARTE SEGUNDA



Continuidad y evolución de la vida animal

CAPÍTULO 5

Los principios de la genética 86

Las investigaciones de Mendel 87
Base cromosómica de la herencia 87
Leyes mendelianas de la herencia 91
Teoría del gen 102
Almacenamiento y transmisión de la información genética 102
Fuentes de variación fenotípica 112
Genética molecular del cáncer 113
Resumen 114

CAPÍTULO 6

Evolución orgánica 118

Orígenes de la teoría evolutiva de Darwin 119
Las evidencias de la teoría evolutiva de Darwin 123
Revisiones de la teoría de Darwin 137
Microevolución: variación genética y cambio en las especies 138
Macroevolución: principales sucesos evolutivos 143
Resumen 147

CAPÍTULO 7**El proceso reproductor 150**

- Naturaleza del proceso reproductor 151
- Origen y maduración de las células germinales 156
- Modelos de reproducción 160
- Estructura de los órganos reproductores 161
- Procesos endocrinos que controlan la reproducción 165
- Resumen* 171

CAPÍTULO 8**Principios del desarrollo 174**

- Antiguos conceptos: preformación contra epigénesis 175
- Fecundación 176
- Segmentación y primeras fases del desarrollo 179
- Panorámica del desarrollo tras la segmentación 180
- Conjuntos de caracteres del desarrollo 182
- Mecanismos de desarrollo 188
- Expresión génica durante el desarrollo 190
- Desarrollo de los vertebrados 194
- Desarrollo de órganos y sistemas 197
- Resumen* 201

PARTE TERCERA**La diversidad de los animales****CAPÍTULO 9****El patrón arquitectónico de los animales 206**

- La organización jerárquica de la complejidad animal 207
- Arquetipos de los animales 207
- Los patrones de desarrollo determinan los modelos de organización 211
- Modelos de organización entre los principales taxones animales 214
- Componentes del cuerpo de los metazoos 214
- Complejidad y tamaño corporal 219
- Resumen* 220

CAPÍTULO 10**Clasificación y filogenia de los animales 222**

- Linneo y la clasificación 223
- El concepto de especie 224
- Caracteres taxonómicos y reconstrucción filogenética 228
- Teorías taxonómicas 230
- Principales divisiones de la vida 236
- Principales subdivisiones del reino animal 238
- Resumen* 239

CAPÍTULO 11**Grupos de protozoos 242**

- ¿Cómo definimos a los grupos de protozoos? 243
- Forma y función 247
- Principales grupos de protozoos 255
- Filogenia y radiación adaptativa 272
- Resumen* 273

CAPÍTULO 12**Mesozoos y parazoos 276**

- El origen de los metazoos 277
- Filo Mesozoos 278
- Filo Placozoos 278
- Filo Poríferos: esponjas 279
- Resumen* 290

CAPÍTULO 13**Los animales radiados 292**

- Filo Cnidarios 293
- Filo Ctenóforos 316
- Filogenia y radiación adaptativa 320
- Resumen* 322

CAPÍTULO 14**Los animales bilaterales acelomados 324**

- Filo Platelminintos 325
- Filo Nemertinos (Rincocelos) 342
- Filo Gnatostomúlidos 345
- Filogenia y radiación adaptativa 346
- Resumen* 347

CAPÍTULO 15**Los animales pseudocelomados 350**

- Los pseudocelomados 351
- Filos de ecdisozoos 352
- Filos de lofotrocozoos 363
- Filogenia y radiación adaptativa 370
- Resumen* 373

CAPÍTULO 16**Los moluscos 375**

Los moluscos 376
 Forma y función 377
 Clases de moluscos 381
 Filogenia y radiación adaptativa 403
Resumen 407

CAPÍTULO 17**Los gusanos segmentados 409**

Modelo corporal 410
 Clase Poliquetos 411
 Clase Oligoquetos 417
 Clase Hirudíneos: las sanguijuelas 423
 Significado evolutivo de la metamería 425
 Filogenia y radiación adaptativa 426
Resumen 428

CAPÍTULO 18**Los artrópodos 430**

Filo Artrópodos 431
 Subfilo Trilobites 433
 Subfilo Quelicerados 434
 Filogenia y radiación adaptativa 442
Resumen 444

CAPÍTULO 19**Los mandibulados acuáticos 446**

Subfilo Crustáceos 447
 Breve resumen de los crustáceos 457
 Filogenia y radiación adaptativa 466
Resumen 468

CAPÍTULO 20**Los mandibulados terrestres 470**

Clase Quilópodos 471
 Clase Diplópodos 472
 Clase Paurópodos 472
 Clase Sínfilos 473
 Clase Insectos 473
 Los insectos y el bienestar humano 493
 Filogenia y radiación adaptativa 500
Resumen 503

CAPÍTULO 21**Los Protóstomos menores 506**

Filos de Lofotrocozoos 507
 Filos de Ecdisozoos 515
 Filogenia 520
Resumen 521

CAPÍTULO 22**Los equinodermos y los hemicordados 524**

Los equinodermos 525
 Filogenia y radiación adaptativa 543
 Filo Hemicordados 544
 Filogenia y radiación adaptativa 550
Resumen 552

CAPÍTULO 23**Los cordados 554**

Los cordados 555
 Cinco características exclusivas 559
 Origen y evolución 560
 Subfilo Urocordados (Tunicados) 561
 Subfilo Cefalocordados 564
 Subfilo Vertebrados (Craneados) 565
Resumen 573

CAPÍTULO 24**Los peces 576**

Origen y relaciones de los principales grupos de peces 577
 Peces actuales sin mandíbulas 579
 Clase Condriccios: peces cartilaginosos 583
 Osteictios: peces óseos 589
 Adaptaciones estructurales y funcionales de los peces 594
Resumen 607

CAPÍTULO 25**Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos 609**

La invasión del medio terrestre 610
 Evolución de los primeros vertebrados terrestres 611
 Los anfibios modernos 615
Resumen 630

CAPÍTULO 26**El origen de los amniotas y los grupos de reptiles 632**

Origen y radiación adaptativa de los reptiles 633
 Características de los reptiles que los distinguen de los anfibios 637
 Características y modos de vida de los órdenes de reptiles 639
Resumen 653

CAPÍTULO 27**Las aves 655**

Origen y relaciones 656
 Forma y función 660
 Migración y navegación 674
 Comportamiento social y reproducción 676
 Poblaciones de aves 680
Resumen 684

CAPÍTULO 28

Los mamíferos 686

Origen y evolución de los mamíferos 688
Adaptaciones funcionales y estructurales de los mamíferos 692
El hombre y los mamíferos 708
Evolución humana 710
Resumen 714

PARTE CUARTA



Actividad vital

CAPÍTULO 29

Soporte, protección y movimiento 722

El tegumento de los diversos grupos de animales 723
Sistemas esqueléticos 727
Movimiento de los animales 734
Resumen 745

CAPÍTULO 30

Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura 747

El agua y la regulación osmótica 748
Estructuras excretoras de los invertebrados 753
El riñón de los vertebrados 755
Regulación de la temperatura 762
Resumen 768

CAPÍTULO 31

Fluidos internos y respiración 771

Medio interno fluido 772
Composición de la sangre 773
Circulación 776
Respiración 785
Resumen 794

CAPÍTULO 32

Digestión y nutrición 797

Estrategias alimentarias 798
La digestión 802
Organización y regionalización funcional del tubo digestivo 804
Regulación de la ingestión de alimentos 811
Necesidades nutritivas 813
Resumen 816

CAPÍTULO 33

Coordinación nerviosa: sistema nervioso y órgano de los sentidos 819

La neurona: unidad funcional del sistema nervioso 820
Sinapsis: puntos de unión entre nervios 824
La evolución del sistema nervioso 827
Órganos de los sentidos 835
Resumen 847

CAPÍTULO 34

Coordinación química: el sistema endocrino 850

Mecanismos de actuación de las hormonas 852
Las hormonas de los invertebrados 854
Glándulas endocrinas y hormonas de los vertebrados 855
Resumen 868

CAPÍTULO 35

Inmunidad 871

Susceptibilidad y resistencia 872
Mecanismos de defensa innata 872
Respuesta inmunitaria adquirida en los vertebrados 874
Antígenos de los grupos sanguíneos 882
Inmunidad en los invertebrados 884
Resumen 885

CAPÍTULO 36

Comportamiento animal 888

Descripción del comportamiento: principios de la etología clásica 890
Control del comportamiento 892
Comportamiento social 896
Resumen 908

PARTE QUINTA



Los animales y sus ambientes

CAPÍTULO 37

La biosfera y la distribución de los animales 912

Distribución de la vida sobre la tierra 913

La distribución de los animales (zoogeografía) 925

Resumen 931

CAPÍTULO 38

Ecología animal 933

La jerarquía de la ecología 934

Extinción y biodiversidad 950

Resumen 952

Apéndice A

Los principales grupos de animales
a través del tiempo 956

Apéndice B

Acontecimientos biológicos a lo largo
de la historia 958

Glosario 960

Créditos 995

Índice 999

LOS AUTORES

CLEVELAND P. HICKMAN, JR.

Cleveland P. Hickman Jr., Catedrático emérito de Biología en la Washington and Lee University en Lexington, Virginia, ha enseñado Zoología y Fisiología durante más de 30 años. Obtuvo su doctorado en fisiología comparada por la University of British Columbia, Vancouver, B. C., en 1958 y enseñó fisiología animal en la University of Alberta antes de pasar a la Washington and Lee University en 1967. Ha publicado numerosos artículos y trabajos de investigación sobre fisiología de los peces, además de ser coautor de los siguientes textos de éxito: *Integrated Principles of Zoology*, *Biology of Animals*, *Animal Diversity*, *Laboratory Studies in Animal Diversity* y *Laboratory studies in Integrated Principles of Zoology*.

A lo largo de los años, el doctor Hickman ha viajado muchas veces a las Islas Galápagos. Su actual campo de investigación es la zonación intermareal y la sistemática de los invertebrados marinos en las Galápagos. Ha publicado tres guías de campo de la Galápagos Marine Life Series para la identificación de los equinodermos, los moluscos marinos y muchos crustáceos (para saber más sobre estas guías de campo, visite <http://www.galapagosmarine.com>).

Es aficionado al submarinismo, a la talla en madera y a participar en conjuntos de música de cámara.

Se puede contactar con el doctor Hickman en: hickmanc@wlu.edu.

LARRY S. ROBERTS

Larry S. Roberts, Catedrático emérito de Biología en la Texas Tech University y profesor adjunto en la Florida International University, tiene una larga experiencia docente en zoología de los invertebrados, biología marina, parasitología y biología del desarrollo. Recibió su doctorado en parasitología por la Johns Hopkins University y es el autor principal de *Foundations of Parasitology* (Schmidt y Roberts, 6.^a ed.). El doctor Roberts es también coautor de *Integrated Principles of Zoology*, *Biology of Animals* y *Animal Diversity* y autor de *The Underwater World of Sport Diving*.

El doctor Roberts ha publicado muchos artículos de investigación. Ha ejercido como Presidente de la American Society of Parasitologists, la Southwestern Association of Parasitologists y la Southeastern Society of Parasitologists, además de ser miembro de muchas otras sociedades profesionales. El doctor Roberts forma también parte del Comité Editorial de la revista *Parasitology Research*. Sus aficiones son el submarinismo, la fotografía subacuática y la horticultura tropical.

Se puede contactar con el doctor Roberts en: Lroberts1@compuserve.com.

ALLAN LARSON

Allan Larson es profesor de la Washington University en St. Louis, MO. Recibió su doctorado en genética por la Universidad de California, Berkeley. Sus campos de especialización son la biología evolutiva, la genética molecular de poblaciones y la sistemática molecular. Imparte cursos básicos de genética, macroevolución, evolución molecular e historia de las teorías evolutivas, y ha organizado e impartido un curso especial sobre biología evolutiva para profesores universitarios.

El doctor Larson tiene un activo laboratorio de investigación, que usa secuencias de ADN para examinar las relaciones evolutivas entre especies de vertebrados, especialmente salamandras y lagartos. Los estudiantes del laboratorio del doctor Larson han participado en estudios zoológicos de campo en todo el mundo, con proyectos en África, Australia, Asia, Madagascar, Norteamérica, Sudamérica y las islas del Caribe. El doctor Larson es autor de numerosas publicaciones científicas y ha trabajado como editor para las revistas *American Naturalist*, *Evolution*, *Journal of Experimental Biology*, *Molecular Phylogenetics and Evolution* y *Systematic Biology*. El doctor Larson es tutor académico de estudiantes universitarios y supervisor del currículo en biología de la Washington University.

Se puede contactar con el doctor Larson en: larsen@wustl.edu.

HELEN I'ANSON

Helen I'Anson, nacida en Inglaterra, es profesora de Biología en la Washington and Lee University en Lexington, Virginia. Obtuvo su doctorado en Fisiología en la University of Kentucky, Lexington, KY, con estudios posdoctorales en la University of Michigan, Ann Arbor, MI. Imparte cursos de fisiología animal, anatomía microscópica, neuroendocrinología, biología general y fisiología de la reproducción. Mantiene un activo programa de investigación centrado en la regulación neural del desarrollo reproductor. En particular, se interesa en cómo se reparte la energía en el organismo en desarrollo, cómo las señales del alimento y de los lugares donde se almacena éste son controladas por el cerebro y cómo se transducen estas señales para regular la actividad reproductora y la aparición de la pubertad en los mamíferos.

Sus aficiones comprenden la jardinería, la escalada, la pesca, la aromaterapia, la música y participar en conjuntos corales.

Se puede contactar con la doctora I'Anson en: iansonh@wlu.edu.

DAVID J. EISENHOUR

David J. Eisenhour es Profesor Asociado de Biología en la Morehead State University en Morehead, Kentucky. Obtuvo su doctorado en Zoología en la Southern Illinois University, Carbondale. Imparte cursos de ciencias ambientales, anatomía humana, zoología general, anatomía comparada, ictiología y zoología de vertebrados. David tiene un activo programa de investigación centrado en la sistemática, la biología de la conservación y la historia natural de los peces de agua dulce de Norteamérica. Se interesa particularmente por la diversidad de los peces de Kentucky, sobre los que está escribiendo un libro. Es autor de varias publicaciones con sus estudiantes de postgrado. David es tutor académico de los estudiantes de los cursos preparatorios de farmacia.

Entre sus aficiones se encuentran la pesca, el paisajismo, el bricolaje y sus tres hijos, quienes, junto con su mujer, participan activamente del trabajo de campo.

PRÓLOGO A LA EDICIÓN ESPAÑOLA

Una vez más, una edición más. Pero no un libro más. No un manual más. «El Hickman» es más Hickman en esta nueva edición. Resulta fascinante seguir la vida de un libro como si fuera eso precisamente, un ser vivo. Y no menos fascinante es ser testigo de su transformación, de sus cambios, de su evolución, en suma, sin perder su propia esencia ni su carácter. A lo largo de los años, hemos podido comprobar cómo este libro raramente defrauda. Se encuentran en él el tema amplio, la visión panorámica, la síntesis condensada y el detalle ilustrativo. La claridad en la exposición de los conceptos sigue siendo uno de sus rasgos distintivos; como el carácter pedagógico, que sólo los que frecuentamos el aula a diario apreciamos en todo su valor.

Este libro está tan vivo como la ciencia de que trata. Vive con y por la Zoología. Las nuevas generaciones de científicos van tomando el relevo de sus maestros, acrecentando el caudal de conocimientos que ponen a nuestra disposición, reorganizando y creciendo, añadiendo conceptos nuevos, herramientas nuevas, métodos nuevos, descubrimientos nuevos... pero conservando la solidez de las ideas claras, el carácter inquisitivo y el buen hacer de sus mayores.

La mejor prueba de su solidez es precisamente su plasticidad, su capacidad de ser útil con casi cualquier programa

de la asignatura o con cualquier plan de estudios. Esta última edición incorpora los enfoques más novedosos al estudio de nuestra disciplina, alertando siempre de la necesaria refutación impuesta por la metodología científica. Es especialmente brillante en mostrar a los alumnos cómo la Zoología no es una disciplina caduca ni aislada, sino que mantiene relaciones con muchas otras ramas de las ciencias de la vida, o de las Matemáticas, o de la Física.

Una vez más, los miembros del equipo de la edición española hemos trabajado con la ilusión, el empeño y el respeto que nos merecen nuestros alumnos, pasados, presentes y futuros. Y con el apoyo y el empuje que, también como siempre, nos brinda el equipo editorial de McGraw-Hill, personalizado en Marisa Álvarez y Cristina Sánchez, haciendo que un trabajo que pudiera ser tedioso resulte agradable, fluido y gratificante.

Solo con mimbres como los del Hickman podremos seguir cultivando y transmitiendo la avidez por el conocimiento zoológico, el amor por los animales y, a través de ellos, la conciencia de que vivimos en un entorno prestado que necesita de nuestros cuidados. Nos va el futuro en ello.

Fernando Pardos
Enero de 2006

P *Principios integrales de Zoología* es un texto universitario diseñado para un curso de zoología general. Esta decimotercera edición, al igual que las anteriores, describe la diversidad de la vida animal y las fascinantes adaptaciones que permiten a los animales ocupar casi todos los nichos ecológicos concebibles. Los cambios de esta edición, más extensos y profundos que las últimas revisiones anteriores, han afectado a todos y cada uno de los aspectos del libro, desde una puesta al día general y la incorporación de nuevos descubrimientos hasta una total revisión de las ilustraciones. Para conseguir una nueva perspectiva en esta edición, hemos contado con tres capacitados zoólogos para revisar los capítulos sobre invertebrados. Han aportado nuevos puntos de vista y nuevas perspectivas, además de los conocimientos actualizados en sus respectivas áreas de interés y su experiencia investigadora.

En esta revisión hemos mantenido la organización básica de la duodécima edición y sus rasgos característicos, con especial énfasis en los principios de la evolución y la ciencia zoológica. También mantiene sus rasgos pedagógicos, que han hecho que las anteriores ediciones fueran asequibles para los estudiantes: textos introductorios a cada capítulo sobre el tema que se tratará en ellos; un resumen en cada capítulo con un cuestionario de repaso para ayudar a la comprensión y al estudio; ilustraciones rigurosas, precisas y atractivas; etimologías de los términos incluidas en el texto; notas y ensayos en los capítulos que complementan y resaltan el texto, ofreciendo interesantes datos adicionales al discurso, y un extenso glosario que proporciona la etimología y la definición de los términos.

NOVEDADES DE LA DECIMOTERCERA EDICIÓN

Muchas de las mejoras de esta edición son el resultado directo de las sugerencias de muchos profesores de zoología que han leído y comentado los capítulos de la duodécima edición. Aquí detallamos los principales cambios en cada capítulo. En general, hemos revisado todos los capítulos para pulir el estilo, haciendo que el texto sea actual pero sin demasiados detalles, haciendo más énfasis en la experimentación y en los estudios comparados en zoología. Aunque el orden de los capítulos se mantiene igual que en la anterior edición, hemos reorganizado el contenido de varios de ellos. Hemos actualizado la bibliografía y rehecho o sustituido muchas ilustraciones. Al final de cada capítulo se sugieren temas para buscar en Internet. Los enlaces correspondientes se encuentran en: www.mbhe.com/hickmanipz13.

Principales cambios en los capítulos

La vida: principios biológicos y la ciencia de la Zoología (Capítulo 1)

Hemos actualizado el tema del debate sobre los derechos de los animales con referencias recientes que describen el controvertido uso de los animales de laboratorio en la investigación médica. En la sección sobre evolución se menciona que las opiniones religiosas conocidas como «ciencia creacionista» han reaparecido recientemente bajo el nombre de «teoría del diseño inteligente».

Origen y química de la vida (Capítulo 2)

Hemos incorporado el hallazgo de aminoácidos en meteoritos como prueba del ensamblaje químico espontáneo de precursores de las proteínas, y se hace referencia a la síntesis experimental de genes y proteínas extintas como pruebas para las hipótesis evolutivas.

La célula como unidad de la vida (Capítulo 3)

Hemos rehecho este capítulo para poner al día sus materiales, añadiendo nuevas ilustraciones coordinadas con el texto para mejorar la claridad. Hemos puesto especial atención en las secciones sobre los componentes de las células eucariontes y sus funciones, en las especializaciones de la superficie celular, en las funciones de la membrana (con una nueva sección sobre la difusión por canales) y en la mitosis y la estructura de los cromosomas.

Metabolismo celular (Capítulo 4)

Hemos rehecho las secciones para mejorar la claridad y la fluidez, y hemos añadido una nota sobre la producción de dióxido de carbono, señalando que aunque existe un delicado equilibrio entre el consumo y la producción de oxígeno y dióxido de carbono por los seres vivos, la industrialización humana, que lleva al calentamiento global, amenaza este equilibrio. Las ilustraciones del capítulo son nuevas.

Genética (Capítulo 5)

Este capítulo se ha reelaborado para perfilar el lenguaje.

Evolución orgánica (Capítulo 6)

Hemos introducido un nuevo ejemplo, el polimorfismo en el tamaño del pico de un pinzón africano, utilizado para desafiar a la teoría gradualista de Darwin, y hemos aclarado las definiciones del cuello de botella poblacional y del efecto fundador.

El proceso reproductor (Capítulo 7)

Entre los muchos cambios realizados en este capítulo hemos reelaborado la nota sobre los anticonceptivos y las hormonas placentarias para reflejar los trabajos actuales.

Principios del desarrollo (Capítulo 8)

Hemos reescrito la sección sobre la distribución del vitelo en los embriones en desarrollo y revisado el texto para ofrecer una visión amplia del desarrollo tras la segmentación. Hay nuevas secciones que describen cambios en un embrión durante la formación de las tres capas embrionarias y las dos cavidades corporales. Las diferencias en las secuencias del desarrollo de los taxones protóstomos y deuteróstomos se han clarificado, y el material se ha redistribuido en una sección aparte que expone las variaciones sobre los patrones típicos de algunos miembros de estos dos grupos. Se han añadido dos nuevas figuras; una para aclarar la secuencia general del desarrollo y la otra para ilustrar un ciclo vital en el que un embrión tiene poco vitelo y debe desarrollarse como una larva que se alimenta antes de convertirse en la forma adulta. Hemos añadido una pequeña sección para explicar que los biólogos estudian el desarrollo por distintas razones, en particular para buscar los rasgos comunes del desarrollo que pudieran indicar linajes comunes entre los taxones y para comprender los mecanismos por los que un cigoto, de una sola célula, llega a convertirse en un organismo complejo.

El patrón arquitectónico de los animales (Capítulo 9)

El material de este capítulo se ha reordenado para ilustrar los modelos de organización de los animales. Hemos añadido nuevas secciones para explicar cómo distintas secuencias del desarrollo dan lugar a diferentes estructuras en el adulto. Una nueva figura ilustra el origen de las cavidades corporales, incluidos el tubo digestivo, el pseudoceloma y el celoma. Otra nueva figura muestra cómo la secuencia del desarrollo difiere entre los animales diblásticos y los cuatro tipos de animales triblásticos. Se explican también las diferencias en las secuencias del desarrollo entre los deuteróstomos y los protóstomos, tanto ecdisozoos como lofotrocozoos.

Clasificación y filogenia de los animales (Capítulo 10)

En este capítulo hemos añadido la observación de que muchas subespecies taxonómicas han resultado merecer el estatus de especies independientes tras estudios detallados. También hemos trabajado en las secciones sobre el dinamismo del concepto de especie y el significado del *PhyloCode*.

Los grupos de protozoos (Capítulo 11)

Este capítulo se ha reorganizado por completo y se ha expandido para incluir las nuevas relaciones taxonómicas deducidas de los estudios moleculares. Hemos añadido un cladograma que muestra la diversificación de los eucariontes a partir de un antecesor procarionte. Este cladograma muestra 13 grandes clados eucariontes que contienen taxones de protozoos. Los metazoos se incluyen en el clado Opistoconchos. Hemos hecho un gran esfuerzo para incluir nombres de taxones de los esquemas de clasificación tradicionales, así como los utilizados en los cladogramas más recientes. Se explican algunos rasgos morfológicos y moleculares que parecen definir clados particulares. Grupos como las amebas, cuya clasificación está cambiando, se discuten en términos más generales. Hemos añadido una nueva descripción del dinoflagelado *Pfiesteria piscicida*.

Mesozoos y parazoos (Capítulo 12)

Los cambios de este capítulo son una sección más integrada de los sistemas de canales y el flujo de agua en las esponjas, así como un pequeño incremento en la sección sobre el origen de los metazoos. Hemos añadido una nueva descripción del hábitat y el modo de vida de una familia de esponjas cavernícolas sin coanocitos; estas esponjas son carnívoras y complementan su dieta mediante una simbiosis con bacterias que utilizan metano. Recientes análisis filogenéticos de la clasificación de las esponjas utilizando datos moleculares sugieren que las esponjas silíceas constituyen un clado distinto de las esponjas calcáreas. Varios dibujos se han actualizado y mejorado.

Los animales radiados (Capítulo 13)

Entre los pocos cambios realizados en este capítulo, se ha trasladado la descripción de la estructura básica de pólipos y medusas a la sección sobre forma y función. Así se facilitará a los estudiantes la comprensión de los planes generales de organización de los cnidarios y de su ciclo vital antes de adentrarse en los detalles de cada clase. Hay otros pequeños cambios en varias secciones del capítulo. Hemos añadido un diagrama del ciclo vital de *Tubularia* a la fotografía de este animal. Hay varias fotografías nuevas que sustituyen a otras antiguas.

Los bilaterales acelomados (Capítulo 14)

Hemos actualizado el número de especies de cada filo y revisado las recientes pruebas moleculares de las relaciones entre los grupos de bilaterales acelomados. Sigue habiendo controversia acerca de la validez del filo Platelminetos y de la monofilia de las tres clases tradicionales, especialmente de los Turbellarios, que son parafiléticos. Hemos expuesto pruebas moleculares y morfológicas que cuestionan las relaciones de los acelos con el resto de los filos bilaterales. Se han actualizado varias figuras, se han

mejorado los esquemas de los ciclos vitales de los parásitos y se han puesto al día las relaciones de los taxones de los platelmintos en el cladograma resumen (Fig. 14-28).

Los animales pseudocelomados (Capítulo 15)

Las recientes pruebas moleculares apoyan una vuelta a las tradicionales clases de nematodos, pero la monofilia de este filo es cuestionable. Hemos actualizado el número de especies de cada taxón y discutido las pruebas moleculares de las relaciones entre los filos de ecdisozoos y lofo-trocozoos. Hemos revisado el tratamiento de la captación de nutrientes en los nematomorfos adultos. Las ilustraciones incluyen ahora una figura sobre el ciclo vital de los rotíferos y las relaciones filogenéticas entre los distintos taxones, además de una nueva imagen de las mandíbulas de un acantocéfalo junto a la del mismo animal alimentándose.

Los moluscos (Capítulo 16)

Hemos actualizado las pruebas moleculares que sugieren las relaciones entre las clases de Moluscos y las de estos con otros filos de protóstomos. Se ha añadido nueva información del registro fósil. Se han sustituido varias fotografías para mejorar la claridad o el contraste del color y se ha redibujado el cladograma resumen.

Los gusanos segmentados (Capítulo 17)

Hemos hecho numerosas modificaciones en este capítulo para mejorar la legibilidad, actualizando el material y cambiando la interpretación, además de eliminar información técnica potencialmente confusa. Hemos cambiado todas las apariciones de «somitos» y «metámeros» por «segmentos» para que los estudiantes comprendan mejor el significado de la segmentación. Se ha incorporado nueva información sobre la evolución independiente de la segmentación, además de añadir interpretaciones recientes sobre la diversidad de los anélidos.

Los artrópodos (Capítulo 18)

Hemos reelaborado sustancialmente este capítulo para añadir nueva información sobre la esclerotización cuticular, la morfología y la función estructural. Se ha añadido una breve discusión sobre el superfilo Panartrópodos. A lo largo del capítulo se discute nueva información sobre las interpretaciones evolutivas dentro de los artrópodos, las características de los distintos grupos y sus rasgos morfológicos. También se ha añadido nuevo material relativo a los análisis moleculares comparados sobre la evolución de artrópodos y anélidos. Se proporcionan números de especies, indicadores de la diversidad específica, para todos los grandes grupos, de forma que los estudiantes puedan establecer análisis comparados de la diversidad. Otros temas nuevos son una introducción al problema

evolutivo de los «unirrámicos» y una discusión más completa de las posibles razones para el éxito de los artrópodos (especialmente en lo concerniente al pequeño tamaño corporal). Se ha incluido información anecdótica interesante para captar el interés de los estudiantes.

Los mandibulados acuáticos (Capítulo 19)

Hemos aumentado la discusión sobre las pruebas moleculares que sitúan a los Insectos como el grupo hermano de los Crustáceos, además de ciertas opiniones en contra de la denominada hipótesis «unirrámicos». También se trata de la tagmatización y de la esquizocelia en varios puntos del capítulo.

Los mandibulados terrestres (Capítulo 20)

Al igual que los otros capítulos, éste se ha estilizado, se ha corregido su contenido y expandido determinados aspectos, como la actualización de las plagas de insectos; correcciones respecto a los insectos marinos; una discusión más completa sobre los datos embriológicos, que sugieren que los apéndices birrámeos podían haber estado presentes en los insectos ancestrales; la evolución independiente de los tubos de Malpígio en los insectos y las arañas; y la evolución independiente de los sistemas traqueales en los distintos grupos de artrópodos que los poseen. A todo lo largo del capítulo se han incluido índices de diversidad de las especies. También se aportan cifras de diversidad para los insectos y datos actualizados de la clasificación. La revisión del capítulo está dominada por una gran cantidad de información nueva relativa a determinados taxones y especies. Hemos mejorado la descripción de la metamorfosis y clarificado el uso de los términos «muda» y «ecdisis». Se ha añadido nueva información relacionada con las plagas de insectos y las especies de interés económico. Hemos eliminado hipótesis ya descartadas y revisado la discusión de la evolución de las alas en los insectos.

Los protóstomos menores (Capítulo 21)

Las relaciones de los filos que se tratan en este capítulo, tanto entre sí como con el resto de los bilaterales, se encuentran entre las más controvertidas. Hemos incorporado datos moleculares y morfológicos que sugieren que los pentastómidos son, de hecho, crustáceos especializados. También se presenta la discusión sobre los Pogonóforos y los Vestimentíferos como poliquetos de la familia Siboglínidos. Introducimos datos adicionales que ponen en cuestión el estatus de filo para los Equiúridos, junto con cifras actualizadas del número de especies de cada taxón. Se ha incrementado la discusión sobre la biología de los Briozoos. En todo el capítulo se han puesto al día las fotografías y los dibujos.

Los equinodermos y los hemicordados (Capítulo 22)

Describimos el curioso tejido colágeno variable y su importancia para la biología de los equinodermos. La mayoría de los zoólogos opinan hoy que los Concentricloideos no constituyen una clase, pero existe escaso acuerdo acerca de sus relaciones con otros equinodermos. Recientes pruebas moleculares sugieren que los Enteropneustos no son un taxón monofilético, y que los Pterobranquios han aparecido del interior del linaje de los Enteropneustos. Los datos moleculares también indican que los Hemicordados son el taxón hermano de los Equinodermos antes que de los Cordados. Se ha mejorado el color y el contraste de las figuras y diagramas del capítulo, y se han actualizado las relaciones filogenéticas entre los taxones.

Los peces (Capítulo 24)

Los principales cambios de este capítulo son la sección sobre la evolución de los sarcopterigios, que se ha reescrito para ligarla con el origen de los tetrápodos, además de la inserción de una nueva sección sobre el oído de los peces y los osículos de Weber. En este capítulo se han revisado las figuras profusamente.

Los primeros artrópodos y los anfibios modernos (Capítulo 25)

Para este capítulo hemos revisado el material sobre las cámaras del corazón y las estructuras tegumentarias, especialmente las glándulas granulares, además de incorporar una nueva convención que favorece el nombre de Urodelos sobre el de Caudados para designar al orden de las salamandras.

El origen de los amniotas y los grupos de reptiles (Capítulo 26)

Las relaciones de las tortugas con el resto de los amniotas siguen siendo controvertidas. Aunque algunos autores han situado las tortugas entre los Diápsidos, en esta edición las mantendremos en los Anápsidos mientras esperamos que los recientes análisis moleculares tengan mayor aceptación.

Las aves (Capítulo 27)

Aunque el debate sobre el origen del vuelo no ha remitido, hemos reflejado el mayor apoyo que está alcanzando la hipótesis «planeadora». La clasificación de las aves en el nivel de orden también sigue siendo controvertida. Como la clasificación bioquímica de Sibley/Ahlquist no ha tenido una amplia aceptación, mantenemos aquí una clasificación tradicional. Sin embargo, todas las ratites se han incluido en el único orden Estrucioniformes. El número de las especies de aves reconocidas excede las 9900.

Los mamíferos (Capítulo 28)

Como la formación de la articulación mandibular entre el escamoso y el dentario es el rasgo de mamífero definitivo para los fósiles, hemos añadido una nueva figura que muestra la evolución del cráneo de los mamíferos, especialmente de la articulación mandibular. Hemos actualizado el texto del recuadro sobre la evolución de las ballenas. La actualización de la taxonomía de los mamíferos implica la división de los marsupiales en siete órdenes.

Soporte, protección y movimiento (Capítulo 29)

Entre las diversas actualizaciones y revisiones de las figuras en este capítulo, hemos reescrito el recuadro sobre la osteoporosis para incluir trabajos recientes sobre terapias hormonales y no hormonales. Se han realizado numerosos cambios en la sección sobre el movimiento animal para mejorar la precisión y la claridad.

Homeostasis (Capítulo 30)

Hemos revisado varias figuras en este capítulo, además de añadir información en la sección sobre la regulación de la temperatura.

Fluidos internos y respiración (Capítulo 31)

Este capítulo ha sido reescrito en profundidad para mejorar la claridad y la precisión e integrar las ilustraciones en el texto. Gran parte de los dibujos y fotografías se han revisado para esta edición. Un nuevo recuadro de texto describe las enfermedades coronarias.

Digestión y nutrición (Capítulo 32)

Las secciones sobre la regulación de la ingesta de alimento y la digestión se han revisado extensamente para actualizar la información sobre la termogénesis inducida por la dieta y el papel de los recién descubiertos péptidos grelina y PYY en la regulación a corto plazo de la ingesta alimentaria.

Coordinación nerviosa (Capítulo 33)

Hemos hecho numerosos retoques en las secciones que tratan sobre la generación del potencial neuronal de acción, la sinapsis y la química de la visión. Un nuevo recuadro de texto describe la capacidad de ciertos peces para recibir señales bioeléctricas, y de otros peces para generar campos eléctricos fuertes o débiles mediante órganos eléctricos. Gran parte de las ilustraciones se han revisado.

Coordinación química (Capítulo 34)

Hemos actualizado extensamente el capítulo, añadiendo una sección para explicar el papel de la hormona juvenil en la diapausa de los insectos.

Inmunidad (Capítulo 35)

Este capítulo se ha revisado extensamente para actualizar su contenido y mejorar la claridad en la exposición de esta materia. También hemos extendido la sección que trata del VIH/SIDA, y preparado nuevas ilustraciones que están mejor integradas en el texto.

Comportamiento animal (Capítulo 36)

Para esta edición hemos aclarado la terminología del comportamiento social, incluida la conducta agonista, el comportamiento competitivo, la conducta social coordinada y la cooperación. Se han introducido ejemplos y citas de trabajos recientes de T. Clutton-Brock.

La biosfera y la distribución animal (Capítulo 37)

Hemos revisado profundamente el tratamiento de los entornos marinos, expandiendo las descripciones de las comunidades bentónicas, de las zonas submareales e intermareales, de los arrecifes de coral, de las zonas de sedimentos blandos, de los manantiales hidrotermales y del reino pelágico. Estas nuevas secciones se han reforzado con fotografías y referencias representativas. También hemos aumentado la sección sobre la zoogeografía para hacer énfasis en el papel de la sistemática filogenética en la biogeografía histórica.

Ecología animal (Capítulo 38)

Hemos introducido el concepto de la dinámica metapoblacional, la interacción de múltiples poblaciones interactuando genéticamente. Esta interacción puede ser crucial para evitar la extinción de una especie cuando una población local se ha reducido o ha sido eliminada por un cambio en el entorno. Se han añadido secciones sobre los importantes temas de la extinción y la biodiversidad, señalando los principales estudios paleontológicos de los cambios macroevolutivos en la biodiversidad de la Tierra.

AYUDAS A LA ENSEÑANZA Y AL APRENDIZAJE

Para ayudar a los estudiantes en el **desarrollo del vocabulario**, las palabras importantes se han resaltado en letra **negrita**, además de proporcionar la etimología de los términos zoológicos y técnicos y también de los nombres genéricos de los animales cuando aparecen por primera vez en el texto. Así, los estudiantes se familiarizan gradualmente con las raíces más comunes de los términos especializados. Un extenso **glosario** con casi 1100 términos proporciona el origen y la definición de cada uno de ellos. Se han añadido muchos términos y definiciones nuevas para esta edición.

Un rasgo distintivo de este libro es un **prólogo** para cada capítulo que desarrolla algún tema o asunto relacionado con el capítulo en cuestión. Algunos de estos prólogos presentan principios biológicos, principalmente evolutivos; otros, especialmente en las secciones de repaso, se refieren a rasgos característicos del grupo tratado en el capítulo. Todos ellos intentan presentar algún concepto importante extraído del capítulo de una forma interesante que facilite el aprendizaje de los estudiantes además de captar su interés y picar su curiosidad.

Las **notas** de los capítulos, a todo lo largo del libro, aumentan el material del texto y ofrecen interesantes aspectos paralelos sin interrumpir el discurso. Hemos preparado abundantes notas nuevas para esta edición y revisado muchas de las existentes.

Para ayudar a los estudiantes en el repaso de los capítulos, cada uno de ellos finaliza con un **resumen** conciso, un **cuestionario** de repaso y una lista de **bibliografía** seleccionada y comentada. El cuestionario permite al alumno autoevaluarse y comprender el material más importante del capítulo.

El **apéndice histórico**, exclusivo de este libro, reúne los descubrimientos clave en la historia de la zoología, y describe por separado libros y publicaciones que han contribuido al desarrollo de esta ciencia. Muchos lectores han encontrado una valiosa fuente de información en este apéndice, que se sigue consultando mucho después de finalizar los estudios. El apéndice histórico puede consultarse en la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13.

Una vez más, William C. Ober y Claire W. Garrison han reforzado las ilustraciones de este libro con muchos dibujos nuevos a todo color que sustituyen a otros antiguos o acompañan al material nuevo. En ciertos capítulos, prácticamente todas las ilustraciones han sido mejoradas, retocadas o sustituidas. La habilidad artística de Hill, su conocimiento de la Biología y la experiencia adquirida en su anterior profesión de médico han enriquecido este texto desde hace nueve ediciones. Claire practicó la pediatría y la obstetricia antes de dedicarse por completo a la ilustración científica. Los textos ilustrados por Bill y Claire han sido reconocidos a nivel nacional y ganado galardones de la Association of Medical Illustrators, American Institute of Graphic Arts, Chicago Book Clinic, Printing Industries of America y Bookbuilders West. También han recibido el Art Directors Award.

AGRADECIMIENTOS

Revisar el libro *Principios integrales de Zoología* y hacer que siga siendo interesante, actual y valioso una edición tras otra es una tarea monumental. En esta edición, este trabajo se ha visto enormemente facilitado por la ayuda de tres experimentados científicos que han revisado todos los capítulos dedicados a los invertebrados, aportando au-

torizados puntos de vista sobre sus áreas de investigación en Zoología. Sin su ayuda, esta extensa revisión no habría sido posible.

Susan Keen (Capítulos 8, 9, 11, 12, 13) (Ph. D. University of California-Davis) es una zoóloga de invertebrados con especial interés en el ciclo vital de las medusas y profesora en la Universidad de California. Ha estado enseñando evolución y diversidad animal en cursos de Biología durante 13 años, y le gusta diseñar programas y desarrollar ejercicios de laboratorio. También imparte seminarios para graduados sobre la enseñanza de la Biología. Además de revisar cinco capítulos para esta edición, Susan ha compartido con el primer autor la responsabilidad de coordinar las revisiones del resto de los autores y colaboradores.

Robert J. Toonen (Capítulos 14, 15, 16, 21, 22) (Ph.D. University of California en Davis) es Assistant Research Professor en el Hawai Institute of Marine Biology, en la School of Ocean and Earth Science and Technology de la University of Hawai en Manoa. Su actual investigación financiada está centrada en la ecología larvaria de los invertebrados marinos; en la genética de poblaciones y la filogenia de los invertebrados de los arrecifes de coral; en la cultura de los ornamentos marinos y la ciencia de los acuarios. También ha publicado más de 100 artículos de divulgación sobre biología de los invertebrados, acuariofilia y conservación.

Matthew M. Douglas (Capítulos 17, 18, 19, 20) (Ph.D. University of Kansas) es profesor y director de departamento en el Grand Rapids Community College, Senior Adjunct Research Scientist, Snow Entomological Museum, University of Kansas y Adjunct Professor de entomología, Graduate School, Michigan State University. Entre los intereses investigadores de Matt se encuentran la evolución de los insectos y la emigración de la mariposa monarca. Además de publicar profusamente en revistas de investigación, es autor de dos libros sobre mariposas (University of Michigan Press), una novela y cinco guiones de cine.

Los autores también agradecen sinceramente a los revisores cuyas numerosas sugerencias para mejorar el texto resultaron muy valiosas en el proceso. Su experiencia con estudiantes de distinta preparación y su interés y conocimiento de la materia contribuyeron a dar al texto su forma final.

Dennis Anderson, *Oklahoma City Community College*
 Patricia M. Biesiot, *University of Southern Mississippi*
 Donna M. Bruns Stockrahm, *Minnesota State University-Moorhead*
 Nancy M. Butler, *Kutztown University*
 Brian P. Butterfield, *Freed-Hardeman University*
 Laura Carruth, *Georgia State University*

Roger D. Choate, *Oklahoma City Community College*
 Tamara J. Cook, *Sam Houston State University*
 Peter K. Ducey, *State University of New York-Cortland*
 Tom Dudley, *Angelina College*
 Elizabeth Duewer, *University of Wisconsin-Platteville*
 Andrew Goliszek, *North Carolina A&T State University*
 Harold Heatwole, *North Carolina State University-Raleigh*
 Mark E. Knauss, *Floyd College*
 Eric C. Lovely, *Arkansas Tech University*
 Kevin Lumney, *Ohio State University*
 Kevin Lyon, *Jones County Junior College*
 Esther Ofulue, *University of Wisconsin-Platteville*
 Robert K. Okazaki, *Weber State University*
 Marc C. Perkins, *Orange Coast College*
 Marjorie L. Reaka-Kudla, *University of Maryland-College Park*
 Jon B. Scales, *Midwestern State University*
 Douglas G. Smith, *University of Massachusetts, Amherst*
 Scott D. Snyder, *University of Nebraska at Omaha*
 Anthony J. Stancampiano, *Oklahoma City Community College*
 Richard E. Trout, *Oklahoma City Community College*
 Danny B. Wann, *Carl Albert State College*
 Dwina W. Willis, *Freed-Hardeman University*

Los autores desean expresar su reconocimiento a los editores y al personal de McGraw-Hill Higher Education que han hecho posible este proyecto. Agradecer especialmente la ayuda de Colin Wheatley y Marge Kemp, y de Fran Schreiber, que fueron las fuerzas directrices que pilotaron el texto a lo largo de su desarrollo. Jayne Klein se las ingenió para mantener a los autores, el texto, las ilustraciones y los programas de producción dentro de los plazos. John Leland supervisó todo el programa de fotografías. David Hash controló el diseño interior del libro y el de la cubierta. Estamos en deuda con ellos por su talento y su dedicación.

Aunque intentamos por todos los medios ofrecer un texto sin errores, inevitablemente se encontrarán incorrecciones en un libro del alcance y la complejidad de éste. Estaremos muy agradecidos a los lectores que tengan sugerencias o comentarios si los envían a Fran Schreiber, Developmental Editor, 2460 Kerper Boulevard, Dubuque, IA 52001. También puede ponerse en contacto con Fran por correo electrónico: Fran_schreiber@mcgraw-hill.com o bien a través de la página electrónica de este libro: www.mhhe.com/hickmanipz13.

Cleveland P. Hickman, Jr.
 Larry S. Roberts
 Allan Larson
 Helen l'Anson
 David Eisenhour

PARTE PRIMERA

Introducción a la vida animal

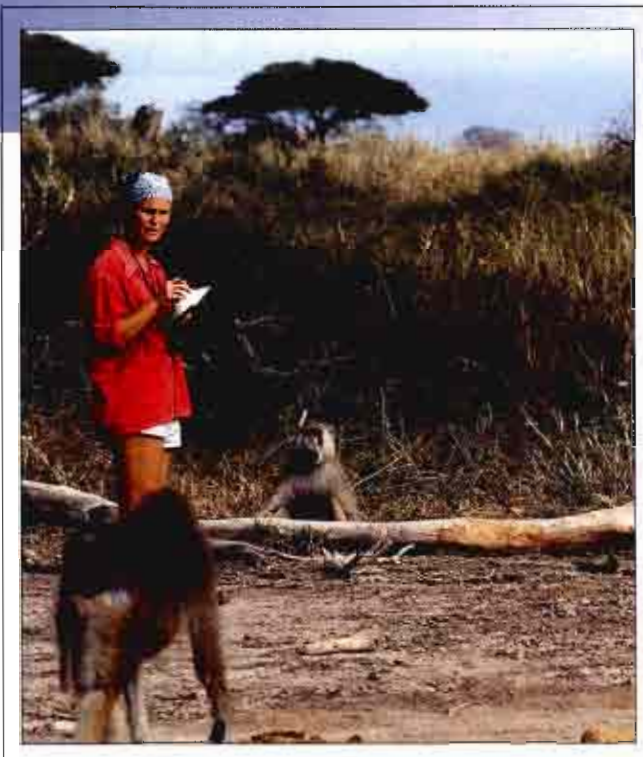
1



Una anémona tubícola (el ceriántido Botruanthus benedeni) del este del Pacífico.

- 1 La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica
- 2 El origen y la química de la vida
- 3 La célula como unidad de vida
- 4 Metabolismo celular

La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica



Una zóologa estudiando el comportamiento de los papiones en la Reserva de Amboseli, en Kenia.

Los principios básicos

Nuestro conocimiento del mundo animal aumenta gracias a la aplicación activa de una serie de principios fundamentales que guían nuestras investigaciones. De la misma forma que la investigación espacial está tanto dirigida como limitada por la tecnología disponible, la exploración del mundo animal depende en gran manera de nuestros interrogantes, métodos y principios. El área de conocimiento que llamamos Zoología sólo tiene sentido si los principios que utilizamos en su construcción son claros.

Los principios de la Zoología moderna tienen muy diversas fuentes y una larga historia. Algunos derivan de las leyes de la física y la química, que se cumplen en todos los sistemas vivos. Otros derivan del método científico, que nos dice que nuestras hipótesis sobre el mundo animal son inútiles a menos que nos dirijan a obtener datos que las confirmen. Muchos principios importantes derivan de estudios previos

sobre el mundo vivo, del que los animales son sólo una parte. Los principios de la herencia, la variación y la evolución orgánica conducen el estudio de la vida desde sus formas unicelulares más simples hasta los animales, hongos y plantas más complejos. Ya que todas las formas de vida comparten una historia evolutiva común, los principios derivados del estudio de un grupo a menudo se aplican a otro. Al rastrear los orígenes de nuestros principios operativos vemos que los zoólogos no están aislados en sí mismos, sino que son parte integrante de la comunidad científica.

Comenzaremos nuestro estudio de la Zoología no restringiendo nuestro enfoque al mundo animal, sino con una búsqueda mucho más amplia de nuestros principios más básicos y sus diversas fuentes. Estos principios dirigen nuestros estudios sobre los animales y simultáneamente los integran en el contexto, más amplio, del conocimiento humano.

La Zoología, el estudio científico de la vida animal, se erige sobre siglos de interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal. Las mitologías de casi cualquier cultura pueden ilustrar sus intentos de resolver los misterios de la vida animal y su origen. Hoy en día los zoólogos se enfrentan a los mismos misterios con los más avanzados métodos y tecnologías, desarrollados por todas las ramas de la ciencia. Comencemos por registrar la diversidad de la vida animal y organizarla de forma sistemática. Este proceso complicado y excitante se apoya en las contribuciones individuales de miles de zoólogos que trabajan en todas las dimensiones de la biosfera (Figura 1-1). A través de este trabajo intentamos comprender cómo se originó la diversidad animal y cómo los animales llevan a cabo los procesos vitales básicos que les permiten adaptarse y sobrevivir en tantos ambientes diferentes.

Este capítulo expone las propiedades fundamentales de la vida animal, los principios metodológicos en los que se basa su estudio y dos importantes teorías que guían nuestra investigación: (1) la teoría de la evolución, princi-

pio organizador central de la biología, y (2) la teoría cromosómica de la herencia, que guía nuestro estudio sobre la herencia y la variación en los animales. Estas teorías unifican nuestro conocimiento del mundo animal.

PROPIEDADES FUNDAMENTALES DE LA VIDA

¿Se puede definir la vida?

Comencemos con una pregunta difícil: ¿qué es la vida? Aunque se han hecho durante años muchos intentos de definir la vida, las definiciones simples están condenadas al fracaso. Al tratar de definir la vida de una manera sencilla, buscamos propiedades inmutables a lo largo de su historia. Sin embargo, las propiedades que la vida presenta hoy (pp. 4-10) son muy diferentes a las que tenía en su origen. La historia de la vida muestra grandes y continuos cambios, lo que llamamos *evolución*. Conforme la genealogía de la vida progresaba y se ramificaba a partir de su

**A****B****C****D****Figura 1-1**

Algunas de las muchas dimensiones de la investigación zoológica: **A**, observación de morenas en Maui, Hawaii; **B**, trabajando con osos polares sedados; **C**, anillando ánades reales; **D**, observando una *Daphnia pulex* ($\times 150$) con el microscopio.

forma más primitiva hasta los millones de especies actuales, nuevas propiedades evolucionaron y pasaron de generación en generación. A través de este proceso, los sistemas vivos han producido muchos rasgos extraños y espectaculares, que no tienen contrapartida en el mundo inanimado. Estas propiedades inesperadas emergen en muchas líneas diferentes en la historia evolutiva de la vida y dan lugar a la gran diversidad de organismos que podemos observar en la actualidad.

Podríamos intentar definir la vida sobre la base de sus propiedades universales, que eran evidentes ya en su origen. Por ejemplo, la replicación de las moléculas se puede rastrear hasta el origen de la vida y representa una de sus propiedades más universales. Definir la vida basándose en las propiedades presentes en su origen crea un gran problema ya que estas características son probablemente las mismas que los seres vivos comparten con algunas formas no vivas. Para estudiar el origen de la vida debemos preguntarnos cómo las moléculas orgánicas adquirieron la capacidad de replicarse de forma precisa, pero ¿dónde trazaremos la frontera entre aquellos procesos replicativos que definen la vida y aquellos otros que no son sino propiedades químicas generales de la materia de la que surgió? La replicación de estructuras cristalinas complejas en formas químicas no vivas se puede confundir, por ejemplo, con las propiedades de replicación molecular que asociamos con la vida. Si definimos la vida utilizando solamente las propiedades más avanzadas que caracterizan a los sistemas vivos altamente evolucionados que conocemos hoy en día, el mundo inanimado no entorpecería esta definición, pero estaríamos eliminando aquellas formas de vida muy tempranas, antecesoras de todas las restantes y que confieren a la vida su unidad histórica.

Por último, nuestra definición se debe basar en la historia común de la vida en la Tierra. La historia del origen de la vida le proporciona una identidad y continuidad que la distingue del mundo no vivo. Podemos seguir esta historia común hacia atrás en el tiempo, desde las diversas formas que observamos hoy y en el registro fósil hasta su antecesor común que apareció en la atmósfera de la primitiva Tierra (Capítulo 2). Todos los organismos que forman parte de esta larga historia de ascendencia hereditaria desde la forma de vida ancestral común quedan incluidos en nuestro concepto de vida.

No intentamos limitar la vida a una definición simple, pero sí podemos identificar al mundo vivo a través de su historia de ascendencia evolutiva común y separarlo del inanimado. Muchas propiedades importantes han surgido a lo largo de la historia de la vida y se presentan en los seres vivos en diversas combinaciones. Estas propiedades, que se discuten en la siguiente sección, identifican inequívocamente a sus poseedores como parte de la entidad histórica unitaria que llamamos vida. Tales caracteres están presentes en las formas de vida más evolucionadas, como las que componen el reino animal. Ya que son esenciales para el mantenimiento y funcionamiento de las formas de vida que

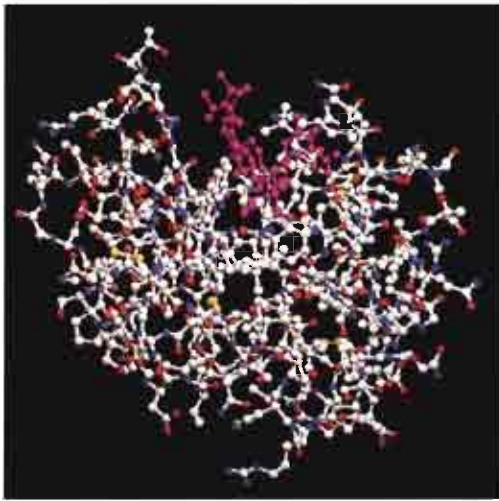
las poseen, estas propiedades deberían persistir a través de la historia evolutiva futura de la vida.

Caracteres generales de los sistemas vivos

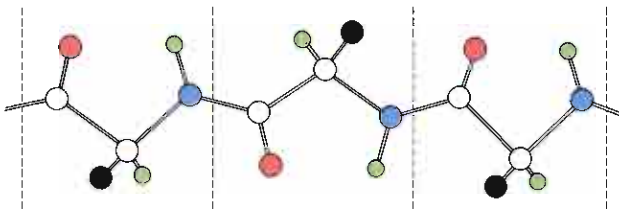
Los caracteres generales más importantes que han aparecido durante la historia de la vida son: la exclusividad química, la complejidad y la organización jerárquica, la reproducción (herencia y variación), la posesión de un programa genético, el metabolismo, el desarrollo y la interacción ambiental.

1. **Exclusividad química.** *Los sistemas vivos muestran una organización molecular exclusiva y compleja.* Los sistemas vivos presentan un conjunto de grandes moléculas, conocidas como macromoléculas, que son mucho más complejas que las de pequeño tamaño de la materia no viva. Estas macromoléculas están compuestas por los mismos tipos de átomos y de enlaces químicos que aparecen en la materia inerte y obedecen todas las leyes fundamentales de la química; lo que las hace únicas es solamente su organización estructural compleja. Distinguimos cuatro categorías principales de macromoléculas biológicas: ácidos nucleicos, proteínas, hidratos de carbono y lípidos (Capítulo 2). Estas categorías difieren en la estructura de sus partes, en los tipos de enlaces químicos que mantienen juntas sus subunidades y en sus funciones en los sistemas vivos.

Las estructuras generales de estas macromoléculas evolucionaron y se estabilizaron muy pronto en la historia de la vida. Con algunas modificaciones, las mismas estructuras generales se encuentran en todas las formas de vida que observamos actualmente. Las proteínas, por ejemplo, contienen unas 20 clases específicas de subunidades aminoácidas unidas por enlaces peptídicos en una secuencia lineal (Figura 1-2). Existen otros enlaces adicionales entre aminoácidos no adyacentes en la cadena de la proteína, que confieren a ésta una estructura tridimensional compleja (Figuras 1-2 y 2-11). Una proteína típica contiene varios cientos de subunidades aminoácidas. A pesar de la estabilidad de esta estructura proteica básica, el orden de los distintos aminoácidos en la molécula de proteína está sujeto a una enorme variación. Esta variación es en último término responsable de gran parte de la diversidad que observamos entre las diferentes formas de vida. De forma semejante, los ácidos nucleicos, los hidratos de carbono y los lípidos contienen enlaces característicos que unen subunidades variables (Capítulo 2). Esta organización proporciona a los sistemas vivos tanto una uniformidad bioquímica como una gran diversidad potencial.



A



B

Figura 1-2

Simulación por ordenador de la estructura tridimensional de la proteína lisozima (**A**), utilizada por los animales para destruir bacterias. La proteína es un cordón lineal de subunidades denominadas aminoácidos, unidas como se muestra en **B**, que se pliega según un patrón tridimensional para formar la proteína activa. Las esferas blancas corresponden a los átomos de carbono, las rojas al oxígeno, las azules al nitrógeno, las amarillas al azufre y las verdes al hidrógeno, mientras que las negras (**B**) representan grupos moleculares constituidos por diversas combinaciones de carbono, oxígeno, nitrógeno, hidrógeno y azufre, que difieren en los distintos aminoácidos. En **A** no se muestran los átomos de hidrógeno. La estructura molecular púrpura que aparece en **A** es parte de la pared de la bacteria que ha roto la lisozima.

2. **Complejidad y organización jerárquica.** Los seres vivos muestran una organización jerárquica exclusiva y compleja. La materia inerte está organizada al menos en átomos y moléculas y a menudo con un mayor grado de organización. Sin embargo, en el mundo vivo, los átomos y las moléculas se combinan según patrones que no existen en el mundo inerte. En los sistemas vivos encontramos una jerarquía de niveles que incluye, en orden de complejidad ascendente, macromoléculas, células, organismos, poblaciones y especies (Figura 1-3). Cada nivel se organiza sobre el inmediatamente inferior y tiene su propia estructura interna, que a menudo es también jerárquica. En una célula, por ejemplo, las macromoléculas se organizan en estructuras tales como los ribosomas, los cromosomas y las membranas y éstas a su vez se combinan



Figura 1-3

Volvox globator (pp. 255-256) es un fitoflagelado pluricelular que muestra tres niveles distintos de jerarquía biológica: el celular, el del organismo y el poblacional. Cada esferoide es un organismo independiente cuyas células están incluidas en una matriz gelatinosa. Las células mayores tienen función reproductora y las más pequeñas llevan a cabo las funciones metabólicas generales del organismo. El conjunto de esferoides forma una población.

de diversas formas para constituir estructuras subcelulares más complejas llamadas orgánulos, como las mitocondrias (Capítulos 3 y 4). El nivel de organismo tiene también una subestructura jerárquica: las células forman tejidos, que se combinan en órganos, y éstos a su vez lo hacen en sistemas (Capítulo 9).

La célula (Figura 1-4) es la unidad más pequeña de la jerarquía biológica que es semiautónoma

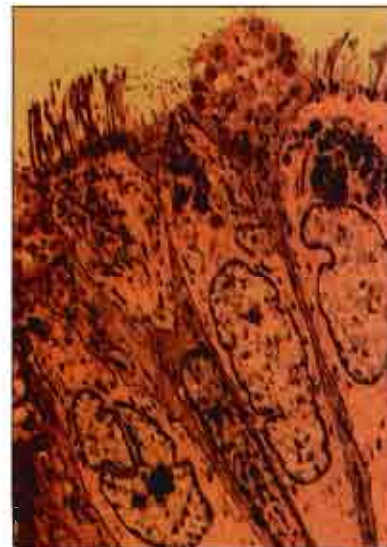


Figura 1-4

Micrografía electrónica de células epiteliales ciliadas y células secretoras de mucus (pp. 215-220). La célula es la pieza básica de los seres vivos.

TABLA 1.1

Diferentes niveles jerárquicos de complejidad biológica en los que aparecen reproducción, variación y herencia

Nivel	Escala temporal de reproducción	Campos de estudio	Método de estudio	Algunas propiedades emergentes
Célula	Horas (célula de mamífero = ~16 horas)	Biología celular	Microscopio (luminico, electrónico), bioquímica	Replicación cromosómica (meiosis, mitosis), síntesis de macromoléculas (DNA, RNA, proteínas, lípidos, polisacáridos)
Organismo	Horas a días (unicelular); días a años (pluricelular)	Anatomía, fisiología y genética de los organismos	Disección, entrecruzamientos genéticos, estudios clínicos	Estructura, funciones y coordinación de tejidos, órganos y sistemas orgánicos (tensión arterial, temperatura corporal, percepción sensorial, alimentación)
Población	Hasta miles de años	Biología de las poblaciones, genética de las poblaciones, ecología	Análisis estadístico de la variación, abundancia y distribución	Estructuras sociales, sistemas de emparejamiento, distribución de los organismos por edades, niveles de variación, acción de la selección natural
Especie	Miles a millones de años	Biología sistemática y evolutiva, ecología comunitaria	Estudio de las barreras reproductoras, filogenia, paleontología, interacciones ecológicas	Método de reproducción, barreras reproductoras

en su capacidad para llevar a cabo sus funciones básicas, incluida la reproducción. La replicación de las moléculas y los componentes subcelulares se produce únicamente en el contexto celular, nunca de forma independiente. Por tanto, la célula se considera como la unidad básica de los sistemas vivos (Capítulo 3). Podemos aislar células de un organismo y hacer que crezcan y se multipliquen bajo condiciones de laboratorio y en presencia únicamente de nutrientes. Esta replicación semiautónoma no es posible con moléculas individuales o componentes subcelulares, que necesitan otros constituyentes celulares adicionales para reproducirse. Cada nivel sucesivamente más alto de la jerarquía biológica está compuesto por unidades del nivel inferior precedente. Una característica importante de esta jerarquía es que las propiedades de cualquier nivel dado no pueden deducirse ni siquiera con el conocimiento más completo de las propiedades de sus partes componentes. Un carácter fisiológico, como la presión sanguínea, es una propiedad del nivel de organismo; es imposible predecir la presión sanguínea de alguien simplemente a partir del conocimiento de las características físicas de las células individuales del cuerpo. De igual forma, los sistemas de interacción social, como los observados en las abejas, aparecen en el nivel poblacional; no es posible deducir las propiedades de este sistema social a partir del mero conocimiento de las propiedades de las abejas individuales.

La aparición de nuevas características en un nivel de organización determinado se conoce como **emergencia** y tales características se denominan **propiedades emergentes**. Estas propiedades surgen de las interacciones que se producen entre las partes componentes de un sistema. Por esta razón, debemos estudiar todos los niveles de forma directa, cada uno de los cuales es el objeto de las diferentes subdivisiones de la biología (biología molecular, biología celular, anatomía, fisiología y genética, biología de las poblaciones; Tabla 1.1). Nos encontramos con que las propiedades emergentes expresadas en un nivel determinado de la jerarquía biológica están ciertamente influidas y restringidas por las propiedades de los componentes de un nivel inferior. Por ejemplo, sería imposible que una población de organismos carentes del sentido del oído pudieran desarrollar un lenguaje hablado. En todo caso, las propiedades de las partes de un sistema vivo no determinan de forma rígida las propiedades del conjunto. En la cultura humana han aparecido muchos lenguajes hablados diferentes a partir de las mismas estructuras anatómicas básicas que permiten el oído y el habla. La libertad de las partes para interactuar de distintas maneras hace posible la gran diversidad de propiedades emergentes potenciales en cada nivel de la jerarquía biológica.

Los diferentes niveles de la jerarquía biológica y sus propiedades emergentes particulares son producto de la evolución. Antes de que evolucionaran

los organismos pluricelulares no existía distinción entre los niveles celular y del organismo, lo que todavía se mantiene para los organismos unicelulares (Capítulo 11). La diversidad de las propiedades emergentes que observamos en todos los niveles de la jerarquía biológica contribuye a dificultar la definición o la descripción de la vida de una forma sencilla.

3. **Reproducción.** *Los sistemas vivos pueden autorreproducirse.* La vida no surge espontáneamente, sino que sólo puede proceder de vida anterior a través de un proceso de reproducción. Aunque es cierto que la vida se originó a partir de materia inerte al menos una vez (Capítulo 2), esto requirió períodos enormemente largos y condiciones muy distintas a las de la biosfera moderna. En cada nivel de la jerarquía biológica, las formas de vida se reproducen para generar otras semejantes a ellas (Figura 1-5). Los genes se replican para producir nuevos genes. Las células se dividen para dar lugar

a nuevas células. Los organismos se reproducen, sexual o asexualmente, y el resultado son nuevos organismos (Capítulo 5). Las poblaciones pueden fragmentarse y dar lugar a nuevas poblaciones y las especies pueden producir nuevas especies mediante un proceso conocido como especiación. La reproducción, a cualquier nivel de la jerarquía, normalmente implica un aumento de número. Individualmente, los genes, las células, los organismos, las poblaciones o las especies, pueden, en un determinado caso, no reproducirse, pero la reproducción es, a pesar de todo, una propiedad potencial de tales individualidades.

En cada uno de dichos niveles, la reproducción lleva consigo los fenómenos complementarios, pero aparentemente contradictorios, de la **herencia** y la **variación**. La herencia es la transmisión fiel de los caracteres de padres a hijos, normalmente (aunque no necesariamente) en el nivel de organismo. La variación es la aparición de *diferencias* entre las

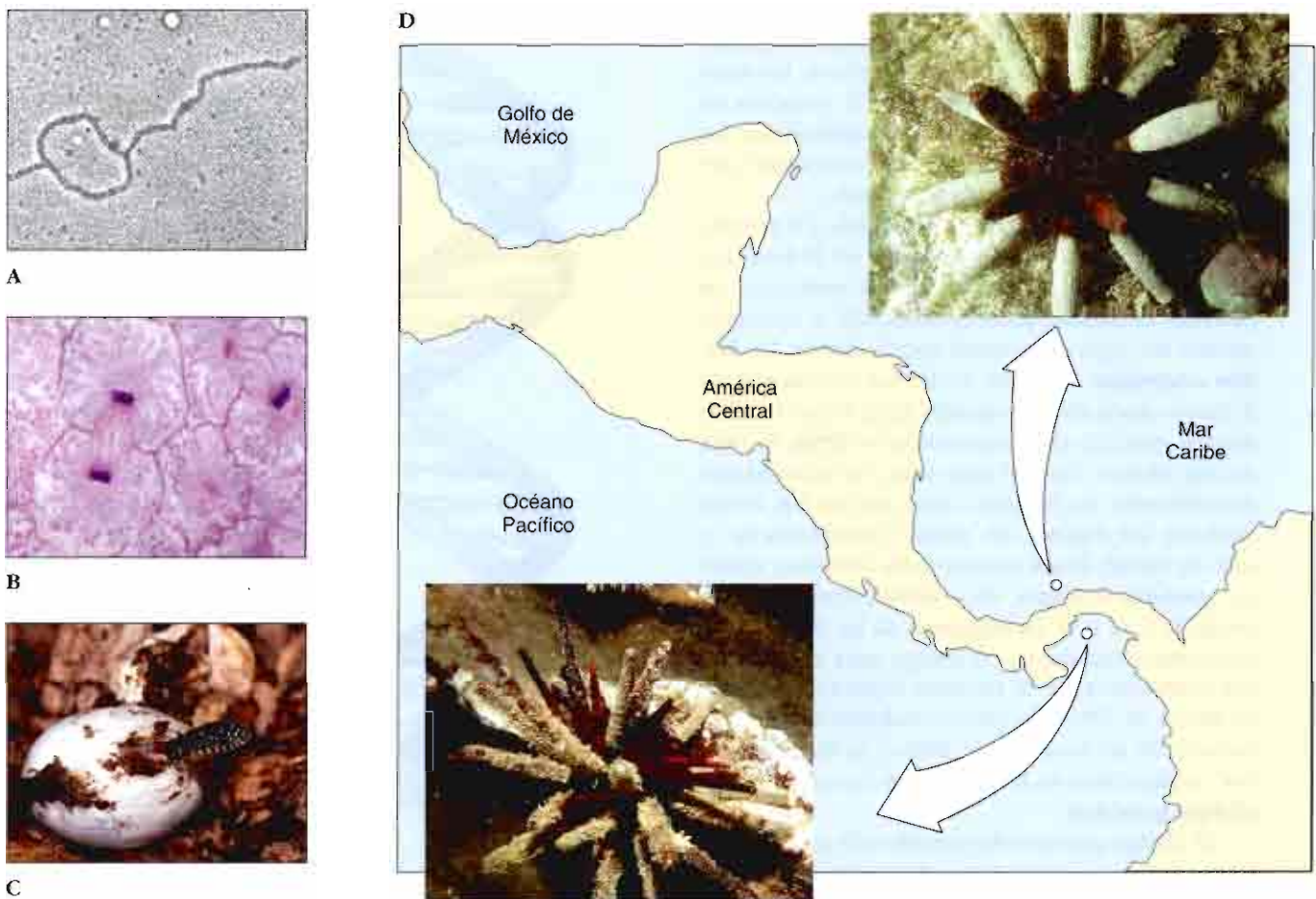


Figura 1-5

Procesos reproductores observados en cuatro niveles diferentes de complejidad biológica: **A**, nivel molecular, micrografía electrónica de una molécula de DNA en replicación; **B**, nivel celular, micrografía de una división celular en la etapa mitótica de telofase; **C**, nivel de organismo, unas serpientes saliendo de sus huevos; **D**, nivel de especie, aparición de nuevas especies del erizo de mar (*Eucidaris*) tras la separación geográfica de sus poblaciones en el Caribe (*E. tribuloides*) y en el Pacífico (*E. thourarsi*) por la formación del istmo de Panamá.

características de distintos individuos. En el proceso reproductor, las propiedades de los descendientes se asemejan a las de sus progenitores en distintos grados, pero generalmente no son idénticas a las de éstos. La replicación del ácido desoxirribonucleico (DNA) se produce con gran fidelidad, pero también hay errores relativamente frecuentes. La división celular es un proceso excepcionalmente preciso, especialmente en lo que respecta al material nuclear, pero no obstante se producen cambios cromosómicos con frecuencias apreciables. La reproducción de los organismos también presenta herencia y variación, siendo esta última especialmente evidente en las formas de reproducción sexual. La producción de nuevas poblaciones y especies también lleva consigo la conservación de ciertas propiedades y cambios en otras. Dos especies de ranas estrechamente emparentadas pueden tener llamadas de reclamo sexual muy semejantes, pero que difieren en el ritmo de repetición de los sonidos.

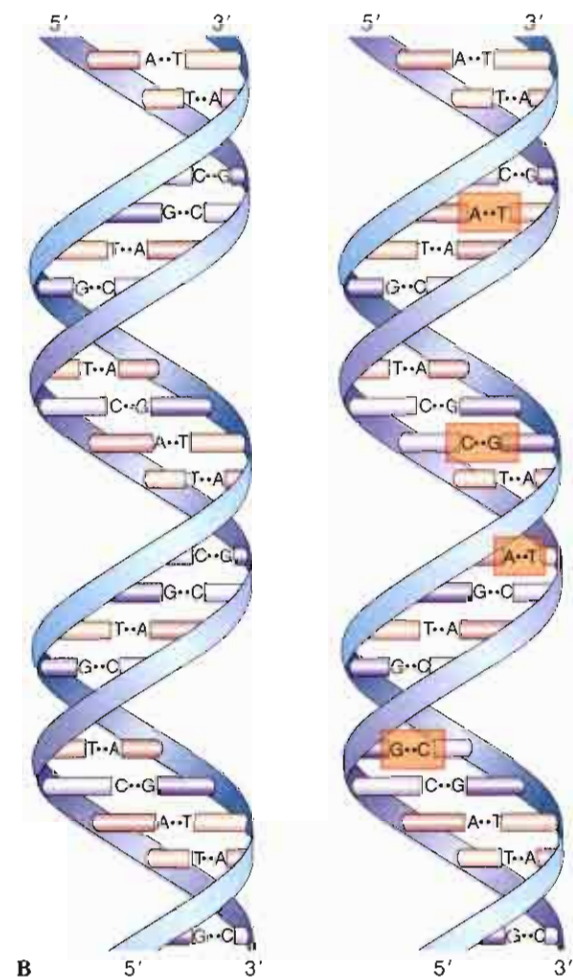
Veremos más adelante en este libro que la interacción entre herencia y variación en el proceso reproductor es la base de la evolución orgánica (Capítulo 6). Si la herencia fuese perfecta, los sistemas vivos no cambiarían nunca; si la variación no estuviese controlada por el proceso hereditario, los sistemas biológicos carecerían de la estabilidad que les permite persistir a través del tiempo.

4. **Posesión de un programa genético.** *Un programa genético garantiza la fidelidad de la herencia* (Figura 1-6). Las estructuras de las moléculas de proteína necesarias para el desarrollo y funcionamiento del organismo están codificadas en los **ácidos nucleicos** (Capítulo 5). En los animales, y en la mayor parte de los restantes seres vivos, la información genética está contenida en el **DNA**. El DNA es una cadena, lineal y muy larga, de subunidades denominadas nucleótidos, cada uno de los cuales contiene un fosfato, un azúcar (desoxirribosa) y una de cuatro bases nitrogenadas (adenina, citosina, guanina o timina, abreviadas respectivamente como A, C, G y T). La secuencia de las bases de los nucleótidos representa un código para el orden de los aminoácidos en la proteína especificada por la molécula de DNA. La correspondencia entre la secuencia de las bases en el DNA y la secuencia de los aminoácidos en la proteína se conoce como el **código genético**.

El código genético fue establecido muy al principio de la historia evolutiva de la vida y el mismo código está presente en las bacterias y en los genomas nucleares de casi todos los animales y plantas. La constancia casi total de este código entre los seres vivos es una importante prueba a favor de un origen único de la vida. El código genético ha sufrido muy pocos cambios evolutivos desde su origen,



A



B

Figura 1-6

James Watson y Francis Crick con un modelo de la doble hélice de DNA (A). La información genética está codificada en la secuencia de bases de los nucleótidos de la molécula de DNA. La variación genética se muestra (B) en moléculas de DNA que son muy similares pero difieren en cuatro puntos. Tales diferencias pueden codificar caracteres alternativos, como distinto color de ojos.

ya que cualquier alteración cambiaría por completo la estructura de casi todas las proteínas, lo que a su vez alteraría gravemente funciones celulares que requieren estructuras proteicas muy específicas. Solamente en el raro caso de que las estructuras proteicas alteradas fueran todavía compatibles con sus funciones celulares, el cambio tendría la oportunidad de sobrevivir y reproducirse. Se ha producido un cambio genético evolutivo en el caso del DNA contenido en las mitocondrias de los animales, los orgánulos que regulan la energía celular. El código genético del DNA mitocondrial animal es, por tanto, ligeramente diferente del código estándar del DNA nuclear y bacteriano. Ya que el DNA mitocondrial codifica muchísimas menos proteínas que el DNA nuclear, la probabilidad de que se produzca un cambio en el código que conserve las funciones celulares es mayor aquí que en el núcleo.

5. **Metabolismo.** *Los organismos vivos se automantienen obteniendo nutrientes de su entorno* (Figura 1-7). Los nutrientes se degradan para obtener energía química y componentes moleculares que se utilizarán en la construcción y mantenimiento del sistema vivo (Capítulo 4). Estos procesos químicos esenciales reciben el nombre de **metabolismo** e incluyen la digestión, la producción de energía (respiración) y la síntesis de moléculas y estructuras. El metabolismo se considera a menudo como la interacción de reacciones destructivas (catabólicas) y constructivas (anabólicas). Los procesos químicos anabólicos y catabólicos más fundamentales que utilizan los sistemas vivos, surgieron muy pronto en la historia evolutiva de la vida y son comunes a todos los seres vivos. Éste es el caso de la síntesis de carbohidratos, lípidos, ácidos nucleicos y proteínas, junto con sus partes constituyentes y la rotura de enlaces químicos para recuperar la energía contenida en ellos. En los animales, muchas reacciones metabólicas fundamentales se producen a nivel celular, a menudo en orgánulos específicos que están presentes en todo el reino animal. La respiración celular, por ejemplo, tiene lugar en las mitocondrias. Las membranas celulares y nucleares regulan el metabolismo mediante el control del flujo de moléculas a través de los límites de la célula y del núcleo, respectivamente. El estudio de las funciones metabólicas complejas se conoce como **fisiología**. Dedicaremos una gran porción de este libro a describir y comparar los diversos tejidos, órganos y sistemas que han desarrollado los distintos grupos de animales para llevar a cabo las funciones fisiológicas básicas de la vida (Capítulos 11 a 36).
6. **Desarrollo.** *Todos los organismos tienen un ciclo vital característico.* El desarrollo describe los cambios característicos que sufre un organismo desde



A



B

Figura 1-7

Mecanismos de alimentación, ilustrados por (A), una ameba englobando alimento, y (B), un camaleón capturando un insecto con su lengua extensible.

su origen (generalmente la fecundación del óvulo por el espermatozoide) hasta su forma adulta final (Capítulo 8). El desarrollo normalmente implica cambios de tamaño y forma y la diferenciación de estructuras internas en el organismo. Incluso los organismos unicelulares más simples aumentan de tamaño y replican sus partes constituyentes antes de dividirse en dos o más células. Los organismos pluricelulares sufren cambios más dramáticos a lo largo de sus vidas. En muchas formas pluricelulares las distintas etapas del ciclo vital son tan distintas que difícilmente se pueden reconocer como estados de la misma especie. Los embriones son claramente diferentes de las formas juveniles y adultas a que dan lugar, e incluso el desarrollo postembrionario de algunos organismos tiene etapas que son drásticamente diferentes entre sí. La transformación que se produce de un estado a

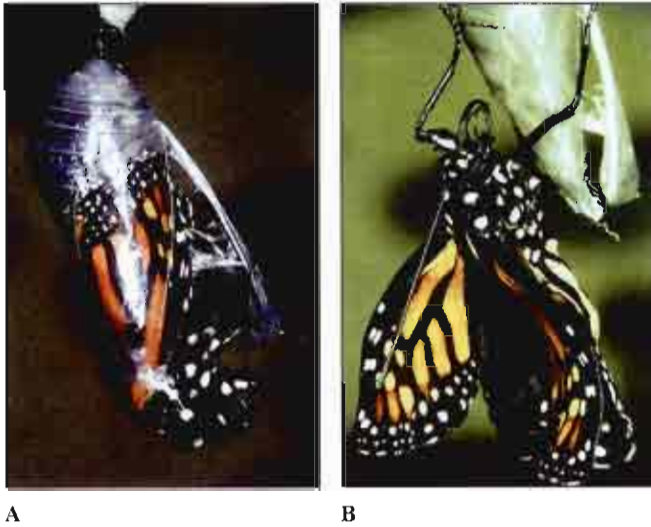


Figura 1-8

A, mariposa monarca adulta emergiendo de la pupa; **B**, mariposa monarca adulta completamente formada.

otro se denomina **metamorfosis**. Por ejemplo, hay muy poco parecido entre el huevo y las etapas de larva, pupa y adulto en los insectos metamórficos (Figura 1-8). Entre los animales, las primeras etapas del desarrollo son a menudo más similares entre organismos de especies emparentadas que lo son luego las etapas más tardías. En nuestra revisión de la diversidad animal, describimos todas las etapas de los ciclos vitales observados, pero nos concentramos en los estados adultos, en los que la diversidad tiende a ser más pronunciada.

7. Interacción ambiental. *Todos los animales interaccionan con su entorno.* El estudio de las interacciones de los organismos con el ambiente se denomina **ecología**. Son de especial interés los factores que afectan a la distribución geográfica y a la abundancia de los animales (Capítulos 37 y 38). La ciencia de la ecología nos permite comprender cómo un organismo puede percibir los estímulos del ambiente y responder a ellos en consecuencia, adecuando su metabolismo y su fisiología (Figura 1-9). Todos los organismos reaccionan a los estímulos de su ambiente, propiedad que se denomina **irritabilidad**. El estímulo y la respuesta pueden ser simples, como es el caso de los organismos unicelulares que se mueven hacia, o se alejan de, una fuente de luz o huyen de una sustancia nociva, o pueden ser bastante complejos, como ocurre con las aves que responden a una complicada serie de señales en un ritual de cortejo (Capítulo 36). La vida y su entorno son inseparables. No podemos aislar la historia evolutiva de una estirpe de organismos de los distintos ambientes en los que se han desarrollado.

La vida obedece las leyes físicas

Para un observador poco experto, puede parecer que estas siete propiedades violan las leyes básicas de la física. El vitalismo, la idea de que la vida lleva asociada una fuerza vital mística que viola las leyes físicas y químicas, tuvo amplia aceptación durante un tiempo. La investigación biológica ha rechazado el vitalismo de forma consistente, demostrando a su vez que todos los sistemas vivos operan y evolucionan dentro de los límites de las leyes básicas de la física y la química. Las leyes que gobiernan la energía y

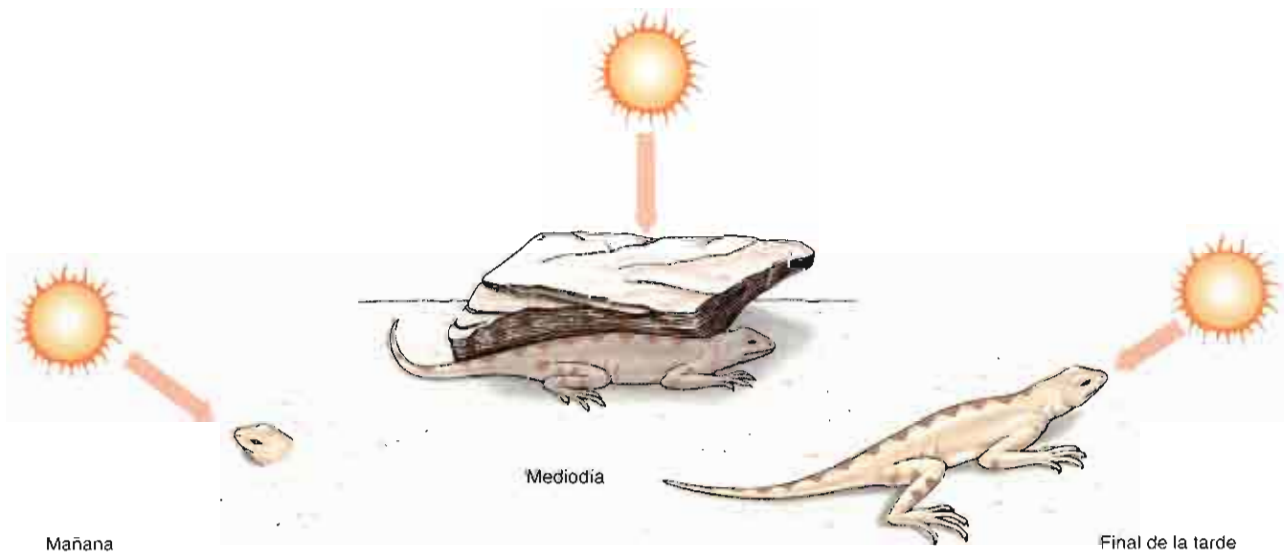


Figura 1-9

Un lagarto regula su temperatura corporal escogiendo diferentes lugares (microhábitat) en los distintos momentos del día.

sus transformaciones (termodinámica) son particularmente importantes para comprender la vida (Capítulo 4). La **primera ley de la termodinámica** es la ley de la conservación de la energía. La energía ni se crea ni se destruye, sino que puede transformarse de una forma en otra. Todos los aspectos de la vida requieren energía y su transformación. La energía que mantiene la vida en la Tierra procede de las reacciones de fusión en nuestro Sol y llega a la Tierra en forma de luz y calor. La luz solar es captada por las plantas verdes y las cianobacterias y transformada en enlaces químicos mediante el proceso de fotosíntesis. La energía de estos enlaces químicos es una forma de energía potencial que se puede liberar cuando el enlace se rompe, y se utiliza entonces para llevar a cabo diversas funciones celulares. La energía transformada y almacenada en las plantas la emplean los animales que se alimentan de ellas y éstos pueden a su vez proporcionar energía a otros animales que los coman.

La **segunda ley de la termodinámica** establece que los sistemas físicos tienden hacia un estado de desorden creciente, o **entropía**. La energía obtenida y almacenada por las plantas se libera subsecuentemente por diversos mecanismos y finalmente se disipa en forma de calor. El alto grado de organización molecular de las células vivas se alcanza y mantiene solamente mientras haya aporte de energía. El destino último de los materiales en las células es la degradación y disipación de la energía de sus enlaces químicos en forma de calor. El proceso evolutivo, en el que la complejidad de los organismos puede aumentar con el tiempo, puede parecer, en principio, que viola la segunda ley de la termodinámica, pero no es así. La complejidad de los organismos se alcanza y mantiene solamente por la utilización constante y la disipación de la energía que fluye en la biosfera procedente del Sol. La supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los animales requieren energía que procede de la rotura de complejas moléculas de alimento en simples productos orgánicos de desecho. Los procesos por los cuales los animales adquieren energía a través de la nutrición y la respiración son el objeto de estudio de las diversas ciencias fisiológicas.

LA ZOOLOGÍA COMO PARTE DE LA BIOLOGÍA

Los animales forman una rama bien patente en el árbol evolutivo de la vida. Es una rama grande y antigua que se originó en los mares del Precámbrico hace unos 600 millones de años. Los animales forman parte de un tronco aún mayor, conocido como los **eucariontes**, organismos cuyas células contienen un núcleo limitado por una membrana. Este gran tronco incluye también a las plantas y a los hongos. Quizás la característica más distintiva de los animales como grupo resida en su modo de nutrición, que consiste en comer otros organismos. La evolución ha desarrollado este modo de vida básico mediante sistemas

muy diversos para la captura y procesamiento de una amplia variedad de alimentos y para la locomoción.

Los animales también se pueden distinguir por la ausencia de propiedades que han evolucionado en otros eucariontes. Las plantas, por ejemplo, han desarrollado la capacidad de utilizar la energía de la luz para producir compuestos orgánicos (fotosíntesis) y han producido paredes celulares rígidas que rodean a sus membranas celulares; la fotosíntesis y las paredes celulares no aparecen en los animales. Los hongos han desarrollado la capacidad de nutrirse por absorción de pequeñas moléculas orgánicas del ambiente y presentan un modelo corporal que consiste en filamentos tubulares llamados *hifas*; estas estructuras no existen en el reino animal.

Algunos organismos combinan las propiedades de animales y plantas. Por ejemplo, *Euglena* (Figura 1-10) es un organismo unicelular móvil que se asemeja a las plantas en que es fotosintético, pero se parece a los animales por su capacidad para ingerir partículas de alimento. *Euglena* es parte de una rama separada de eucariontes que divergieron de las plantas y los animales en una etapa temprana de la historia evolutiva de los eucariontes. *Euglena* y otros eucariontes unicelulares se agrupan algunas veces en el Reino Protista, aunque este Reino puede consistir en un agrupamiento arbitrario de linajes no emparentados, en cuyo caso violaría los principios taxonómicos (Capítulo 10).

Las características fundamentales, estructurales y del desarrollo, que han evolucionado en el Reino animal se tratan con detalle en los Capítulos 8 y 9.

PRINCIPIOS DE LA CIENCIA

Naturaleza de la ciencia

Ya establecimos en la primera frase de este capítulo que la zoología es el estudio científico de los animales. Por tanto, para una aproximación correcta a la zoología es necesaria la comprensión de lo que es ciencia, lo que no lo es y cómo se obtienen conocimientos mediante la utilización del método científico.

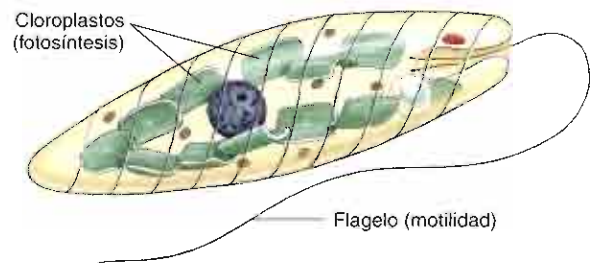


Figura 1-10

Algunos organismos, como el flagelado *Euglena* (que se muestra aquí) y *Volvox* (Figura 1-3), combinan propiedades que se asocian normalmente con los animales (motilidad) y las plantas (capacidad fotosintética).

La ciencia es una forma de hacerse preguntas sobre el mundo natural y obtener respuestas precisas. Aunque la ciencia, en su sentido moderno, es de aparición reciente en la historia de la humanidad (en los últimos 200 años, aproximadamente), la tradición de preguntarse sobre la naturaleza es muy antigua. En esta sección se examina la metodología que la zoología comparte con la ciencia en general. Estas características distinguen a las ciencias de otras actividades que consideramos como no científicas, como el arte o la religión.

A pesar del enorme impacto que la ciencia ha tenido en nuestras vidas, mucha gente desconoce casi por completo su naturaleza. Por ejemplo, el 19 de marzo de 1981, el Gobernador de Arkansas firmó y promulgó la «Ley de Tratamiento Igualitario para la Ciencia Creacionista y la Ciencia Evolutiva» (Ley 590 de 1981). Esta ley presentó, incorrectamente, la «ciencia creacionista» como un empeño científico válido. La «ciencia creacionista» es en realidad una postura religiosa defendida por una minoría de la comunidad religiosa americana, lo que no la califica como ciencia. La promulgación de esta ley condujo a un proceso histórico que tuvo lugar en Diciembre de 1981 en el Tribunal del juez William R. Overton, Tribunal Estatal de los Estados Unidos, distrito este de Arkansas. El litigio se planteó por la presentación de una demanda por la Unión Americana para las Libertades Civiles (*American Civil Liberties Union*) en nombre de 23 demandantes, entre los que figuraban varios líderes religiosos, grupos con diversas denominaciones, padres de familia a título personal y asociaciones educativas. Los demandantes aducían que la ley era una violación de la Primera Enmienda de la Constitución de los Estados Unidos, que prohíbe «el establecimiento de una religión» por parte del gobierno. Esta prohibición también impide aprobar una ley que ayude o favorezca una religión sobre otra. El 5 de Enero de 1982, el juez Overton vetó permanentemente la puesta en vigor de la Ley 590 en el Estado de Arkansas.

Gran parte de los testimonios durante el juicio trataron sobre la naturaleza de la ciencia. Algunos testigos definieron la ciencia de forma simple, si no meramente informativa, como «lo que es aceptado por la comunidad científica» o «lo que hacen los científicos». Sin embargo, basándose en otros testimonios de científicos, el juez Overton estableció explícitamente las siguientes características esenciales de la ciencia:

1. Se guía por las leyes de la Naturaleza.
2. Ha de ser explicativa en lo que se refiere a las leyes de la Naturaleza.
3. Es comprobable frente a hechos empíricos.
4. Sus conclusiones son provisionales, y por tanto, no son necesariamente la última palabra.
5. Los hechos científicos deben ser capaces de superar pruebas que intentan refutarlos*.

El progreso del conocimiento científico debe tener como guía las leyes físicas y químicas que rigen el estado de existencia. Este conocimiento debe explicar lo que es observado, refiriéndolo a las leyes de la Naturaleza, sin que se requiera la intervención de ninguna fuerza o ser sobrenatural. Debemos ser capaces de observar sucesos en el mundo real, directa o indirectamente, para probar hipótesis sobre la naturaleza. Si esbozamos alguna conclusión relativa a algún suceso, debemos estar siempre dispuestos a descartar o modificar nuestras afirmaciones si no resultan acordes con observaciones posteriores. Tal como anunció el juez Overton: «si bien cualquiera es libre de iniciar una pesquisa científica en la forma que prefiera, no puede describir estrictamente como científica la metodología que utiliza si parte de una conclusión y rehúsa cambiarla sin tener en cuenta las pruebas que hayan aparecido en el curso de la investigación». La ciencia es independiente de cuestiones de religión y sus resultados no favorecen a una postura religiosa sobre otra.

Desafortunadamente, la postura religiosa que se llamó «ciencia creacionista» ha reaparecido en la política norteamericana bajo la denominación de «teoría del diseño inteligente». Puede que nos veamos forzados una vez más a defender la enseñanza de la ciencia frente a este dogma sin validez científica.

El método científico

Estos criterios esenciales de la ciencia forman la base del **método hipotético-deductivo**. El primer paso de este método es la generación de hipótesis o respuestas potenciales a los interrogantes que se han planteado. Estas hipótesis están generalmente basadas en observaciones previas de la naturaleza, o bien se derivan de teorías fundamentadas en dichas observaciones. Las hipótesis científicas son a menudo afirmaciones generales sobre la naturaleza que pueden explicar un gran número de observaciones diversas. La hipótesis de Darwin sobre la selección natural, por ejemplo, explica las observaciones referidas a cómo muchas especies diferentes tienen propiedades que las adaptan a sus ambientes respectivos. Basado en la hipótesis, el científico deberá hacer una predicción referente a futuras observaciones. El hombre de ciencia debe decirse: «si mi hipótesis es una explicación válida sobre observaciones pasadas, entonces las observaciones futuras deben tener determinadas características». Las mejores hipótesis son aquellas que hacen muchas predicciones que, si se demuestran que son erróneas, conducirán al rechazo o refutación de la hipótesis.

científico, que no tiene que ser necesariamente un experto en el lenguaje jurídico y menos en las leyes y procedimientos legales de los Estados Unidos. En particular, las cinco conclusiones a las que llegó Overton y muy especialmente la última, «*it is falsifiable*», se han aclarado, ya que el concepto «*to falsify*» (jurídicamente, comprobar un testimonio) es, en el lenguaje introducido en la lógica de la ciencia por Popper, algo que equivale a la posibilidad de refutación del principio científico.

* N. del T. Se han traducido los párrafos anteriores de manera menos literal que el resto de la obra para adaptar su comprensión al lector

La hipótesis de la selección natural se ha invocado para explicar la variación observada en las poblaciones de ciertas polillas británicas (Figura 1-11). En áreas industriales inglesas, donde el aire está muy contaminado, muchas poblaciones de polillas contienen fundamentalmente individuos de pigmentación oscura (melánica), mientras que las poblaciones que habitan los bosques limpios tienen una frecuencia mucho mayor de indivi-



A



B



C

Figura 1-11

Formas clara y oscura (melánica) de la polilla moteada, *Biston betularia*, sobre A, un árbol cubierto de líquenes en un área no contaminada y B, un árbol cubierto de hollín cerca de la ciudad industrial de Birmingham, en Inglaterra. Estas variantes de color tienen una base genética simple. C, Tendencia decreciente en la frecuencia de la forma de la polilla moteada con la disminución progresiva de la contaminación del aire de las zonas industriales en Inglaterra. La frecuencia de la forma melánica superaba el 90% en 1960, cuando todavía las emisiones de humos y dióxido de azufre eran altas. Más tarde, a la vez que disminuían las emisiones, empezaron a crecer de nuevo sobre el tronco de los árboles líquenes de color claro y las formas oscuras pasaron a ser más conspicuas para los depredadores. Ya sobre 1986 sólo el 50% de las polillas eran de forma oscura, siendo el resto de la forma clara.

duos de pigmentación clara. La hipótesis sugiere que las polillas pueden sobrevivir mejor si se confunden con su entorno, lo que las hace invisibles para los pájaros que se alimentan de ellas. Los estudios experimentales han demostrado que, de acuerdo con esta hipótesis, los pájaros son capaces de localizar, y por lo tanto comer, las polillas que destacan en su entorno. Los pájaros del mismo área encuentran difícil descubrir las polillas que se confunden con su ambiente, lo que permite a estas últimas reproducirse e incrementar su número con respecto a las polillas llamativas. Otra predicción comprobable de la hipótesis de la selección natural es que si las zonas contaminadas se limpian, las poblaciones de polillas mostrarán un incremento en la frecuencia de individuos de pigmentación clara. Las observaciones sobre tales poblaciones confirmaron el resultado previsto por la selección natural.

Si una hipótesis es muy potente, ya que explica una amplia variedad de fenómenos relacionados, puede alcanzar el estatus de teoría. La selección natural es un buen ejemplo. Nuestro caso del uso de la selección natural para explicar las observaciones de los patrones de pigmentación en las poblaciones de polillas es solamente uno de los muchos fenómenos a los que se puede aplicar. La selección natural proporciona posibles explicaciones para la existencia de muchos rasgos o caracteres distribuidos virtualmente en todas las especies de animales. Cada uno de tales casos constituye una hipótesis específica generada a partir de la teoría de la selección natural. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la invalidez de una hipótesis específica no tiene por qué conducir necesariamente al rechazo del conjunto total de la teoría. Aunque, por ejemplo, la selección natural no puede explicar los orígenes de la conducta humana, sí proporciona una justificación excelente para muchas modificaciones estructurales de la extremidad pentadáctila (de cinco dedos) de los vertebrados para llevar a cabo distintas funciones. Los científicos comprueban muchas hipótesis subsidiarias de las teorías principales para saber hasta qué punto estas teorías son de aplicación general. Evidentemente, las teorías más útiles son aquellas que pueden explicar el mayor conjunto de fenómenos naturales diferentes.

Hay que hacer notar que el significado de la palabra «teoría», cuando la utilizan los científicos, no equivale a «especulación», según ocurre en el sentido idiomático común. En las controversias sobre evolucionismo frente a creacionismo ha resultado fundamental el no haber puesto claramente de manifiesto esta distinción. Los creacionistas han hablado de evolución como «solamente una teoría», como si fuera poco menos que una fantasía. De hecho, la teoría de la evolución está apoyada en tal cantidad de pruebas que para la mayoría de los biólogos su rechazo equivale al rechazo de la razón. Pese a todo, la evolución biológica, al igual que otras teorías científicas, no ha sido probada en un sentido matemático, pero se puede comprobar, experimentar y también refutar. Las teorías poderosas, en las que se basan investigaciones importantes y extensas, se denominan **paradigmas**. La historia de la ciencia ha mostrado

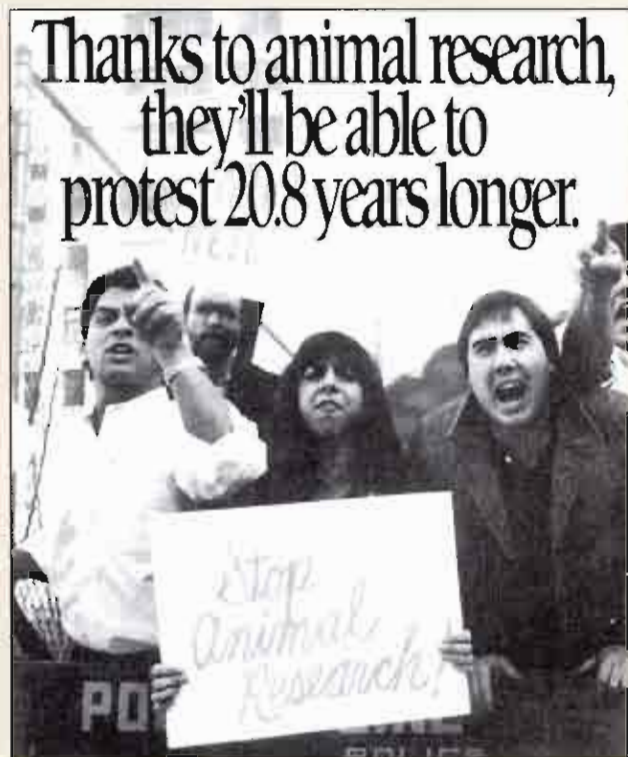
La controversia sobre los derechos de los animales

En los últimos años se ha intensificado el debate alrededor de la utilización de los animales para satisfacer necesidades humanas. El aspecto más controvertido es el uso de animales en la investigación biomédica y del comportamiento y en las pruebas a las que se someten los productos comerciales.

Hace unos pocos años, el Congreso de los Estados Unidos aprobó una serie de enmiendas a la Ley Federal para el Bienestar Animal, un conjunto de disposiciones legales relacionadas con el manejo de animales en laboratorios y otras instalaciones. Estas enmiendas se han hecho populares como las tres «R»: **Reducción** del número de animales necesarios para la investigación; **Refinamiento** de las técnicas que pudieran producir estrés o sufrimiento y **Reemplazo** de los animales vivos por simuladores o cultivos celulares siempre que sea posible. Como resultado, el número total de animales que se utiliza cada año en la investigación y en las pruebas de los productos comerciales ha ido decreciendo. El desarrollo de la biología molecular y celular también ha contribuido a una utilización decreciente de animales en la investigación y en las pruebas. Los movimientos pro derechos de los animales, en su mayoría constituidos por activistas contra las vivisecciones, han contribuido a difundir las necesidades reales de animales para la investigación y han estimulado a los investigadores para desarrollar alternativas más baratas, más humanas y más eficaces.

Sin embargo, los ordenadores y los cultivos celulares pueden simular los efectos sobre el organismo de, por ejemplo, las drogas, sólo cuando se conocen bien los principios básicos implicados. Cuando son estos principios los que se investigan y comprueban, los modelos por ordenador son insuficientes. Un informe reciente del *National Research Council* reconoce que, aunque continuará la búsqueda de alternativas a la utilización de animales en investigaciones y pruebas, la «probabilidad de que esas alternativas sustituyan por completo a los animales en un futuro próximo es nula». No obstante, hay objetivos inmediatos más realistas, como la reducción en el número de animales utilizados, la sustitución de mamíferos por otros vertebrados y el refinamiento de las técnicas experimentales que puedan reducir el dolor o la incomodidad de los animales de experimentación.

El progreso de la medicina o la veterinaria depende de la investigación con animales. Cada fármaco y cada vacuna que



Según el U.S. Department of Health and Human Services, la investigación con animales ha permitido aumentar nuestra esperanza de vida en 20.8 años.

se desarrollan para mejorar la condición humana han sido probados antes en animales. La investigación con animales ha permitido a la medicina desterrar la viruela y la polio; ha proporcionado inmunización contra enfermedades antes muy comunes y a menudo graves, como la difteria, las paperas o la rubéola; ha contribuido a crear tratamientos para el cáncer, la diabetes, enfermedades cardíacas y psicosis maniaco-depresivas y ha posibilitado el desarrollo de técnicas quirúrgicas como la cirugía cardíaca, las transfusiones sanguíneas y la extracción de cataratas. La investigación sobre el SIDA depende completamente de estudios con animales.

que incluso paradigmas fundamentales pueden ser refutados y sustituidos cuando no pueden explicar o justificar nuestras observaciones de la naturaleza. En tal caso, se reemplazan por nuevos paradigmas en un proceso conocido como **revolución científica**. Por ejemplo, antes del siglo XIX, las especies animales se estudiaban como entidades creadas ex profeso, cuyas propiedades esenciales permanecían inmutables con el paso de tiempo. Las teorías de Darwin condujeron a una revolución científica que sustituyó estas creencias por el paradigma de la evolución. Este paradigma ha guiado la investigación biológica durante más de 130 años y, hasta la fecha, no hay evidencia científica que lo refute; continúa conduciendo la actividad in-

vestigadora sobre la naturaleza y se acepta generalmente como la piedra angular de la biología.

Las ciencias experimentales frente a las evolutivas

Los muchos interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal desde los tiempos de Aristóteles se pueden agrupar en dos categorías principales*. La primera

* Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. Cambridge, Harvard University Press, pp. 67-71.

principalmente debido a que la gran semejanza del SIDA de los simios, identificado en los macacos Rhesus, con el SIDA humano, ha permitido que la enfermedad de los monos sirva como modelo para la humana. Trabajos recientes indican que también los gatos pueden resultar ser modelos útiles para el desarrollo de una vacuna contra el SIDA. Experimentos sobre injertos de piel llevados a cabo por primera vez en ganado vacuno y posteriormente en otros animales, han abierto una nueva era en la investigación inmunológica con enormes ramificaciones para el tratamiento de las enfermedades en el hombre y otros animales.

La investigación con animales también ha beneficiado a otros animales a través de la veterinaria. Las vacunas para la leucemia felina y los parvovirus caninos fueron probadas previamente en otros gatos y perros. Muchas otras vacunas contra serias enfermedades de animales han sido puestas a punto a través de la investigación con animales: por ejemplo, la rabia, el moquillo, el ántrax, la hepatitis y el tétanos. En la investigación en general no se utilizan especies en peligro de extinción (excepto para proteger a dichas especies de la desaparición total). Por todo ello, la investigación con animales ha deparado enormes beneficios al hombre y a otros animales. Todavía queda mucho que aprender sobre el tratamiento de enfermedades como el cáncer, el SIDA, la diabetes o las afecciones cardíacas, lo que sin duda requerirá la utilización de animales en la investigación.

A pesar de los indudables beneficios producidos por la investigación con animales, los defensores de los derechos de éstos continúan presentando una imagen inexacta y emocionalmente distorsionada de la experimentación que los utiliza. El objetivo final de la mayoría de los activistas por los derechos de los animales, que se han centrado específicamente en el uso científico de éstos antes que en su tratamiento bajo todos los puntos de vista, es la abolición total de todas las formas de investigación animal. La comunidad científica está profundamente preocupada por el impacto que estos ataques puedan tener sobre la capacidad de los científicos para desarrollar experimentos importantes que contribuyan al bienestar tanto del hombre como de los animales. Los científicos piensan que, si existe justificación para utilizar animales como alimento y fuente de materias primas, o como animales de compañía, también está justificada su utilización en experi-

mentación para beneficio del hombre cuando tales estudios se llevan a cabo con humanidad y ética.

La Asociación Internacional para el Asesoramiento y Acreditación del Cuidado de los Animales de Laboratorio apoya el empleo de animales para progresar en la medicina y la ciencia cuando no se dispone de alternativas y cuando los animales se tratan de una forma ética y humana. La acreditación por esta organización permite a las instituciones de investigación demostrar la excelencia en sus protocolos para el cuidado de los animales. Casi todas las principales instituciones que reciben financiación de los Institutos Nacionales de Salud han buscado y recibido esta acreditación. Se puede consultar su página web en <http://www.aalac.org> para más información sobre la acreditación del cuidado de los animales de laboratorio.

Bibliografía sobre la controversia de los derechos de los animales

Groves, J. M. 1997. *Hearts and minds: the controversy over laboratory animals*. Philadelphia, Pennsylvania, Temple University Press. *Sesuda revisión sobre la controversia, a cargo de un activista que ha realizado numerosas entrevistas con otros activistas y partidarios de la investigación con animales.*

Paul, E. F. y J. Paul, eds. 2001. *Why animal experimentation matters: the use of animals in medical research*. New Brunswick, New Jersey, Social Philosophy and Policy foundation, and Transaction Publishers. *Ensayos de científicos, historiadores y filósofos que expresan una defensa de la experimentación con animales y demuestran su aceptabilidad moral y su importancia histórica.*

Pringle, L. 1989. *The animal rights controversy*. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers. *Aunque nadie que escriba sobre el movimiento para los derechos de los animales puede pretender honestamente ser objetivo e imparcial sobre un tema tan cargado emocionalmente, este libro se acerca como el que más a un tratamiento equilibrado.*

Rowan, A.N., F. M. Loew and J. Weer. 1995. *The animal rights controversy: protest, process and public policy: an analysis of strategic issues*. North Grafton, Massachusetts, Center for Animals and Public Policy. Tufts University School of Veterinary Medicine. *Buena revisión de estos temas.*

de ellas busca el entendimiento de las **causas próximas** o **inmediatas** que subyacen bajo el funcionamiento de los sistemas biológicos en un momento y lugar determinado. Esto incluye los problemas de explicar cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas, fisiológicas y de conducta a los niveles molecular, celular, del organismo e incluso poblacional. Por ejemplo, ¿cómo se expresa la información genética para guiar la síntesis de proteínas?, ¿qué provoca que las células se dividan para dar lugar a nuevas células?, ¿cómo afecta la densidad de una población a la fisiología y al comportamiento de los organismos?

Las ciencias biológicas que tratan de las causas inmediatas se conocen como **ciencias experimentales**, que

proceden utilizando el método experimental. Este método consiste en tres **pasos**: (1) predecir cómo un sistema en estudio puede responder a un estímulo, (2) producir dicho estímulo y (3) comparar los resultados observados con los esperados. Las condiciones experimentales se repiten para eliminar sucesos al azar que pudieron producir conclusiones erróneas. Los **controles**, o repeticiones del procedimiento experimental pero sin el estímulo, se establecen como protección contra factores que pudieran pasar desapercibidos y alterar el resultado. Los procesos por los cuales los animales mantienen su temperatura corporal bajo distintas condiciones ambientales, digieren su alimento, migran a nuevos hábitat, o almacenan energía, son ejem-

plos adicionales de fenómenos fisiológicos estudiados por experimentación (Capítulos 29 a 36). Otros campos subordinados de la biología, que forman parte de las ciencias **experimentales**, incluyen la biología molecular, la biología celular, la endocrinología, la biología del desarrollo y la ecología de comunidades.

En contraste con las cuestiones acerca de las causas inmediatas, se encuentran los problemas relacionados con las **causas últimas** que han producido estos sistemas y sus características a través del tiempo de evolución. Por ejemplo, ¿qué factores evolutivos han provocado que ciertas aves tengan unos complejos patrones de migración estacional entre las áreas templadas y las tropicales?, ¿por qué diferentes especies de animales tienen distinto número de cromosomas en sus células?, ¿por qué muchas especies de animales mantienen sistemas sociales complejos mientras que otras son esencialmente solitarias?

Las ciencias biológicas que intentan responder a este tipo de cuestiones se conocen como **ciencias evolutivas**, que utilizan principalmente el **método comparativo**, más que la experimentación. Se trata de comparar entre especies relacionadas las distintas características de la biología molecular, la biología celular, la estructura del organismo, el desarrollo y la ecología para identificar sus patrones de variación. Con estos patrones de semejanzas y diferencias se comprueban las hipótesis de parentesco para reconstruir los árboles evolutivos que relacionan a las especies estudiadas. El árbol evolutivo se utiliza, por tanto, para examinar las hipótesis sobre los orígenes evolutivos de las diversas propiedades moleculares, celulares, del organismo y de las poblaciones que se han observado en el mundo animal. Está claro que las ciencias evolutivas se apoyan en los resultados de las ciencias **experimentales**, que toman como punto de partida. Las ciencias evolutivas incluyen la bioquímica comparada, la evolución molecular, la biología celular comparada, la anatomía comparada, la fisiología comparada y la sistemática filogenética.

TEORÍAS DE LA EVOLUCIÓN Y LA HERENCIA

Pasemos ahora a la consideración específica de los dos principales paradigmas que guían la investigación zoológica actual: la teoría de la evolución de Darwin y la teoría cromosómica de la herencia.

Teoría de la evolución de Darwin

La teoría de la evolución de Darwin tiene hoy más de 130 años de antigüedad (Capítulo 6). Darwin configuró su teoría de forma completa con la publicación de su famosa obra *Sobre el Origen de las Especies por medio de la Selección Natural* en Inglaterra en 1859 (Figura 1-12). Hoy día se pregunta con frecuencia a los biólogos «¿qué es el darwinismo?» y «¿aceptan los biólogos la teoría de Darwin

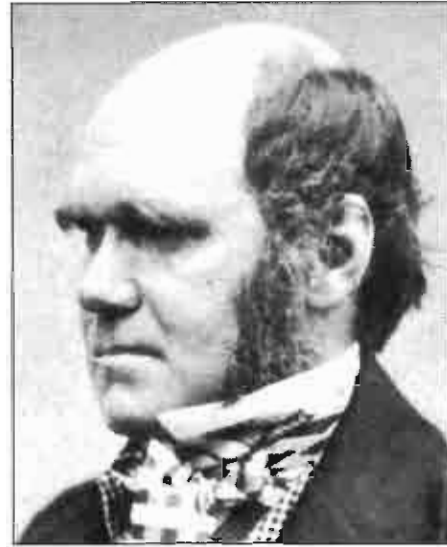


Figura 1-12

La teoría moderna de la evolución se identifica estrechamente con Charles Robert Darwin, quien, junto con Alfred Russel Wallace, proporcionó la primera explicación plausible de la evolución. Esta fotografía de Darwin fue tomada en 1854, cuando tenía 45 años de edad. Su libro más famoso, *Sobre el Origen de las Especies*, apareció cinco años más tarde.

de la evolución?» Estas preguntas no pueden tener una respuesta simple, ya que el darwinismo comprende varias teorías diferentes, aunque mutuamente compatibles. El profesor Ernst Mayr, de la Universidad de Harvard, considera que el darwinismo debe contemplarse como cinco teorías principales*. Estas cinco teorías tienen, por así decirlo, orígenes y destinos diferentes y no se pueden discutir con precisión como si se tratase de un solo razonamiento. Las teorías son: (1) el cambio perpetuo, (2) el origen común, (3) la multiplicación de las especies, (4) el gradualismo, y (5) la selección natural. Generalmente se acepta que las tres primeras teorías tienen una aplicación universal en el mundo vivo. Sin embargo, existen controversias entre los evolucionistas sobre el gradualismo y la selección natural, aunque ambas son fuertemente defendidas por una gran proporción de la comunidad científica evolucionista y son importantes componentes del paradigma evolutivo darwiniano. El gradualismo y la selección natural forman claramente parte del proceso evolutivo, pero su poder explicativo puede no ser tan amplio como creyó Darwin. Las legítimas controversias sobre el gradualismo y la selección natural son muchas veces presentadas incorrectamente por los creacionistas como cambios de las primeras tres teorías, aunque la validez de dichas teorías se apoya sólidamente en hechos relevantes.

1. **Cambio perpetuo.** Ésta es la teoría fundamental de la evolución, sobre la que basan las demás.

* Mayr, E. 1985. Chapter 25 in D. Kohn, ed. *The Darwinian Heritage*. Princeton, Princeton University Press.

Establece que el mundo vivo no es ni constante ni sigue un ciclo perpetuo, sino que está en cambio permanente. Las propiedades de los organismos sufren transformaciones a través de las generaciones a lo largo del tiempo. Esta teoría se originó en la antigüedad, pero no tuvo una amplia aceptación hasta que Darwin la defendió en el contexto de sus otras cuatro teorías. El «cambio perpetuo» está documentado por el registro fósil, que rechaza claramente el origen reciente de todas las formas de vida defendido por los creacionistas. Al haber resistido repetidas comprobaciones y estar apoyado por un inmenso número de observaciones, actualmente se considera al «cambio perpetuo» como un hecho científico.

2. **Origen común.** La segunda teoría darwiniana, el «origen común», establece que todas las formas de vida descienden de un antecesor común a través de la ramificación o diversificación de las estirpes (Figura 1-13). El argumento opuesto, que las dife-

rentes formas de vida surgen independientemente y se suceden hasta el presente en linajes genealógicos sin ramificar, se ha refutado con estudios comparados de la forma de los organismos, de la estructura celular y de las estructuras macromoleculares (incluidas las del material genético, el DNA). Todos estos estudios confirman la teoría de que la historia de la vida tiene la estructura de un árbol evolutivo, ramificado y conocido como **filogenia**. Las especies que comparten un antecesor común relativamente reciente también comparten más caracteres similares a todos los niveles de lo que lo hacen las especies cuyo antecesor común es más remoto. Mucha de la investigación actual se basa en la teoría de Darwin del origen común para reconstruir la filogenia de la vida mediante los patrones de semejanzas y diferencias observados entre las especies. La filogenia resultante es la base de nuestra clasificación taxonómica de los animales (Capítulo 10).

3. **Multiplicación de las especies.** La tercera teoría de Darwin establece que el proceso evolutivo produce especies nuevas mediante la división y transformación de las antiguas. Actualmente, y de forma general, se consideran las especies como poblaciones de organismos reproductivamente distinguibles que, usualmente, pero no siempre, difieran unas de otras por la forma del organismo. Una vez formada completamente una especie, no se producen cruces reproductores entre miembros de especies diferentes. Los evolucionistas están generalmente de acuerdo en que la división y transformación de las estirpes produce nuevas especies, aunque hay todavía una gran controversia sobre los detalles de este proceso (Capítulo 6) y el significado exacto del término «especie» (Capítulo 10). El estudio de los procesos históricos que generan especies nuevas promueve gran cantidad de investigación científica.

4. **Gradualismo.** El gradualismo establece que las grandes diferencias en los rasgos anatómicos que caracterizan a especies distintas se originan mediante la acumulación de muchos cambios menores que se van incrementando durante larguísimos períodos de tiempo. Esta teoría es importante, porque los cambios genéticos que producen efectos muy grandes sobre la forma corporal son generalmente perjudiciales para el organismo. Sin embargo, es posible que algunas variaciones genéticas que tienen grandes efectos sobre el organismo sean de todas formas lo suficientemente beneficiosas como para ser favorecidas por la selección natural. Por lo tanto, aunque se sabe que la evolución gradual existe, puede que no explique el origen de todas las diferencias estructurales que observamos entre las especies (Figura 1-14). Este problema aún se está estudiando activamente.

5. **Selección natural.** La selección natural, la teoría más famosa propuesta por Darwin, se apoya en

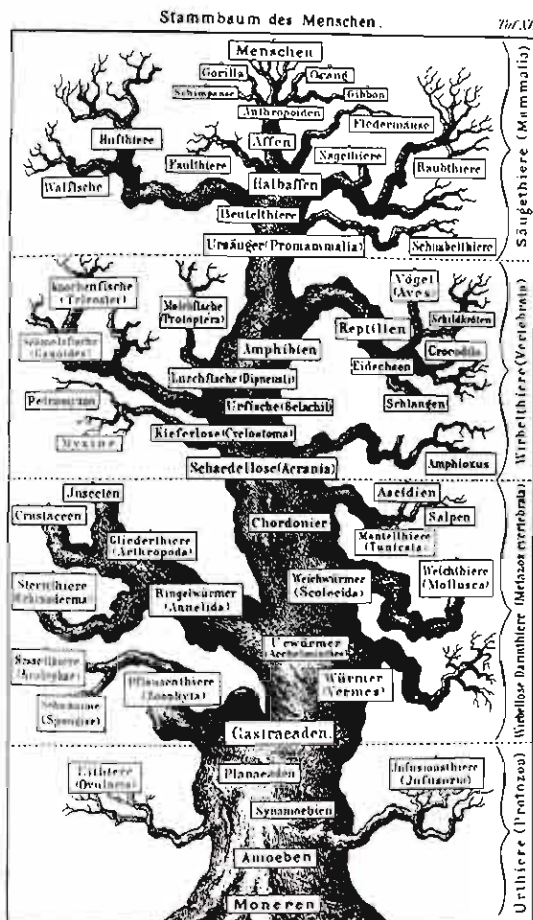


Figura 1-13

Uno de los primeros árboles evolutivos, diseñado en 1874 por el biólogo alemán Ernst Haeckel, quien estaba fuertemente influido por la teoría darwiniana del origen común. Muchas de las hipótesis filogenéticas que aparecen en este árbol, incluida la progresión unidireccional de la evolución hacia el hombre (arriba, Menschen) han sido ya refutadas.

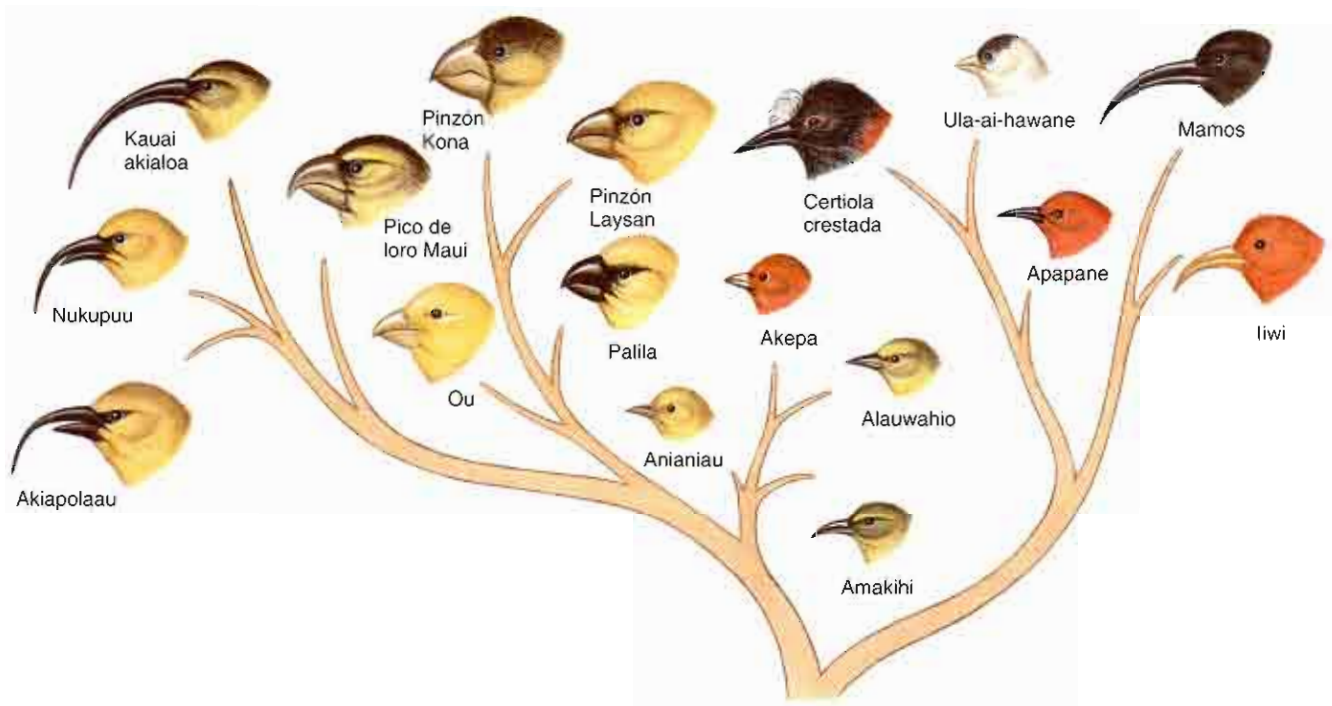


Figura 1-14

El gradualismo proporciona una explicación plausible al origen de las diferentes formas de pico en las certiolas hawaianas que aparecen aquí. Sin embargo, esta teoría se ha cambiado para explicar la evolución de tales estructuras como las escamas de los vertebrados, las plumas y el pelo a partir de una estructura ancestral común. El genetista Richard Goldschmidt considera las formas tardías como imposibles de unir mediante una serie gradual de transformaciones.

tres proposiciones. Primero, existe variación entre los organismos (dentro de las poblaciones) en cuanto a los rasgos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento. Segundo, la variación es, al menos parcialmente, heredable de forma que la descendencia tiende a parecerse a sus padres. Tercero, organismos con diferentes formas variantes producen distinto número de descendientes en las siguientes generaciones. Las variantes que permiten a sus poseedores una explotación más eficaz de su entorno sobrevivirán con preferencia y serán transmitidas a las generaciones futuras. A lo largo de muchas generaciones, los nuevos rasgos favorables se extienden por la población y la acumulación de tales cambios conduce, tras largos períodos de tiempo, al desarrollo de caracteres nuevos en el organismo y a la aparición de nuevas especies. La selección natural es por tanto un proceso creativo que produce caracteres nuevos a partir de las pequeñas variaciones individuales que aparecen entre los organismos de una población.

La selección natural explica por qué los organismos están contruidos según las demandas de su entorno, un fenómeno llamado **adaptación** (Figura 1-15). La adaptación es el resultado que cabe esperar de un proceso que

acumula las variaciones más favorables en la población a través de largos períodos de tiempo evolutivo. La adaptación se había considerado previamente como una prueba concluyente en contra de la evolución, por lo que la teoría de la selección natural de Darwin resultó de importancia decisiva para convencer a la gente de que un proceso natural, susceptible de ser estudiado científicamente, podía dar lugar a una nueva especie. La demostración de que procesos naturales pueden producir adaptaciones fue importante para que eventualmente se aceptaran las cinco teorías darwinianas.

La teoría de Darwin de la selección natural se enfrentó a un obstáculo principal cuando se propuso por primera vez: se carecía de una teoría de la herencia. La gente suponía, incorrectamente, que la herencia era un proceso de mezcla y que, en consecuencia, cualquier nueva variante favorable que apareciera en una población se perdería. La nueva variante surge inicialmente en un único organismo, que se debe cruzar por tanto con otro que carezca del nuevo rasgo favorable. Con una herencia por mezcla, la descendencia de estos organismos presentaría únicamente una versión diluida de tal carácter favorable. De igual forma, esta descendencia se cruzaría con otros individuos que también carecerían del rasgo favorable. Con sus efectos diluidos a la mitad en cada generación, el nuevo rasgo dejaría eventualmente de existir y la selec-



Figura 1-15

De acuerdo con la teoría darwiniana de la evolución, las distintas formas de estos miembros de vertebrados han sido moldeadas por la selección natural para adaptarse a diferentes funciones. En capítulos posteriores veremos que, a pesar de estas diferencias adaptativas, todos estos miembros comparten un patrón estructural básico.

ción natural sería completamente ineficaz en esta situación.

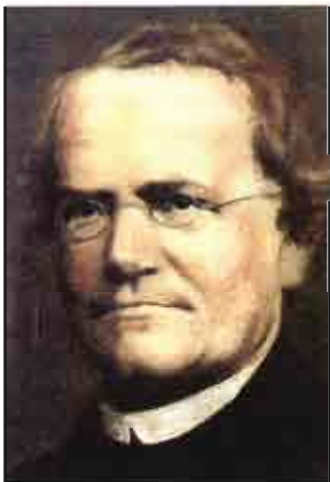
Darwin no fue nunca capaz de contraatacar con éxito ante esta crítica. A Darwin no se le ocurrió que los factores hereditarios pudieran ser discretos y no mezclarse y que, por tanto, una nueva generación genética podría permanecer inalterada de una generación a la siguiente. Este principio se conoce como **herencia independiente**. No se estableció hasta 1900, con el descubrimiento de los experimentos genéticos de Gregor Mendel, y se incorporó en su momento a lo que hoy llamamos **teoría cromosómica de la herencia**. Utilizamos el término **neodarwinismo** para referirnos a las teorías de Darwin modificadas por la incorporación de esta teoría de la herencia.

Herencia mendeliana y la teoría cromosómica de la herencia

La teoría cromosómica de la herencia es el fundamento de los estudios actuales sobre la genética y la evolución de los animales (Capítulos 5 y 6). Esta teoría procede de la consolidación de las investigaciones en el campo de la genética, fundada por el trabajo experimental de Gregor Mendel (Figura 1-16) y la biología celular.

El punto de vista genético

La metodología genética consiste en cruzar poblaciones de organismos que son razas puras para rasgos contrasta-



A

Figura 1-16

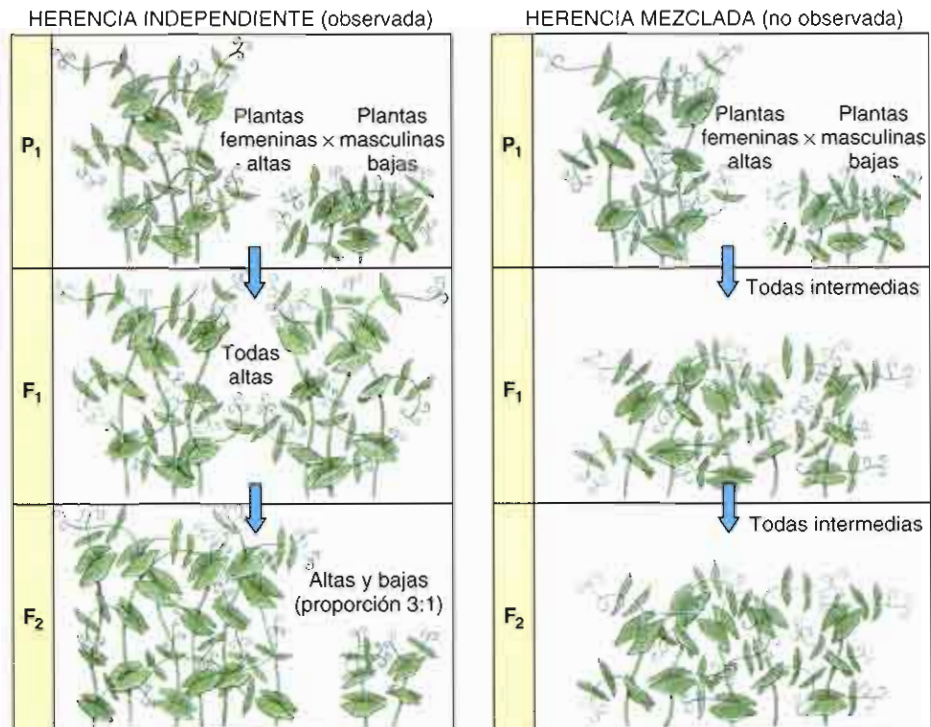
A, Gregor Johann Mendel. B, El monasterio en Brno (Brünn), República Checa, hoy un museo, donde Mendel llevó a cabo sus experimentos con los guisantes de jardín.



B

Figura 1-17

Diferentes predicciones de herencia independiente frente a herencia mezclada respecto a los resultados de los cruces de Mendel entre plantas altas y bajas. Los resultados esperados si la herencia es independiente se confirmaron, mientras que los previstos por la herencia mezclada fueron refutados por los resultados de los experimentos. Los experimentos recíprocos (cruzando plantas progenitoras femeninas bajas con masculinas altas) produjeron resultados similares. (P₁ = generación parental; F₁ = primera generación filial; F₂ = segunda generación filial.)



dos y seguir después la transmisión hereditaria de tales caracteres a través de las sucesivas generaciones. La expresión «raza pura» se aplica a una población que mantiene durante generaciones sólo uno de los distintos estados o manifestaciones de un carácter determinado, cuando se produce de forma aislada con respecto a otras poblaciones.

Gregor Mendel estudió la transmisión de siete rasgos variables en el guisante de jardín, cruzando poblaciones que eran razas puras para caracteres alternativos (por ejemplo, plantas altas frente a bajas). En la primera generación (llamada generación F₁ o «filial») sólo se observó uno de los rasgos alternativos parentales; no había indicación de mezcla de los caracteres parentales. En el ejemplo, la descendencia (llamada híbridos de la F₁) formada al cruzar las plantas altas y las bajas resultó alta, independientemente de si el carácter alto se transmitió a través del progenitor masculino o del femenino. Se permitió que estos híbridos de la F₁ se autopolinizaran y en su descendencia (llamada generación F₂) aparecieron ambos rasgos parentales, aunque el carácter mostrado por los híbridos de la F₁ (plantas altas en nuestro ejemplo) era tres veces más abundante que el otro. De nuevo, no había indicio de mezcla de los caracteres parentales (Figura 1-17).

Los experimentos de Mendel mostraron que los efectos de un factor genético pueden quedar enmascarados en un individuo híbrido, pero que estos factores no se alteraban físicamente durante el proceso de transmisión. Mendel postuló que los caracteres variables están especificados por factores hereditarios pares, que hoy en día llamamos «genes». Cuando se producen **gametos** (óvulos o espermatozoides), los dos genes que controlan una caracte-

terística determinada se separan uno del otro y cada gameto recibe solamente uno de ellos. La fecundación restablece la condición par. Si un organismo posee formas diferentes en el par de genes de un carácter, sólo se expresa y aparece uno de ellos, pero ambos genes se transmiten inalterados y en igual número a los gametos que forma el organismo. La transmisión de estos genes es independiente, no mezclada. Mendel observó que la herencia de un par de caracteres es independiente de la herencia de otro par. Sin embargo, hoy sabemos que no todos los pares de caracteres se heredan independientemente unos de otros. Numerosos estudios, en particular con la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, han puesto de manifiesto que los principios de la herencia descubiertos inicialmente en las plantas también se aplican a los animales.

Contribuciones de la biología celular

El perfeccionamiento de los microscopios durante el s. XIX permitió a los citólogos investigar la formación de los gametos mediante la observación directa de los tejidos reproductores, aunque la interpretación de estas observaciones fue difícil en un principio. Algunos eminentes biólogos propusieron, por ejemplo, la hipótesis de que los espermatozoides eran gusanos parásitos del semen (Figura 1-18). Esta hipótesis fue pronto refutada con la revelación de la verdadera naturaleza de los gametos. Conforme los precursores de los gametos se preparan para dividirse en los primeros estados de su formación, el material nuclear se condensa en estructuras concretas y alargadas, denominadas cromosomas. Los cromosomas aparecen en parejas, que normalmente son similares

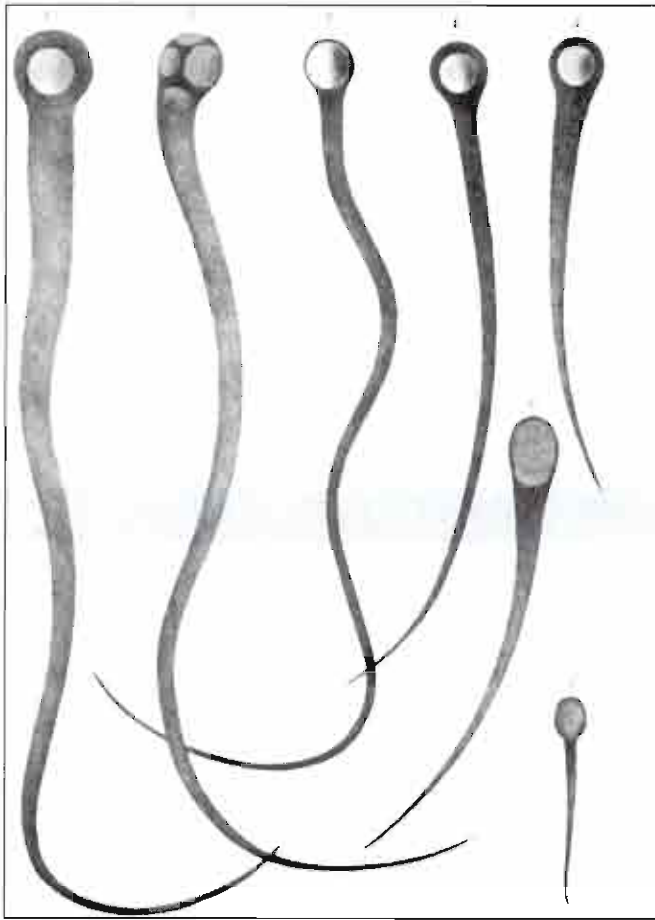


Figura 1-18

Dibujo basado en una micrografía de principios del siglo XIX de los espermatozoides de (1) cobaya, (2) ratón de laboratorio, (3) erizo, (4) caballo, (5) gato, (6) carnero, y (7) perro (Prévost et Dumas, 1821). Algunos biólogos interpretaron inicialmente los espermatozoides como gusanos parásitos del semen, pero investigaciones posteriores demostraron que se trataba de las células reproductoras masculinas.

pero no idénticos en el aspecto y en la información que contienen. El número de pares de cromosomas varía entre las especies. Un miembro de cada par procede del progenitor femenino y otro del masculino. Estos dos cro-

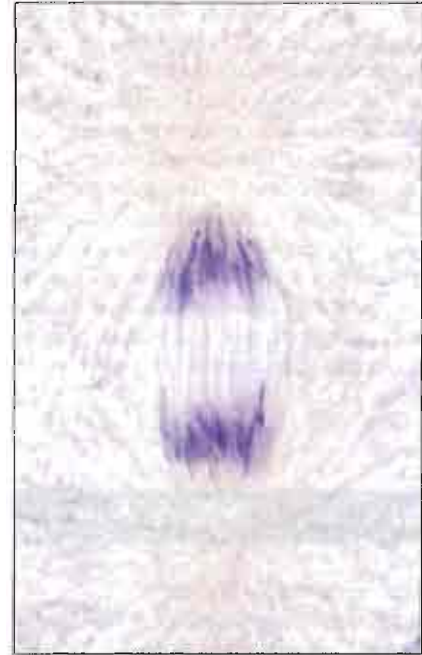


Figura 1-19

Pares de cromosomas separándose antes de la división nuclear durante el proceso de formación de los gametos.

mosomas se emparejan físicamente y después se separan en diferentes células hijas durante la división celular previa a la formación de los gametos (Figura 1-19). Cada gameto resultante recibe un cromosoma de cada par y los diferentes pares de cromosomas se distribuyen en los gametos independientemente unos de otros. Ya que el comportamiento del material cromosómico durante la formación de los gametos equivale al postulado para los genes de Mendel, Sutton y Boveri en 1903-1904 enunciaron la hipótesis de que los cromosomas eran los portadores físicos del material genético. Cuando se propuso por primera vez, esta hipótesis fue recibida con un gran escepticismo. Una larga serie de pruebas diseñadas para refutarla demostraron finalmente que sus predicciones eran correctas. Actualmente la teoría cromosómica de la herencia está perfectamente consolidada.

RESUMEN

La Zoología es el estudio científico de los animales y forma parte de la Biología, el estudio científico de la vida. Los animales y la vida, en general, son entidades constantemente cambiantes que sólo se pueden identificar en términos de los atributos que han adquirido a lo largo de su larga historia evolutiva. Las propiedades más importantes de la vida son: la exclusividad química, la complejidad y la organización jerárquica, la reproducción, la posesión de un programa genético, el metabolismo, el desarrollo y la interacción con el medio. Los sistemas biológicos constituyen

una jerarquía de niveles integrados (molecular, celular, del organismo, poblacional y de especie), cada uno de los cuales presenta diversas propiedades emergentes específicas.

La ciencia se caracteriza por la adquisición de conocimientos mediante la construcción y comprobación de hipótesis a través de la observación de la naturaleza. La ciencia se guía por la ley natural y sus hipótesis son comprobables, provisionales y refutables. Las ciencias zoológicas se pueden subdividir en dos categorías, las ciencias experimentales y las evolutivas. Las ciencias

experimentales utilizan el método experimental para preguntarse cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas básicas, del desarrollo, de la conducta y reproductoras, lo que incluye investigaciones sobre sus sistemas moleculares, celulares y poblacionales. Las ciencias evolutivas usan el método comparativo para reconstruir la historia de la vida y, posteriormente, valerse de esta historia con el fin de comprender cómo las diversas especies y sus propiedades moleculares, celulares, del organismo y de las poblaciones han aparecido a lo largo de la evolución. Las hipótesis que resisten repetidas pruebas y además explican fenómenos muy diversos alcanzan la categoría de teorías. Las teorías poderosas que son guía de investigaciones extensas se denominan «paradigmas». Los principales paradigmas

que gobiernan el estudio de la Zoología son la teoría de la evolución de Darwin y la teoría cromosómica de la herencia.

Los principios que aparecen en este capítulo ilustran la unidad de las ciencias biológicas. Todos los componentes de los sistemas biológicos están guiados y limitados por leyes naturales. Los organismos vivos proceden exclusivamente de otros organismos vivos, de la misma forma que toda célula proviene de una célula preexistente. Los procesos de reproducción están presentes en todos los niveles de la jerarquía biológica y muestran tanto herencia como variación. La interacción de la herencia y la variación en todos los niveles jerárquicos produce cambios evolutivos y ha generado la enorme diversidad de la vida animal que queda patente a lo largo de este libro.

CUESTIONARIO

1. ¿Por qué es difícil definir la vida?
2. ¿Cuáles son las diferencias químicas básicas entre las formas de vida y los sistemas inertes?
3. Describa la organización jerárquica de la vida. ¿Cómo conduce esta organización a la aparición de nuevas propiedades en diferentes niveles de complejidad biológica?
4. ¿Cuál es la relación entre la herencia y la variación en la reproducción de los sistemas biológicos?
5. Explique por qué la evolución de organismos complejos es compatible con la segunda ley de la termodinámica.
6. ¿Cuáles son las características esenciales de la ciencia? Describa cómo los estudios evolutivos se adaptan a estas características, mientras que el «creacionismo científico» o la «teoría del diseño inteligente» no lo hace.
7. Utilice el ejemplo de la selección natural y las poblaciones de polillas británicas para ilustrar el método científico hipotético-deductivo.
8. ¿Qué relaciones existen entre una hipótesis, una teoría, un paradigma y un hecho científico?
9. ¿Cómo distinguen los biólogos entre las ciencias experimentales y las evolutivas?
10. ¿Cuáles son las cinco teorías de Darwin (tal como las considera Ernst Mayr)? ¿Cuáles de ellas son aceptadas y cuáles siguen planteando controversias?
11. ¿Cuál es el principal obstáculo al que se enfrentó la teoría de Darwin de la selección natural cuando se enunció por primera vez? y ¿cómo se superó este obstáculo?
12. ¿Qué diferencia existe entre Darwinismo y Neodarwinismo?
13. Describa las contribuciones respectivas de la genética y la biología celular a la formulación de la teoría cromosómica de la herencia.

BIBLIOGRAFÍA

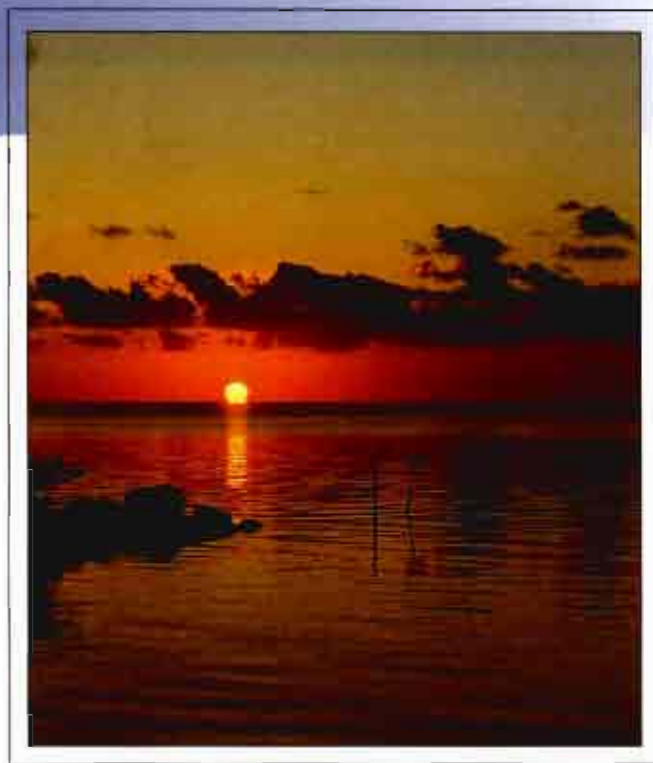
- Futuyma, D. J. 1995. Science on trial: the case for evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Una defensa de la biología evolutiva como único enfoque científico para estudiar la diversidad de la vida.*
- Kitcher, P. 1982. Abusing science: the case against creationism. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Un tratado sobre cómo se logra el conocimiento en la ciencia y por qué el creacionismo no reúne las condiciones necesarias para ser calificado como ciencia.*
- Kuhn, T. S. 1970. The structure of scientific revolutions. ed. 2, enlarged. Chicago, University of Chicago Press. *Influente y polémico comentario sobre el proceso científico.*
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University Press. *Historia interpretada de la biología, con especial referencia a la genética y la evolución.*
- Medawar, P. B. 1989. Induction and intuition in scientific thought. London, Methuen & Company. *Comentarios sobre la base filosófica y la metodología de la ciencia.*
- Moore, J. A. 1993. Science as a way of knowing: the foundations of modern biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Una amplia y amena recopilación sobre la historia del pensamiento biológico y de los mecanismos de la vida.*
- Perutz, M. F. 1989. Is science necessary? Essays on science and scientists. New York, E. P. Dutton. *Tratado general sobre la utilidad de la ciencia.*
- Pigliucci, M. 2002. Denying evolution: creationism, scientism, and the nature of science. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Una crítica de la educación sobre la ciencia y su percepción por el público.*
- Rennie, J. 2002. 15 answers to creationist nonsense. Sci. Am. 287:78-85 (July). *Una guía de los argumentos más comunes utilizados por los creacionistas contra la biología evolutiva, con explicaciones concisas sobre los errores científicos en las pretensiones creacionistas.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

- Introductory Materials and Governmental Sites
- Introductory Sites
- The Science of Biology
- Writing Papers and Study Tips
- Glossaries and Dictionaries
- Utility and Organizational Sites
- Individual Contributions to Environmental Issues
- Scientific Method
- Mendelian Genetics
- Darwinian Evolutionary Theory

El origen y la química de la vida



La abundancia de agua en la Tierra fue fundamental para que surgiera la vida en ella.

¿Surgió la vida por generación espontánea?

Antiguamente era común la creencia de que la vida podía surgir una y otra vez por generación espontánea a partir de materia no viva, además de mediante la reproducción parental. Por ejemplo, las ranas parecían surgir de la tierra encharcada; los ratones, de la materia putrefacta; los insectos, del rocío; y los gusanos (larvas de moscas), de la carne en descomposición. El calor, la humedad, la luz solar e incluso la luz de las estrellas se citaban a menudo como factores beneficiosos que favorecían la generación espontánea.

Entre los intentos para producir organismos en el laboratorio, hay una «receta» para crear ratones dada por el fisiólogo vegetal belga Jean Baptiste van Helmont (1648). «Si se apretuja una pieza de ropa interior manchada de sudor junto con un poco de trigo, en un recipiente abierto, en aproximadamente 21 días el olor cambia y se produce una fermentación... y el trigo se convierte en ratones. Pero lo más destacable es que los ratones surgidos del trigo y de la ropa, no son ratones pequeños, ni siquiera adultos en miniatura, ni abortones, sino que salen ratones adultos».

En 1861, el eminente científico francés Louis Pasteur logró convencer a la comunidad científica de que no se podían obtener organismos vivos por generación espontánea a partir de materiales no vivos. En sus famosos experimentos, Pasteur colocó sustancias que podían fermentar en el inte-

rior de un frasco con un largo cuello en forma de S que quedaba abierto al aire. El frasco y su contenido fueron hervidos durante mucho tiempo para matar cualquier microorganismo que pudiera existir. Después el frasco se enfrió y quedó sin tocar. No hubo fermentación porque todos los organismos que entraban en el extremo abierto del frasco quedaban depositados en el fondo del cuello y no alcanzaban el contenido fermentable del frasco. Cuando cortó el cuello del frasco, los microorganismos del aire pudieron caer sobre la masa fermentable y proliferar. Pasteur dedujo que la vida no se podía originar si previamente no había organismos o los elementos reproductores de éstos, como huevos o esporas. Al hacer públicos estos resultados por primera vez en la Academia Francesa, Pasteur proclamó: «La doctrina de la generación espontánea nunca superará este golpe mortal».

Todos los organismos vivos tuvieron un antecesor común, probablemente similar a las colonias de microorganismos que vivieron hace 4000 millones de años. Este antecesor se originó como consecuencia de un largo periodo en el que se fueron produciendo reacciones entre materiales inorgánicos, moléculas orgánicas y el agua, hasta formar unidades capaces de autorreplicarse. Todos los seres vivos conservan la misma composición química fundamental heredada de este antecesor común primigenio.

De acuerdo con la teoría del «Big Bang» («la gran explosión»), el universo se originó a partir de una primitiva bola de fuego y se ha ido expandiendo y enfriando desde su comienzo, hace unos 10 000 ó 20 000 millones de años. Se cree que el Sol y los planetas se formaron hace aproximadamente unos 4600 millones de años, a partir de una nube esférica de polvo cósmico y gases. La nube se concentró bajo la influencia de su propia gravitación, formándose un disco rodante. A medida que el material de la parte central del disco se fue condensando para formar el Sol, una cantidad sustancial de la energía gravitatoria fue liberada en forma de radiación. La presión de esta radiación, dirigida hacia el exterior, impidió la concentración de toda la nube dentro del Sol. El material restante comenzó a enfriarse y finalmente pudo dar origen a los planetas, incluida la Tierra (Figura 2-1).

En la década de 1920, el bioquímico ruso Alexander I. Oparin y el biólogo inglés J. B. S. Haldane propusieron, de manera independiente, que la vida se había originado sobre la Tierra después de un período increíblemente largo de «evolución molecular abiogénica». En lugar de afirmar que los primeros organismos vivos se habían originado milagrosamente todos a la vez, una idea que había restringido el libre pensamiento durante mucho tiempo, Oparin y Haldane sugirieron que las formas vivientes más simples habían surgido gradualmente, mediante la asociación progresiva de pequeñas moléculas inorgánicas, para llegar a formar otras moléculas orgánicas más complejas. Finalmente se habrían producido moléculas capaces de autorreplicarse, lo que en definitiva habría conducido a la aparición de los primeros microorganismos vivos.

ESTRUCTURA DE LAS MOLÉCULAS ORGÁNICAS DE LOS SERES VIVOS

La evolución química en el ambiente prebiótico produjo compuestos orgánicos simples que, en definitiva, constituyen los «ladrillos» de que están formadas las células vivas. El término «orgánicos» se refiere, en sentido amplio, a todos los compuestos que contienen carbono. Muchos de ellos también contienen hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, azufre, fósforo, sales y otros elementos. El carbono tiene una gran capacidad para unirse a otros átomos de carbono, formando cadenas de longitud y configuración muy variables. Las combinaciones carbono-carbono posibilitan una enorme complejidad y variedad en la estructura molecular. Se conocen más de un millón de compuestos orgánicos.

En las páginas siguientes veremos los tipos de moléculas orgánicas que se encuentran en los seres vivos y discutiremos su origen en la atmósfera reductora de la Tierra primitiva.

Hidratos de carbono: las sustancias orgánicas más abundantes en la naturaleza

Los hidratos de carbono son compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno. Estos elementos generalmente se presentan en la relación 1 C:2 H:1 O y están agrupados en la forma $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$. Los hidratos de carbono actúan

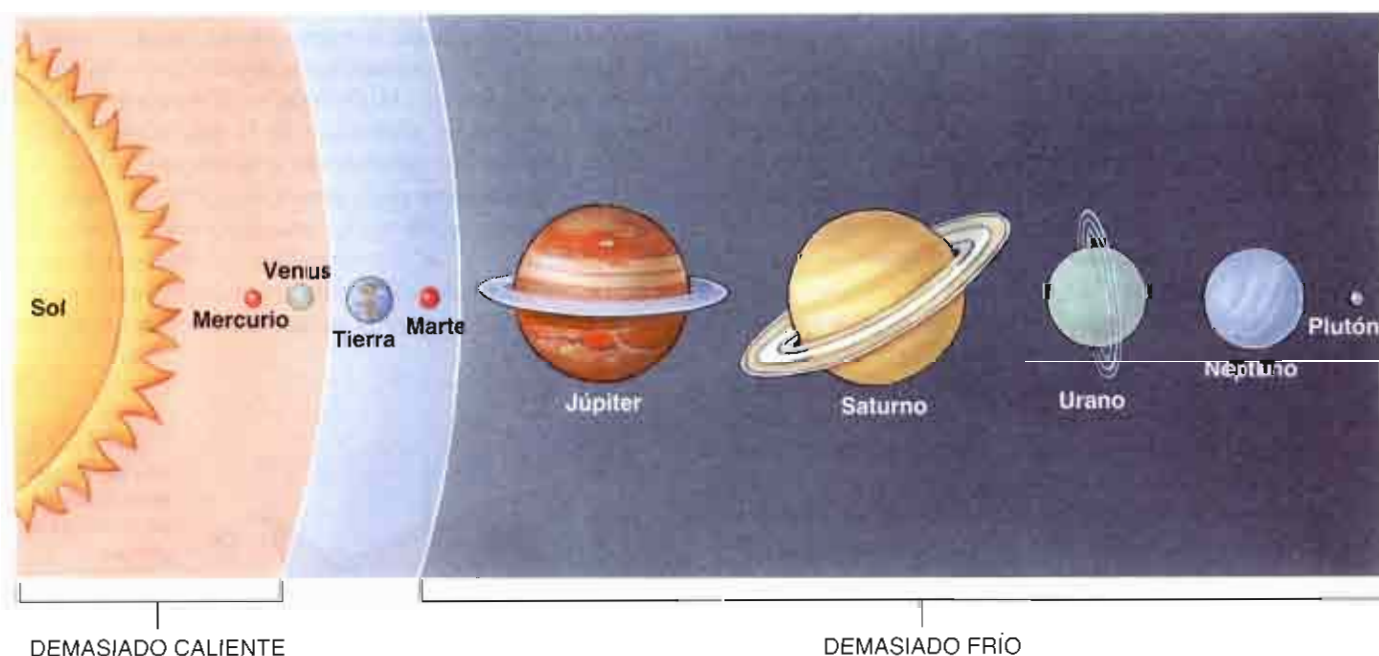
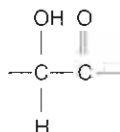


Figura 2-1

Sistema solar, que muestra los estrechos límites en los que se dan las condiciones térmicas adecuadas para la vida.

en el protoplasma, sobre todo como compuestos estructurales y como fuente de energía química. La glucosa es el más importante de los hidratos de carbono que sirven como almacén de energía. Ejemplos comunes de hidratos de carbono son los azúcares, el almidón y la celulosa (la sustancia estructural de los vegetales). En la Tierra la celulosa es más abundante que todos los demás compuestos orgánicos juntos. Los hidratos de carbono son sintetizados por las plantas verdes a partir de agua y de dióxido de carbono, con la ayuda de la energía solar. Este proceso, llamado **fotosíntesis**, es la reacción de la que dependen todos los seres vivos, ya que es el punto de partida en la formación del alimento.

Generalmente, los hidratos de carbono se agrupan en las tres clases siguientes: (1) **monosacáridos** o azúcares sencillos, (2) **disacáridos** o azúcares dobles, y (3) **polisacáridos** o azúcares complejos. Los azúcares sencillos están formados por una cadena sencilla con 4, 5 ó 6 átomos de carbono (tetrasas, pentosas o hexosas, respectivamente). Hay otros azúcares sencillos de hasta 10 carbonos, pero no son biológicamente importantes. Los azúcares sencillos, como la glucosa, la galactosa o la fructosa, poseen un grupo azúcar libre,



en el cual el doble enlace del oxígeno puede estar unido al carbono terminal de una cadena o a un carbono no terminal. La hexosa **glucosa** (también llamada dextrosa) es el hidrato de carbono más importante de los seres vivos. A menudo, la glucosa se representa como una cadena recta (Figura 2-2A), pero en el agua tiende a formar una molécula cíclica (Figura 2-2B). El diagrama de la glucosa en forma de «silla» (Figura 2-3) es el que mejor representa su verdadera configuración, pero debemos recordar que todas las formas de glucosa, se representen como se representen, son la misma molécula y químicamente equivalentes. Otras hexosas biológicamente importantes son la galactosa y la fructosa, cuyas fórmulas planas se comparan con la de la glucosa en la Figura 2-4.

Los disacáridos son azúcares dobles formados por la unión de dos azúcares sencillos. Un ejemplo es la maltosa (azúcar de malta), que está formada por dos moléculas de glucosa. Como se representa en la Figura 2-5, las dos moléculas de glucosa se unen entre sí, con pérdida de una molécula de agua, lo que hace que ambas moléculas compartan un átomo de oxígeno. Todos los disacáridos se forman de la misma manera. Otros dos disacáridos comunes son la sacarosa (azúcar de caña o de mesa) formada por la unión de una molécula de glucosa y otra de fructosa, y la lactosa (azúcar de leche) compuesta por glucosa y galactosa.

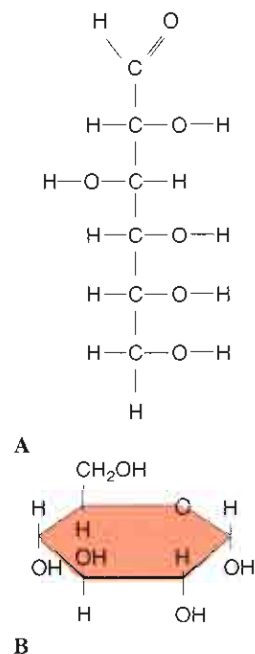


Figura 2-2

Dos formas de representar la fórmula estructural de la glucosa, un azúcar sencillo. En **A** los átomos de carbono aparecen formando una cadena abierta. Cuando se disuelve en agua, la glucosa tiende a adoptar forma de anillo, tal y como se muestra en **B**. En este modelo en anillo, los átomos de carbono estarían situados en cada uno de los vértices del anillo, aunque generalmente no se representan.

Los polisacáridos están formados por muchas moléculas de azúcares sencillos (generalmente glucosa) enlazadas entre sí para formar largas cadenas llamadas polímeros. Su fórmula empírica generalmente se escribe como $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ donde n representa un número variable de moléculas de monosacáridos unidos para formar el polímero en cuestión. El almidón es la forma normal en que los azúcares se almacenan en la mayor parte de las plantas y constituye un alimento importante para los animales. El **glucógeno** es la principal reserva de azúcares en los animales. Se encuentra principalmente en las células del hígado y de los músculos de los vertebrados. Cuando es necesario, el glucógeno se convierte en glucosa, la cual es llevada por la sangre hasta todos los tejidos.

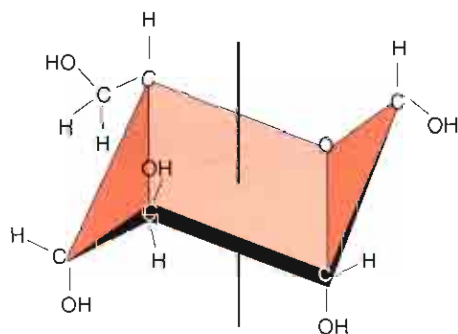


Figura 2-3

Representación de la molécula en «silla» de la glucosa.

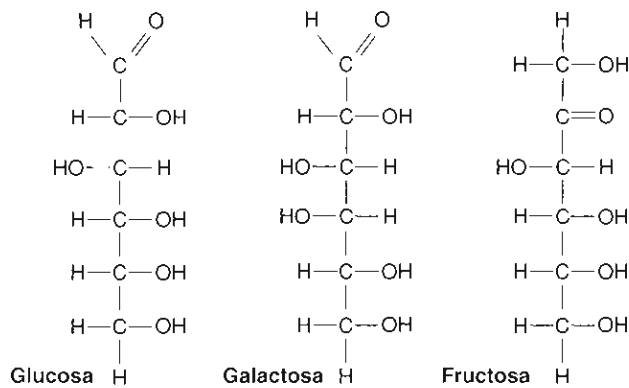


Figura 2-4

Estas tres hexosas son los monosacáridos más comunes.

Otro polímero es la **celulosa**, que es el principal hidrato de carbono estructural de las plantas.

Lípidos: almacén de combustible y material de construcción

Los lípidos son las grasas y sustancias similares. Son moléculas de baja polaridad y, en consecuencia, son prácticamente insolubles en agua, pero son solubles en disolventes orgánicos, como la acetona o el éter. Los principales grupos de lípidos son tres: las grasas neutras, los fosfolípidos y los esteroides.

Grasas neutras

Estas grasas, llamadas también «verdaderas», son el principal combustible de los animales. La grasa almacenada puede derivar directamente de las grasas ingeridas, o indirectamente de los hidratos de carbono de la dieta, que se convierten en grasas para su almacenamiento.

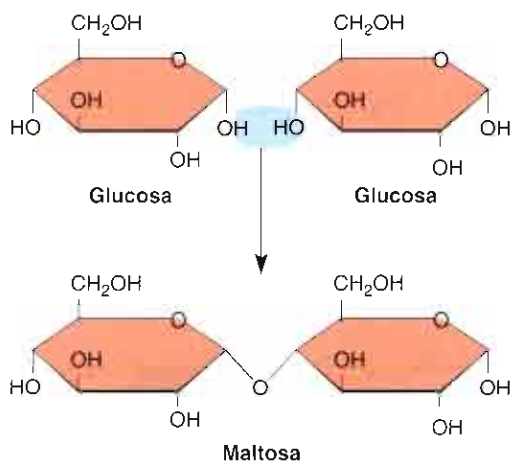


Figura 2-5

Formación de un disacárido (la maltosa) a partir de dos moléculas de glucosa, con liberación de una molécula de agua.

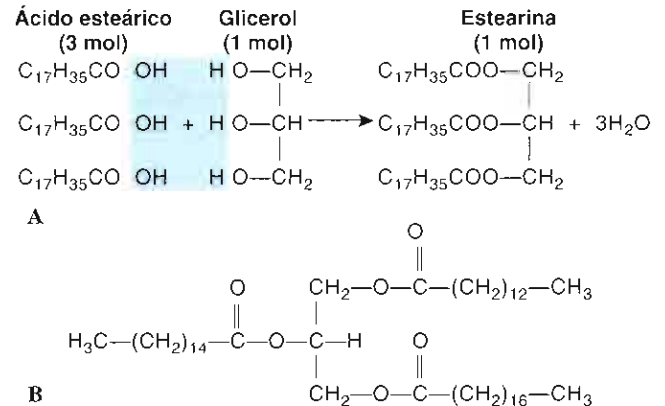


Figura 2-6

Grasas neutras. A, Formación de una grasa neutra a partir de tres moléculas de ácido esteárico (un ácido graso) y glicerol. B, Una grasa neutra formada por la unión de tres ácidos grasos diferentes.

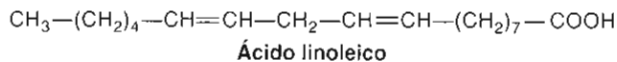
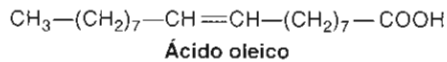
Las grasas se oxidan y liberan en el torrente circulatorio cuando se necesitan para atender las demandas de los tejidos, en especial las necesidades energéticas de los músculos.

Las grasas neutras son triglicéridos, formados por glicerol y tres moléculas de ácidos grasos. Las grasas neutras son ésteres, es decir, una combinación de un alcohol (glicerol) y un ácido. Los ácidos grasos de los triglicéridos son ácidos monocarboxílicos sencillos de cadena larga; varían en longitud, pero generalmente constan de 14-24 carbonos. La formación de una grasa típica mediante la unión de la glicerina con el ácido esteárico se muestra en la Figura 2-6A. En esta reacción se puede ver cómo las tres moléculas de ácido graso se han unido con los grupos OH del glicerol para formar estearina (una grasa neutra), liberándose tres moléculas de agua.

La mayor parte de los triglicéridos contienen dos o tres ácidos grasos diferentes unidos al glicerol, y llevan nombres tales como ácido mirístico, esteárico, glicérico, etc. (Figura 2-6B). Los ácidos grasos en estos triglicéridos están **saturados**, es decir, cada carbono de la cadena está unido a dos átomos de hidrógeno. Las grasas saturadas, que son más comunes en los animales que en las plantas a temperatura ambiente, generalmente se encuentran en estado sólido. Los ácidos grasos **insaturados**, típicos de los aceites vegetales, tienen dos o más carbonos unidos por enlaces dobles; esto es, los carbonos no están «saturados» con átomos de hidrógeno y son capaces de formar enlaces adicionales con otros átomos. Dos ácidos grasos insaturados comunes son el ácido oleico y el ácido linoleico (Figura 2-7). Las grasas vegetales, como el aceite de cacahuete o el de maíz, suelen ser líquidos a una temperatura normal.

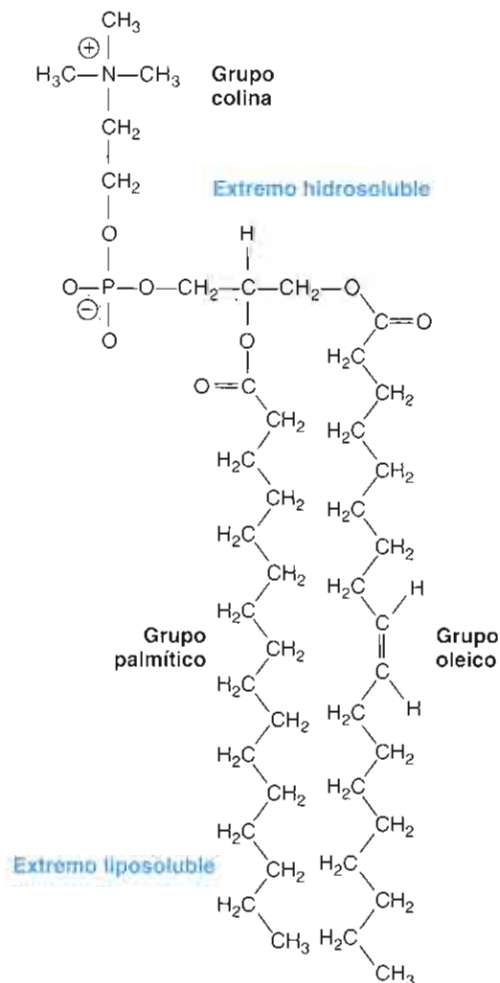
Fosfolípidos

A diferencia de las grasas, que son combustibles y no tienen funciones estructurales en la célula, los fosfolípi-

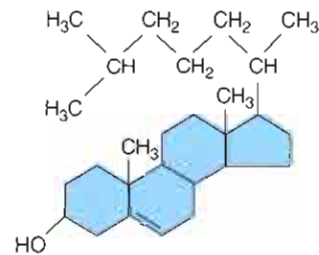
**Figura 2-7**

Ácidos grasos insaturados. El ácido oleico tiene un enlace doble y el ácido linoleico tiene dos enlaces dobles. El resto de las cadenas hidrocarbonadas de ambos ácidos están saturadas.

dos son componentes importantes de la organización molecular de los tejidos, en especial de las membranas. Se parecen a los triglicéridos en su estructura, excepto en que uno de los tres ácidos grasos está reemplazado por el ácido fosfórico y una base orgánica. Un ejemplo es la lecitina, un importante fosfolípido de la membrana de las células nerviosas (Figura 2-8). Debido a que el grupo fosfato de los fosfolípidos está cargado, es polar y por tanto soluble en agua, mientras que el resto de la

**Figura 2-8**

Lecitina (fosfatidil-colina) un fosfolípido importante de las membranas de las células nerviosas.

**Colesterol****Figura 2-9**

El colesterol, un esteroide. Todos los esteroides tienen un esqueleto básico formado por cuatro anillos (tres anillos de seis carbonos y uno de cinco carbonos), con diversos grupos laterales unidos.

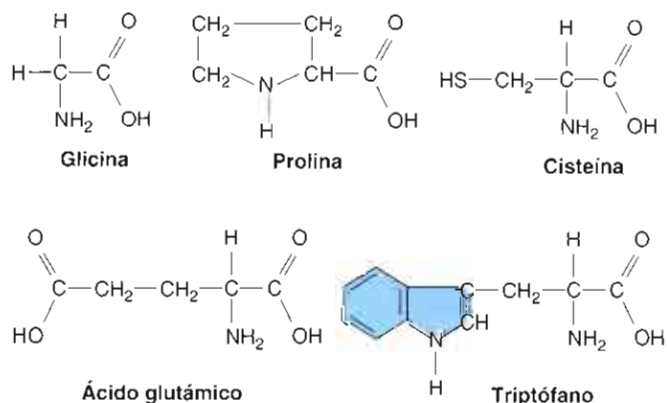
molécula es apolar, los fosfolípidos pueden servir de puente entre dos ambientes y unir moléculas solubles en agua, como las proteínas, con sustancias insolubles en agua.

Esteroides

Son alcoholes complejos; aunque estructuralmente son diferentes de las grasas, tienen propiedades similares. Los esteroides forman un gran grupo de moléculas biológicamente importantes, como el colesterol (Figura 2-9), la vitamina D, muchas hormonas adrenocorticotrópicas y las hormonas sexuales.

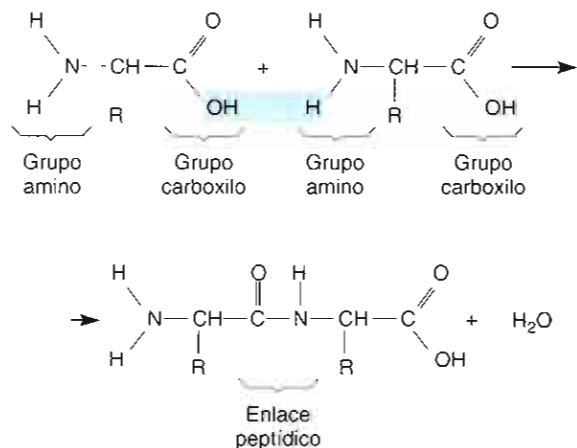
Aminoácidos y proteínas

Las proteínas son moléculas grandes y complejas, que se forman a partir de los 20 tipos de aminoácidos (Figura 2-10). Los aminoácidos se unen entre sí por **enlaces peptídicos** para constituir polímeros de cadena larga. En la formación de un enlace peptídico, el grupo carboxílico de un aminoácido se une mediante un enlace

**Figura 2-10**

Cinco de los veinte tipos de aminoácidos.

covalente al grupo amino de otro, con eliminación de agua, del modo siguiente:



La unión de dos aminoácidos por un enlace peptídico forma un dipéptido, en uno de cuyos extremos queda libre un grupo amino y en el otro un grupo carboxilo; por tanto, pueden unirse otros aminoácidos en ambos extremos hasta producir cadenas largas. Los 20 aminoácidos diferentes pueden disponerse en una enorme variedad de secuencias, en las que puede haber varios cientos de aminoácidos unidos, lo que explica la incontable variedad de proteínas entre los seres vivos.

Una proteína no es simplemente una cadena larga de aminoácidos; es una molécula sumamente organizada. Por conveniencia, los bioquímicos han reconocido cuatro niveles de organización proteica. Llamadas estructura primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria.

La **estructura primaria** de una proteína viene determinada por la secuencia de aminoácidos que forman la cadena polipeptídica. Debido a que los enlaces entre los aminoácidos de la cadena solamente pueden formar un número limitado de ángulos estables, aparecen ciertos patrones estructurales repetidos. Ésta es la llamada **estructura secundaria**, como por ejemplo la **hélice-alfa**, que realiza giros helicoidales en la dirección de la agujas del reloj, como si se tratase de un tornillo (Figura 2-11). Las espiras de las cadenas quedan estabilizadas por puentes de hidrógeno, generalmente entre un átomo de hidrógeno de un aminoácido y el oxígeno del enlace peptídico de otro, en la siguiente vuelta de la hélice. La configuración en hélice y las otras configuraciones que se forman en la cadena polipeptídica hacen que la cadena se doble y se pliegue, lo que da a la proteína su compleja, y más estable, **estructura terciaria** tridimensional (Figura 2-11). Las cadenas plegadas quedan estabilizadas por puentes químicos entre parejas de aminoácidos de diferentes puntos de la cadena polipeptídica. Dichos puentes se forman entre los «grupos laterales», es decir, las partes de los aminoácidos no implicadas en un enlace peptídico. Un ejemplo es el **puntoe disulfuro**, un enlace covalente entre átomos de azufre en pares de cisteínas,

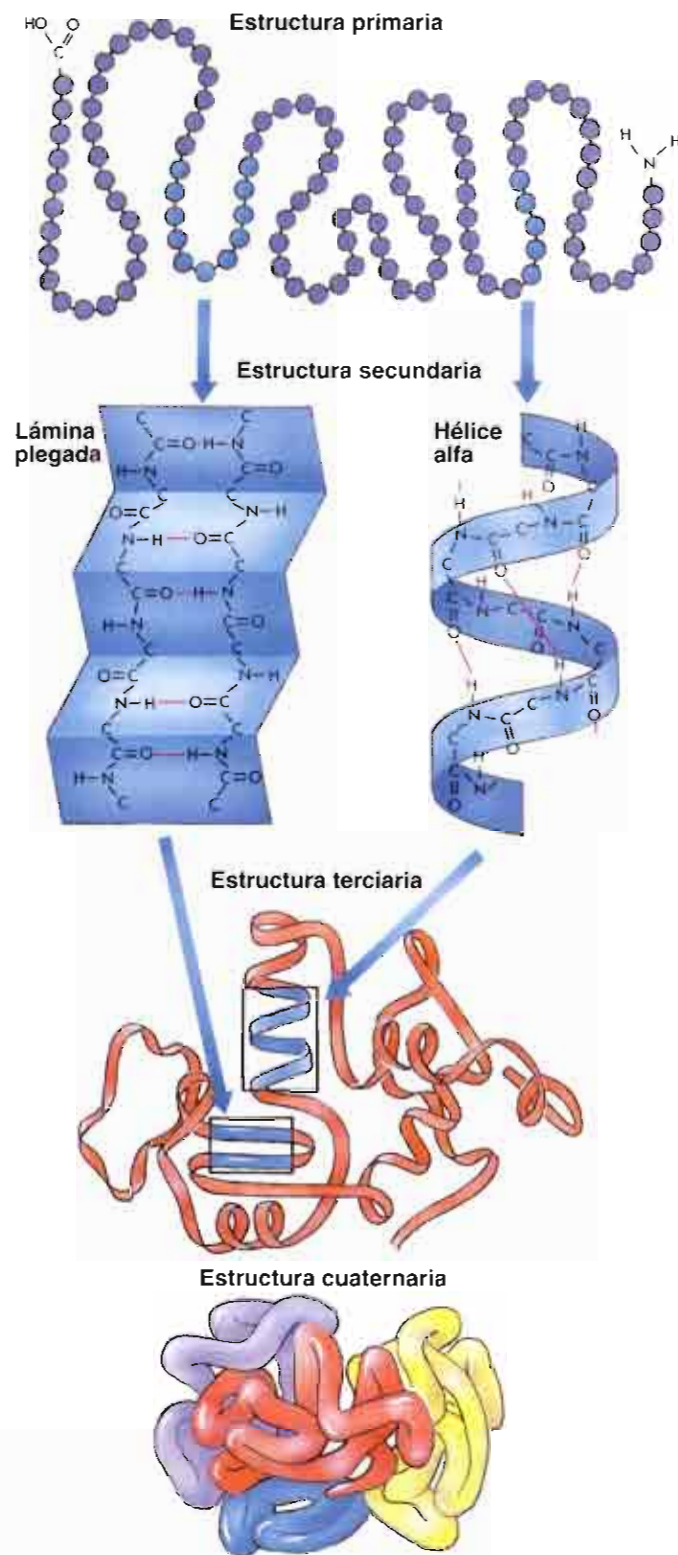


Figura 2-11

Estructura de las proteínas. La secuencia de aminoácidos de una proteína (estructura primaria) induce la formación de enlaces de hidrógeno entre aminoácidos adyacentes, produciéndose giros y dobleces (estructura secundaria). Los giros y espirales hacen que la cadena se pliegue sobre sí misma de una forma compleja (estructura terciaria). Cadenas independientes de polipéptidos se unen para formar moléculas funcionales complejas formadas por varias subunidades (estructura cuaternaria).

que se unen al aproximarse los pliegues de la cadena polipeptídica. Otros tipos de uniones que ayudan a estabilizar la estructura terciaria son los enlaces de hidrógeno, los enlaces iónicos y los hidrofóbicos.

El término **estructura cuaternaria** describe a las proteínas formadas por más de una cadena polipeptídica. Por ejemplo, la hemoglobina de los vertebrados superiores (la sustancia de la sangre encargada de transportar el oxígeno), está compuesta por cuatro subunidades polipeptídicas que constituyen una molécula proteica única (Figura 2-11).

Las proteínas cumplen muchas funciones en los seres vivos. Sirven como entramados estructurales del protoplasma y forman muchos componentes celulares. Muchas proteínas también pueden actuar como **enzimas**, los catalizadores biológicos que se necesitan para casi todas las reacciones metabólicas. Las enzimas rebajan la energía de activación que se necesita para que se produzca una reacción concreta, y hacen posible que los procesos vitales se realicen a temperaturas moderadas. Controlan las reacciones mediante las cuales se digiere, se absorbe y se metaboliza el alimento. Inducen la síntesis de las sustancias estructurales para el crecimiento y para reemplazar los deterioros y desgastes del organismo. Las enzimas son responsables de la liberación de la energía necesaria para la respiración, el crecimiento, la contracción muscular, las actividades físicas y mentales y muchas otras funciones. El mecanismo de actuación de las enzimas se describe en el Capítulo 4 (p. 68).

Ácidos nucleicos

Son moléculas poliméricas cuya secuencia de bases nitrogenadas codifica la información genética necesaria para la herencia biológica. En ellos se encuentran codificadas las instrucciones para la síntesis de enzimas y de otras proteínas y, además, son las únicas moléculas que pueden (con la ayuda de las enzimas adecuadas) autorreplicarse. Los dos tipos de ácidos nucleicos en las células son el **ácido desoxirribonucleico (DNA)** y el **ácido ribonucleico (RNA)**. Ambos son polímeros de unidades repetidas llamadas **nucleótidos**, cada uno de los cuales está formado por un azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. La estructura de los ácidos nucleicos es importantísima en los mecanismos de la herencia y de la síntesis de proteínas; estas cuestiones se tratarán con más detalle en el Capítulo 5 (p. 103).

EVOLUCIÓN QUÍMICA

Haldane y Oparin propusieron que la atmósfera primitiva de la Tierra constaba de compuestos simples como agua, dióxido de carbono, hidrógeno molecular, metano y amoníaco, pero carecía de oxígeno. La composición de esta atmósfera primitiva de la Tierra es fundamental para entender el origen de la vida. Los compuestos orgánicos

que componen los seres vivos no se pueden formar fuera de las células ni son estables en presencia de oxígeno, elemento que es abundante en la atmósfera actual. No obstante, hay evidencias que indican que la atmósfera primitiva sólo contenía trazas de oxígeno molecular. Por tanto, la atmósfera primitiva era reductora y estaba formada por moléculas en las que el hidrógeno era mucho más abundante que el oxígeno; el metano (CH_4) y el amoníaco (NH_3) son ejemplos de compuestos totalmente reducidos. Durante dicho período, la Tierra estuvo sujeta a un fuerte bombardeo de grandes cometas y meteoritos (de más de 100 km de diámetro); el calor generado por los citados impactos, hizo que los océanos se evaporaran periódicamente.

La atmósfera primitiva era la adecuada para la síntesis prebiótica que condujo al comienzo de la vida, aunque era inapropiada para los organismos actuales. Haldane y Oparin señalaron que cuando tal mezcla gaseosa se expone a la radiación ultravioleta, se forman muchas sustancias orgánicas, tales como azúcares y aminoácidos. Haldane propuso que las primeras moléculas orgánicas podrían haberse acumulado en los antiguos océanos para formar una «sopa caliente diluida». En este caldo primordial, los hidratos de carbono, grasas, proteínas y ácidos nucleicos podrían haberse reunido para formar las primeras estructuras capaces de autorreplicarse.

Si en un recipiente de vidrio cerrado se mezclan los gases de la atmósfera primitiva con metano y amoníaco, y se dejan estar a temperatura ambiente, no reaccionan químicamente entre ellos. Para provocar una reacción química debe aplicarse una fuente continua de **energía libre**, suficiente para sobrepasar las barreras de reacción-activación. La radiación ultravioleta debió haber sido muy intensa en la Tierra antes de la acumulación de oxígeno atmosférico; en la actualidad, el ozono, una forma de oxígeno con tres átomos, actúa como una pantalla protectora para evitar que una intensa radiación ultravioleta alcance la superficie terrestre. Las descargas eléctricas también podrían haber proporcionado energía adicional para la evolución química. Aunque la cantidad total de energía eléctrica liberada por los rayos es pequeña en comparación con la energía solar, casi toda la energía del rayo sirve para sintetizar compuestos orgánicos en una atmósfera reductora. El destello de un solo rayo, a través de la atmósfera reductora, genera una gran cantidad de materia orgánica. Las tempestades podrían haber sido una de las fuentes de energía más importantes para la síntesis orgánica.

La enorme actividad volcánica de la Tierra primitiva pudo haber sido otra de tales fuentes de energía. Así, una hipótesis sostiene que la vida no se originó en la superficie de la Tierra, sino en las profundidades de los océanos, en las proximidades de los **afloramientos hidrotermales** (p. 948). Se trata de fuentes submarinas de agua caliente, a través de las cuales mana el agua de mar que previamente se ha infiltrado por las grietas del fondo oceánico, acercándose al magma caliente. El agua se so-

brecalienta y termina siendo expulsada de manera forzada, al mismo tiempo que transporta una gran variedad de moléculas que se han disuelto en ella a partir de las rocas sobrecalentadas. Entre ellas destacan el sulfuro de hidrógeno, el metano y los iones de hierro y de azufre. Se han descubierto afloramientos hidrotermales submarinos en diversos lugares, aunque parece que eran mucho más frecuentes en la Tierra primitiva. Resulta sumamente interesante que actualmente existan muchas bacterias termófilas y tiobacterias (bacterias del azufre) que crecen junto a fuentes de agua caliente.

Síntesis prebiótica de pequeñas moléculas orgánicas

La hipótesis de Oparin-Haldane sirvió de estímulo para que se realizasen diversos experimentos encaminados a probar que se podían formar compuestos orgánicos propios de los seres vivos a partir de las moléculas simples presentes en el ambiente prebiótico. En 1953, Stanley Miller y Harold Urey realizaron en Chicago el primer intento con éxito de simular las condiciones que reinaban en la Tierra primitiva. Miller construyó un aparato diseñado para hacer circular una mezcla de metano, hidrógeno, amoníaco y agua, que se sometía a una serie de descargas eléctricas (Figura 2-12). El agua de un matraz hervía para producir vapor, que ayudaba a los gases a circular. Los productos formados con cada una de las descargas eléctricas (que representaban a los rayos), se condensaban y recogían en un tubo en forma de U y en un pequeño matraz (que representaba el océano).

Después de una semana de continuas descargas eléctricas, aproximadamente el 15% del carbono que originalmente había en la «atmósfera» reductora se había convertido en compuestos orgánicos que se recogieron en el «océano». El hallazgo más sorprendente fue que se habían sintetizado compuestos relacionados con los seres vivos. Entre ellos, se encontraron cuatro aminoácidos que se encuentran comúnmente en las proteínas, urea y varios ácidos grasos simples. Podemos apreciar la asombrosa naturaleza de esta síntesis si consideramos que hay millares de compuestos orgánicos conocidos, con estructuras no más complejas que las de los aminoácidos formados. Pero en la síntesis de Miller, la mayoría de las relativamente pocas sustancias formadas eran compuestos que se encuentran en los seres vivos. Esto seguramente no era una coincidencia, y sugiere que la síntesis prebiótica en la Tierra primitiva pudo haber ocurrido bajo condiciones no muy diferentes a las que Miller simuló en su experimento.

Los experimentos de Miller han sido criticados al tener en cuenta la opinión, hoy aceptada, de que la atmósfera primitiva fue bastante diferente de la fuertemente reductora simulada por Miller. Sin embargo, el trabajo de Miller estimuló a otros muchos investigadores para repetir y ampliar su experimento. Pronto se vio que los aminoácidos podían sintetizarse en muchos tipos diferentes

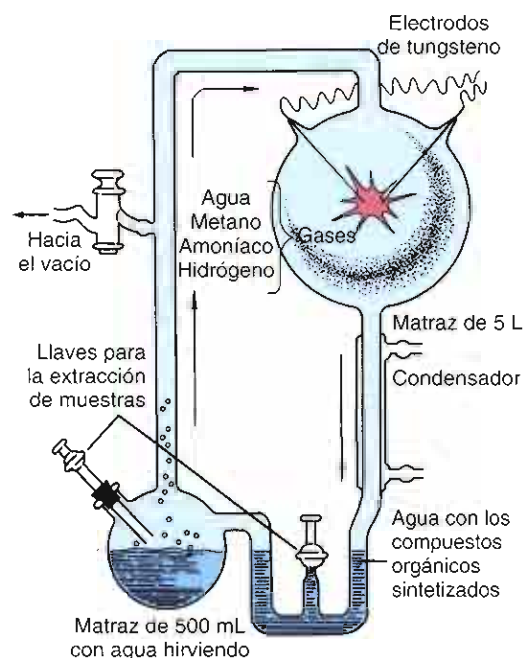


Figura 2-12

El Dr. S. L. Miller con una réplica del aparato que utilizó en sus experimentos de 1953 sobre la síntesis de aminoácidos, a partir de descargas eléctricas en una atmósfera fuertemente reductora.

de mezclas gaseosas, al ser calentadas (calor volcánico), irradiadas con luz ultravioleta (radiación solar), o sometidas a descargas eléctricas (rayos). Todo lo que se necesita para producir aminoácidos es que la mezcla gaseosa sea reductora y que esté sometida a alguna fuente violenta de energía. En otros experimentos se han pasado descargas eléctricas a través de mezclas de monóxido de carbono, nitrógeno y agua, y también se han obtenido aminoácidos y bases nitrogenadas. Aunque las tasas de reacción son mucho más lentas que las que se aprecian en atmósferas de metano y amoníaco, y los resultados obtenidos son comparativamente más pobres, estos experimentos apoyan la hipótesis de que los comienzos químicos de la vida pudieron ocurrir en atmósferas sólo medianamente reductoras. No obstante, la necesaria presencia de amoníaco y metano, conduce a suponer que estas sustancias debieron aparecer con los bombardeos de cometas y meteoritos, o bien que se sintetizaron en las proximidades de los afloramientos hidrotermales.

Otros experimentos han demostrado que, cuando se somete una mezcla reductora de gases a una fuente de

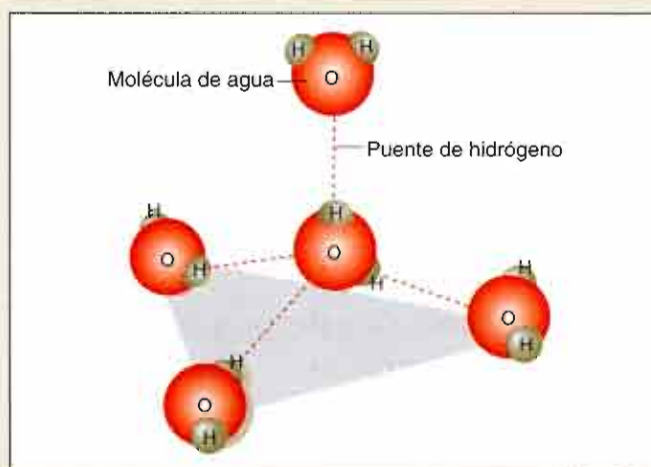
El agua y la vida

El origen y la existencia misma de la vida sobre la Tierra dependen de un hecho fundamental: la presencia de agua. El agua es el compuesto más abundante de todas las células, ya que constituye de un 60 a un 90% de la mayor parte de los seres vivos. El agua tiene varias propiedades extraordinarias que la hacen especialmente adecuada para poder cumplir su papel esencial en los seres vivos y en su origen. Estas propiedades del agua pueden explicarse, en su mayor parte, como debidas a los enlaces (puentes) de hidrógeno que se forman entre sus moléculas.

El agua tiene un **elevado calor específico**: se necesita una caloría* para elevar 1 °C la temperatura de 1 g de agua; cualquier otro líquido, salvo el amoníaco, necesita menos calor para tener el mismo incremento de temperatura, mucha de la energía calorífica se destina a romper algunos de los enlaces de hidrógeno, además de para aumentar la energía cinética (movimiento molecular) y, por lo tanto, la temperatura misma del agua. La elevada capacidad térmica del agua tiene un importante efecto moderador en los cambios de la temperatura ambiente y, por tanto, es un gran agente protector de la vida ya que evita que se produzcan fluctuaciones extremas de temperatura. El agua también tiene un **elevado calor de evaporación**, ya que se necesitan más de 500 calorías para que 1 g de agua líquida pase a vapor de agua. Esto es así porque todos los enlaces de hidrógeno entre una molécula de agua y sus vecinas, tienen que romperse antes de que el agua pueda escapar al aire. Para los animales terrestres (y las plantas) el enfriamiento que se produce por la evaporación del agua es un importante mecanismo para desprenderse del exceso de calor.

Otra propiedad importante del agua para la vida es el **peculiar comportamiento de su densidad** cuando se producen cambios de temperatura. La mayoría de los líquidos se hacen más densos cuando su temperatura desciende. Sin embargo, el agua alcanza su densidad máxima a 4 °C *mientras continúa líquida*, después, a medida que sigue enfriándose, se hace menos densa. Por lo tanto, el hielo flota en lugar de quedarse en el fondo de los lagos y estanques. Si el hielo fuese más denso que el agua líquida, las masas de agua se congelarían desde el fondo hacia arriba durante el invierno y no llegarían a descongelarse totalmente durante el verano. Bajo estas condiciones, la vida acuática quedaría muy limitada. En el hielo, las moléculas del agua forman una extensa red cristalina abierta, que se mantiene unida por enlaces de hidrógeno que unen todas las moléculas entre sí.

*Una caloría puede definirse como la cantidad de calor necesaria para calentar 1 g de agua desde 14.5 a 15.5 °C. Aunque la caloría es una unidad que tradicionalmente se ha empleado en numerosas publicaciones y tablas, no pertenece al Sistema Internacional de Unidades (SI), que tiene el julio (J) como unidad de energía (1 cal = 4.184 J).



Geometría de las moléculas de agua. Cada molécula de agua está unida por puentes de hidrógeno (líneas discontinuas) a otras cuatro moléculas de agua. Si se trazan unas líneas imaginarias que unan los átomos de oxígeno, se obtiene un tetraedro.



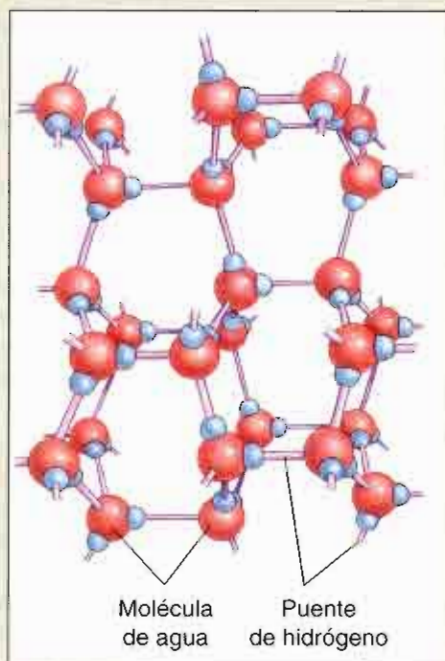
Debido a los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua en la interfase agua-aire, las moléculas de agua se «enganchan» entre sí y crean una elevada tensión superficial. Por ello algunos insectos, como este zapatero, pueden, literalmente, caminar sobre el agua.

En este entramado reticular, las moléculas están bastante separadas y, por tanto, son menos densas que cuando están a 4 °C en el agua líquida.

El agua tiene una **elevada tensión superficial**, mayor que la de cualquier otro líquido salvo el mercurio. Los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua producen una cohesión que es importante para que se mantenga la forma y el movimiento del protoplasma. La elevada tensión superficial crea un nicho ecológico único (p. 934) para ciertas formas de insectos como los gérridos y los girínidos, que patinan sobre la superficie de las charcas. A pesar de su elevada tensión superficial, el agua tiene una **baja viscosidad**, propiedad que favorece el

energía fuerte, se forman moléculas intermedias muy reactivas, como por ejemplo el ácido cianhídrico, el formaldehído o el cianoacetileno. Estos compuestos reaccionan con el agua y el amoníaco o el nitrógeno para formar

moléculas orgánicas más complicadas, como aminoácidos, ácidos grasos, urea, aldehídos, azúcares y bases púricas y pirimidínicas; por tanto, todos los pilares fundamentales para la síntesis de los complejos compuestos

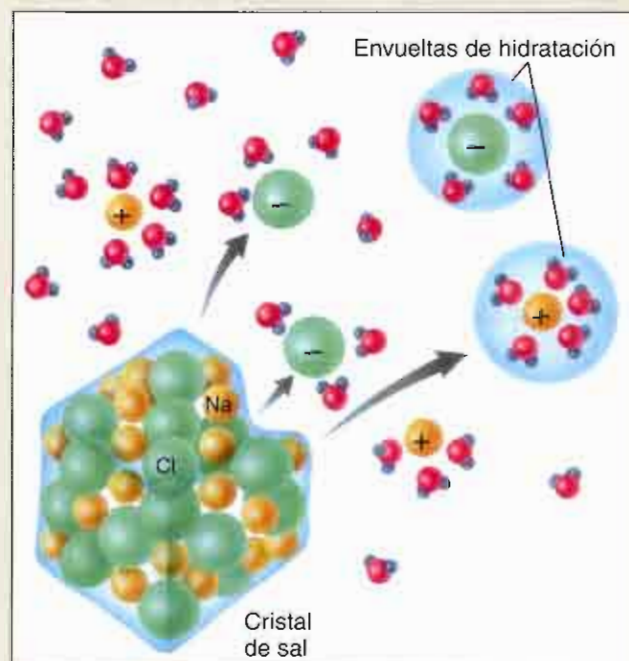


Cuando el agua se enfría a 0 °C, las cuatro cargas parciales de cada átomo de la molécula interactúan con las cargas opuestas de los átomos de otras moléculas de agua. Los enlaces de hidrógeno entre todas las moléculas hacen que se forme una estructura cristalina en enrejado, y las moléculas se separan más entre sí (y descende la densidad) que cuando algunas de las moléculas no han formado enlaces de hidrógeno a 4 °C.

movimiento de la sangre a través de los pequeños capilares y del citoplasma dentro de los límites de la célula.

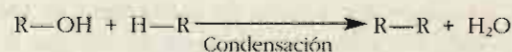
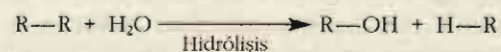
El agua es un **disolvente** excelente. Las sales se disuelven mucho mejor en agua que en cualquier otro disolvente. Esto es consecuencia de la naturaleza bipolar del agua, que hace que se oriente alrededor de las partículas cargadas disueltas en ella. Por ejemplo, cuando el NaCl cristalino se disuelve en agua, los iones Na⁺ y Cl⁻ presentes en la sal sólida se separan rápidamente como iones independientes. Las zonas negativas de los dipolos del agua se reúnen alrededor de los iones Na⁺, mientras que las zonas positivas se reúnen en torno a los iones Cl⁻. Esto mantiene a los iones separados y determina un grado de disociación elevado. Otros disolventes que no tienen carácter dipolar son menos eficaces a la hora de mantener los iones separados. La capacidad de las moléculas proteicas para disolverse en agua puede ser esencial para que muchas proteínas puedan cumplir sus funciones.

El agua interviene en muchas de las reacciones químicas que tienen lugar en el interior de los seres vivos. Muchos compues-



Cuando un cristal de cloruro sódico se disuelve en agua, los extremos negativos de las moléculas dipolares del agua rodean los iones Na⁺, mientras que los extremos positivos se enfrentan a los iones Cl⁻. Entonces los iones quedan separados y no reingresan en la red salina.

tos se rompen en unidades pequeñas cuando se les añade una molécula de agua, un proceso denominado **hidrólisis**. Por el contrario, algunos compuestos de gran tamaño se sintetizan a partir de unidades más pequeñas, mediante una reacción contraria a la hidrólisis, conocida como **condensación**.



Ya que el agua es fundamental para la existencia de la vida, la búsqueda de vida extraterrestre empieza por la búsqueda de agua. Como ya se ha indicado, en la superficie de Marte se está empezando a buscar alguna evidencia de la presencia de agua.

orgánicos de la materia viva. Otra evidencia de la síntesis natural abiótica de aminoácidos es la que viene de la presencia de éstos en los meteoritos, como es el caso del meteorito Murchinson, que impactó en Australia en 1969.

Formación de polímeros

El siguiente estado en la evolución química implica la condensación de los aminoácidos, bases nitrogenadas y

azúcares para constituir moléculas más grandes, lo que da lugar a la formación de proteínas y ácidos nucleicos. Dichas condensaciones no ocurren fácilmente en las soluciones muy diluidas, porque la presencia de un exceso de agua tiende a desviar las reacciones hacia la descomposición (hidrólisis). Aunque el océano primitivo haya sido llamado *sopa primordial*, probablemente estaba bastante diluido, conteniendo material orgánico en una concentración de entre una décima y una tercera parte, aproximadamente, de la de un caldo de pollo.

Necesidad de la concentración

La síntesis prebiótica debió ocurrir en áreas concretas donde la concentración de reactivos fuese mayor. La violenta meteorología de la Tierra primitiva podría haber originado unas grandes tormentas de polvo, y los impactos de los asteroides también podrían haber elevado grandes cantidades de polvo hacia la atmósfera. Las partículas de polvo podían haberse convertido en focos para la formación de pequeñas gotas de agua. La concentración de sales en tales partículas podía haber sido elevada, proporcionando un medio concentrado para las reacciones químicas. Existe una hipótesis alternativa, según la cual es posible que la superficie de la Tierra estuviese demasiado caliente como para tener océanos, pero no tanto como para no estar encharcada. De forma que habría un clima de lluvias constantes y evaporación rápida. El resultado de todo esto habría sido que la superficie de la Tierra habría estado cubierta por moléculas orgánicas formando una «espuma maravillosa». Las moléculas prebióticas debieron haberse concentrado por adsorción en la superficie de las arcillas y de otros minerales. La arcilla tiene la capacidad de concentrar y condensar grandes cantidades de moléculas orgánicas. La superficie de la pirita de hierro (FeS_2) también se ha sugerido como un sitio adecuado para la evolución de los procesos bioquímicos. La superficie de la pirita está cargada positivamente, por lo que atrae una gran variedad de iones negativos, que pueden ir cubriendo la superficie. Además, la pirita es muy abundante alrededor de los afloramientos hidrotermales, lo que estaría a favor de la hipótesis de los surgimientos hidrotermales como lugares en los que se originó la vida.

Condensaciones térmicas

La mayoría de las polimerizaciones biológicas son reacciones de condensación (deshidratación), en las que los monómeros se unen entre sí por eliminación de agua (p. 33). En los seres vivos, las reacciones de condensación siempre tienen lugar en un medio acuoso (celular) en presencia de las enzimas adecuadas. Sin las enzimas y la energía aportada por el ATP, las macromoléculas de los seres vivos (proteínas y ácidos nucleicos) pronto se fragmentan en los monómeros de que se componen.

En las condiciones de la Tierra primitiva, las reacciones de deshidratación podrían haber ocurrido sin enzimas, mediante condensación térmica. La deshidratación más sencilla se produce mediante la expulsión de agua de los sólidos por calentamiento directo. Por ejemplo, si una mezcla de los 20 aminoácidos se calienta a 180°C , se obtiene una producción considerable de polipéptidos.

El científico americano Sidney Fox ha estudiado intensamente la síntesis térmica de polipéptidos para formar «proteinoides». Demostró que calentando mezclas secas de aminoácidos y mezclando luego los polímeros resultantes con agua, se forman unos pequeños cuerpos esféricos. Estas microesferas proteinoides (Figura 2-13) poseen ciertas características de los seres vivos. No exceden de $2\ \mu\text{m}$ de diámetro y son comparables en tamaño y forma a las bacterias esféricas. Sus paredes externas parecen tener una doble capa, y muestran propiedades osmóticas y de difusión selectiva. Pueden crecer por acrecimiento o proliferar por gemación como las bacterias. No hay modo de saber si los proteinoides han sido antepasados de las primeras células o si en realidad sólo son interesantes productos de laboratorio químico. Debieron formarse bajo condiciones que únicamente se darían en los volcanes. Los polímeros orgánicos posiblemente tuvieron que condensarse sobre o dentro de los volcanes y entonces, humedecidos por la lluvia o por el rocío, reaccionarían, en disolución, para formar polipéptidos y polinucleótidos.



Figura 2-13

Micrografía electrónica de microesferas proteinoides. Estos cuerpos proteináceos pueden obtenerse en el laboratorio a partir de poliaminoácidos y pueden representar formas precelulares. Tienen una ultraestructura interna definida ($\times 1700$).

ORIGEN DE LOS SERES VIVOS

El registro fósil prueba que la vida ya existía hace 3800 millones de años; por tanto, el origen del primer ser vivo puede estimarse en aproximadamente 4000 millones de años. Los primeros organismos vivos fueron protocélulas: unidades autónomas limitadas por membranas, con una organización funcional compleja que permitía la actividad esencial de la autorreproducción. Los sistemas químicos primitivos que hemos descrito carecen de esta propiedad fundamental. El principal problema para comprender el origen de la vida es entender cómo los sistemas químicos primitivos pudieron haberse organizado en forma de células vivas, autónomas y capaces de autorreproducirse.

Como hemos visto, en la Tierra primitiva una larga evolución química produjo varios componentes moleculares de los seres vivos. En un estado posterior de la evolución, los ácidos nucleicos (DNA y RNA) empezaron a funcionar como sistemas genéticos simples que controlaban la síntesis de proteínas, especialmente de las enzimas. Sin embargo, esto conduce a una desconcertante paradoja como la del huevo y la gallina: (1) ¿cómo pudieron aparecer los ácidos nucleicos sin enzimas que los sintetizaran?, (2) ¿cómo pudieron evolucionar las enzimas sin ácidos nucleicos que controlasen su síntesis? Estas preguntas se basan en la aceptación de un dogma, admitido desde hace mucho tiempo, según el cual sólo las proteínas pueden actuar como enzimas. En los años 80 se presentaron sorprendentes evidencias de que, en algunas circunstancias, el RNA puede tener actividad catalítica.

Los RNA con actividad catalítica (ribozimas) pueden actuar como mediadores en el procesado del RNA mensajero (eliminación de los intrones, p. 107), y pueden catalizar la formación de enlaces peptídicos. Existen sólidas pruebas de que la traducción del mRNA por los ribosomas (p. 108) es catalizada por su propio RNA, no por sus proteínas.

Por lo tanto, las primeras enzimas podrían haber sido RNA, y las primeras moléculas que pudieron autorreplicarse también pudieron ser de RNA. Diversos investigadores denominan a esto «el mundo del RNA». No obstante, las proteínas presentan algunas ventajas importantes como catalizadores en comparación con el RNA, y el DNA es una molécula transportadora de la información genética mucho más estable. Las primeras protocélulas con enzimas proteicas y DNA, podrían haber tenido una importante ventaja selectiva con respecto a las que sólo poseían RNA.

Una vez alcanzado este estado de organización, la selección natural (pp. 135-137) comenzó a actuar sobre estos primitivos sistemas autorreplicantes. Éste fue un momento crítico. Antes de este estado, la biogénesis estaba dirigida por las condiciones ambientales favorables en la Tierra primitiva y por la naturaleza de los mismos elementos reaccionantes. Cuando los sistemas autorrepli-

cantes comenzaron a responder a las fuerzas de la selección natural, fue cuando empezaron a evolucionar. Los sistemas que se replicaban más rápidamente y los más ventajosos, se vieron favorecidos y se replicaron incluso más aprisa. A continuación, se desarrolló el código genético y la síntesis de proteínas quedó totalmente dirigida por él. Desde este momento, este sistema cumple los requisitos para ser considerado el ancestro común de todos los seres vivos.

Origen del metabolismo

Actualmente, las células vivas son sistemas organizados que poseen secuencias de reacciones, complejas y muy organizadas, mediadas por enzimas. ¿Cómo se han desarrollado estos esquemas metabólicos sumamente complejos? La historia exacta de esta fase de la evolución de la vida nos es desconocida. A continuación, se expondrá un modelo con la más simple de las secuencias de sucesos que podrían explicar el origen de las propiedades metabólicas apreciables en los seres vivos actuales.

La opinión tradicional es que los primeros organismos fueron heterótrofos primarios. Carl Woese, opina que es más fácil creer en agregados moleculares asociados a membranas, capaces de absorber la energía de la luz visible y convertirla, con una cierta eficacia, en energía química. Así, los primeros organismos pudieron haber sido autótrofos. Woese también ha sugerido que el «metabolismo» primitivo pudo constar de numerosas reacciones químicas catalizadas por cofactores no proteínicos (sustancias necesarias para el funcionamiento de muchas enzimas proteicas en las células). Esos cofactores también pudieron haber estado asociados con membranas.

Los organismos que sintetizan su alimento a partir de materiales inorgánicos, usando la luz u otra fuente de energía, son llamados **autótrofos** (Gr., *autos*, el mismo, + *trophos*, que se alimenta) (Figura 2-14). Los que no pueden hacerlo, tienen que obtener los nutrientes directamente de su entorno, y son llamados **heterótrofos** (Gr., *heteros*, otros, + *trophos*, que se alimenta). A veces se citan los microorganismos primitivos como **heterótrofos primarios**, porque para alimentarse dependían de su ambiente y vivieron antes de que hubiera autótrofos. Probablemente eran organismos anaerobios con respecto de bacterias, semejantes al actual *Clostridium*. Debido a que la evolución química ya había aportado cantidades generosas de nutrientes en la sopa prebiótica, los primeros organismos no necesitaban sintetizar sus alimentos.

Ciertas protocélulas debieron adquirir la facultad de convertir una sustancia precursora en el compuesto que necesitaban, lo que obviamente representaba una gran



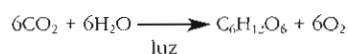
Figura 2-14

Un koala, un heterótrofo que se alimenta de hojas de eucalipto, un autótrofo. Todos los heterótrofos dependen para su nutrición, directa o indirectamente, de los autótrofos, que captan la energía del Sol para sintetizar sus propios nutrientes.

ventaja selectiva con respecto a los heterótrofos primarios en las áreas en que los nutrientes empezaban a escasear. Es muy probable que la evolución de los organismos autótrofos necesite la aparición de las enzimas necesarias para catalizar la transformación de moléculas inorgánicas en otras más complejas, como los hidratos de carbono. Las numerosas enzimas del metabolismo celular aparecieron cuando las células empezaron a ser capaces de utilizar las proteínas para las funciones catalíticas.

Aparición de la fotosíntesis y del metabolismo oxidativo

Los autótrofos evolucionaron como organismos fotosintéticos. En la fotosíntesis, el hidrógeno obtenido a partir del agua reacciona con el dióxido de carbono de la atmósfera formándose azúcares y oxígeno. Los azúcares sirven como nutrientes para el organismo y el oxígeno es liberado a la atmósfera.



Esta ecuación resume las numerosas reacciones conocidas que, según sabemos hoy, se producen en la fotosíntesis. Es indudable que estas reacciones no aparecieron simultáneamente, y probablemente otros compuestos

reductores, como el sulfuro de hidrógeno (H_2S), fueron las primeras fuentes de hidrógeno.

Gradualmente, el oxígeno producido mediante la fotosíntesis empezó a acumularse en la atmósfera. Cuando el oxígeno atmosférico alcanzó aproximadamente el 1% del nivel actual, empezó a acumularse ozono y sirvió como pantalla contra la radiación ultravioleta, reduciendo enormemente la cantidad de esta radiación que llegaba a la Tierra. Entonces las superficies terrestre y acuática pudieron ser ocupadas por organismos fotosintéticos y la producción de oxígeno probablemente se incrementó de un modo brusco.

La acumulación de oxígeno en la atmósfera empezó a interferir con el metabolismo celular anaerobio, que hasta este momento había evolucionado en la primitiva atmósfera reductora. A medida que la atmósfera cambiaba lentamente, de ser algo reductora a ser fuertemente oxidante, apareció un tipo de metabolismo, nuevo y muy eficaz: el **metabolismo oxidativo (aerobio)**. Al usar el oxígeno disponible como último aceptor de electrones (p. 78) y oxidar totalmente la glucosa a dióxido de carbono y agua, se pudo recuperar gran parte de la energía de enlace almacenada durante la fotosíntesis. La mayor parte de los seres vivos se volvieron completamente dependientes del metabolismo oxidativo.

En la actualidad, nuestra atmósfera es fuertemente oxidante. Contiene, aproximadamente, un 78% de nitrógeno molecular, 21% de oxígeno libre, 1% de argón y 0.03% de dióxido de carbono. Aunque el período en que se formó el oxígeno atmosférico es muy discutido, la principal fuente de oxígeno es la fotosíntesis. Casi todo el oxígeno producido en la actualidad lo es por cianobacterias (algas verde-azules), algas eucariontes y plantas. Diariamente, estos organismos combinan aproximadamente 400 millones de toneladas de carbono con 70 millones de toneladas de hidrógeno, liberando unos 1100 millones de toneladas de oxígeno. Los océanos son la principal fuente de oxígeno. Casi todo el oxígeno que se produce hoy es consumido por los organismos al respirar; si no ocurriera esto, la cantidad de oxígeno en la atmósfera se duplicaría en unos 3000 años. Ya que las cianobacterias fósiles del Precámbrico son semejantes a las actuales, parece probable que el oxígeno de la atmósfera primitiva se hubiese producido fotosintéticamente.

LA VIDA PRECÁMBRICA

Tal como se ha representado en la contraportada de este libro, el Precámbrico abarcó el tiempo geológico anterior al comienzo del Cámbrico, hace 570-600 millones de años. Al comienzo del Cámbrico, la mayoría de los principales filos de los animales invertebrados habían hecho su aparición en unos pocos millones de años. Esto se conoce con el nombre de «explosión cámbrica», debido a que los depósitos fosilíferos anteriores a este período son raros y están casi totalmente desprovistos de cualquier

otra cosa más compleja que bacterias unicelulares. Algunos estudios moleculares comparados (p. 230) sugieren que la escasez de fósiles precámbricos puede deberse a una mala fosilización y no a la ausencia de diversidad animal durante dicho período. No obstante, los animales aparecieron relativamente tarde en la historia de la vida sobre la Tierra. ¿Qué formas de vida había sobre la Tierra que fueron capaces de producir una atmósfera oxidante y, además, originaron la línea evolutiva de la que han derivado los animales?

Los procariontes y la época de las cianobacterias (algas verde-azules)

Los organismos primitivos con aspecto de bacterias proliferaron y dieron lugar a una gran variedad de formas bacterianas, algunas de las cuales fueron capaces de realizar la fotosíntesis. Hace unos 3000 millones de años, surgieron a partir de éstas las **cianobacterias**, que desprenden oxígeno.

Las bacterias se denominan **procariontes**, lo que literalmente significa «antes del núcleo». Contienen una única y gran molécula de DNA, que no está en el interior de un núcleo limitado por membrana, sino que se encuentra en una región nuclear, o **nucleoide**. El DNA no está asociado a proteínas histonas y los procariontes carecen de orgánulos membranosos como las mitocondrias, los plastos, el aparato de Golgi o el retículo endoplásmico (Capítulo 3). Durante la división celular, el nucleoide se divide y el DNA se duplica y se distribuye entre las células hijas. En los procariontes, el DNA no se organiza como un cromosoma y no se produce una división cromosómica (mitosis) como en los animales, los hongos y las plantas.

El nombre «algas» es engañoso, porque sugiere una relación de parentesco con las algas eucariontes, y muchos científicos prefieren el nombre de «cianobacterias» en lugar del de «algas verde-azules». Estos fueron los organismos responsables de que la primitiva atmósfera reductora fuese sustituida por una nueva rica en oxígeno. Los estudios sobre las reacciones bioquímicas en las cianobacterias actuales sugieren que habrían evolucionado en una época en la que la concentración de oxígeno estaba cambiando. Por ejemplo, aunque pueden tolerar la concentración del oxígeno en la atmósfera (21%) la concentración óptima para la mayoría de sus reacciones metabólicas es de sólo un 10%.

Las bacterias, y en especial las cianobacterias, dominaron los océanos sin competidores durante 1000 ó 2000 millones de años. Las cianobacterias alcanzaron la cumbre de su éxito hace aproximadamente 1000 millones de años, cuando las formas filamentosas formaron grandes masas flotantes sobre la superficie oceánica. Este largo período de dominio de las cianobacterias abarcó aproximadamente

dos tercios de la historia de la vida, y se ha llamado con razón la «época de las algas verde-azules». Las bacterias y las cianobacterias son tan diferentes de otros seres vivos que evolucionaron posteriormente, que se han situado en un reino independiente, el Reino Monera.

Carl Woese y sus colegas de la Universidad de Illinois han descubierto que los procariontes realmente comprenden al menos dos líneas evolutivas diferentes: las eubacterias (Eubacteria) (bacterias «verdaderas») y las arqueobacterias (Archaeobacteria o Archaea) (p. 237). Aunque estos dos grupos de bacterias parecen muy semejantes cuando se observan con el microscopio electrónico, bioquímicamente son diferentes. Fundamentalmente, las arqueobacterias se diferencian de las demás bacterias por su metabolismo celular, y en su pared celular no está presente el ácido murámico, que sí poseen las eubacterias. Pero la prueba más tajante para diferenciar esos dos grupos procede del uso de uno de los instrumentos más nuevos y poderosos de que disponen los investigadores de los procesos evolutivos: las técnicas de secuenciación de ácidos nucleicos (véase nota al margen). Woese encontró que las arqueobacterias se diferencian de las demás bacterias por la secuencia de bases en el RNA ribosómico (p. 107). Woese cree que las arqueobacterias son tan diferentes de las bacterias verdaderas que deben considerarse como un reino aparte: el Reino Archaea. Los Monera deberían entonces incluir sólo a las bacterias verdaderas.

Aparición de los eucariontes

Los **eucariontes** (organismos con un «núcleo verdadero»; Figura 2-15) tienen células con núcleos rodeados por una

La secuenciación molecular parece el enfoque y el método más adecuado para poner de manifiesto las genealogías de algunos seres vivos muy antiguos. La secuencia de nucleótidos en el DNA de los genes de un organismo son un «registro» de sus relaciones filogenéticas, porque cada gen actual es una copia evolucionada de otro que existió hace millones, incluso miles de millones, de años atrás. Los genes se alteran por mutaciones a través de los tiempos, pero los vestigios del gen original generalmente persisten. Mediante el empleo de técnicas modernas, se puede determinar la secuencia de nucleótidos en una molécula de DNA completa o en segmentos cortos de ella. Cuando se comparan genes para una misma función en dos organismos diferentes, la amplitud de su diferencia es proporcional al tiempo transcurrido, puesto que los dos se separaron a partir de un antepasado común. También pueden realizarse comparaciones de este tipo con algunos tipos de RNA y con algunas proteínas. Estos métodos también permiten que los científicos puedan sintetizar genes y proteínas que hace mucho tiempo que dejaron de existir, y también les permiten conocer las propiedades bioquímicas de las proteínas que ya no existen.

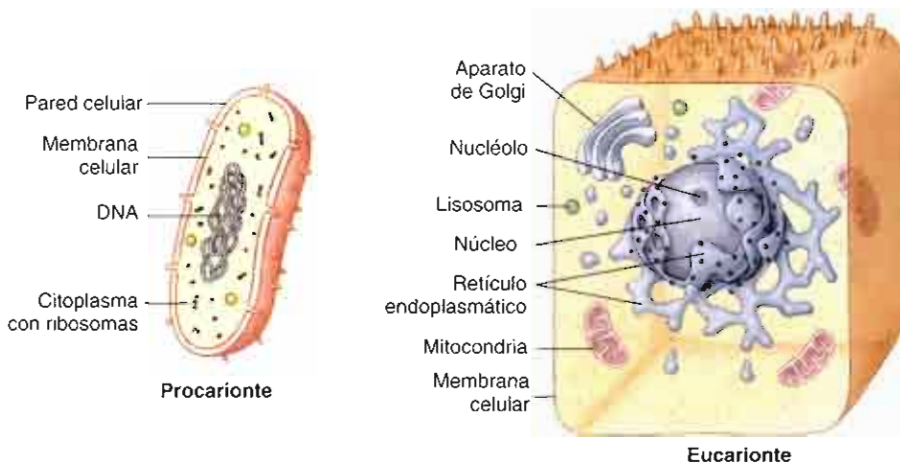


Figura 2-15

Comparación de las células procariotas y eucariotas. La célula procariota tiene un tamaño de aproximadamente la décima parte del de la eucariota.

membrana, en los que se encuentran los **cromosomas**, que están compuestos por **cromatina**. La cromatina de los eucariotes está formada, además de por DNA, por unas proteínas llamadas **histonas** y por RNA. Los cromosomas, tanto los de los procariotes como los de los eucariotes, además llevan asociadas algunas proteínas no histonas. Generalmente, los cromosomas de los eucariotes son más grandes que los de los procariotes y contienen mucho más DNA. Normalmente la división celular se produce por algún tipo de mitosis. Dentro de las células hay numerosos orgánulos membranosos, como las mitocondrias, en las que se encuentran las enzimas necesarias para el metabolismo oxidativo. Los eucariotes incluyen a los animales, los hongos, las plantas superiores y a una gran variedad de formas unicelulares conocidas anteriormente como «protozoos» o «protistas». Hay evidencias fósiles de que los eucariotes unicelulares aparecieron hace al menos 1500 millones de años (Figura 2-16).

La complejidad de la organización de los eucariotes es mucho mayor que la de los procariotes, de modo que es difícil imaginarse cómo puede haber surgido un eucariote a partir de algún procariote conocido. La bióloga americana Lynn Margulis y otros han sugerido que los eucariotes no han surgido de algún procariote único, sino que se originaron de la **simbiosis** («vida en común») de dos o más tipos de bacterias diferentes. Por ejemplo, las mitocondrias y los plastos contienen su propio DNA (además del DNA del núcleo de la célula) que posee ciertas características procariotas.

Los núcleos, plastos y mitocondrias poseen genes capaces de codificar RNA ribosómico y si se compara la secuencia de bases de estos genes, se puede apreciar que los DNA del núcleo, de los plastos y de las mitocondrias, representan diferentes estirpes evolutivas. El DNA de los plastos y las mitocondrias está evolutivamente más cercano al DNA de las bacterias que al del núcleo de los eucariotes. Evolutivamente, los plastos parecen estar próximos a las cianobacterias, mientras que las mitocondrias se acercan a otro tipo de bacterias (las bacterias púrpura-

ra), lo que parece estar en concordancia con la hipótesis simbiótica sobre el origen de los eucariotes. Las mitocondrias contienen las enzimas del metabolismo oxidativo, y los plastos (un plasto con clorofila es un cloroplasto) llevan a cabo la fotosíntesis. Es fácil comprender que

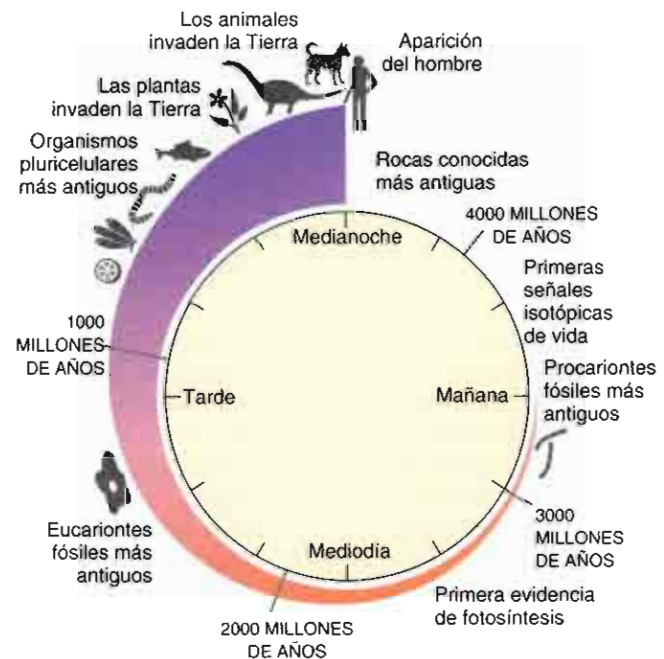


Figura 2-16

El reloj biológico del tiempo. Hace 1000 millones de segundos era 1961, y la mayoría de los estudiantes que actualmente están utilizando este libro aún no habían nacido. Hace 1000 millones de minutos se producía la caída del Imperio Romano. Hace 1000 millones de horas vivía el hombre de Neanderthal. Hace 1000 millones de días los primeros homínidos caminaban erguidos por la Tierra. Hace 1000 millones de meses los dinosaurios alcanzaron el clímax de su radiación. Hace 1000 millones de años no había ningún animal caminando sobre la superficie de la Tierra.

una célula hospedadora que fuese capaz de acomodar a tales huéspedes en su citoplasma, habría obtenido un gran éxito evolutivo.

Además de afirmar que las mitocondrias y los plastos se han originado a partir de simbioses bacterianas, Lynn Margulis supone que, en los eucariontes, los flagelos y los cilios (estructuras locomotoras) e incluso el huso mitótico, proceden de algún tipo de bacterias parecido a espiroquetas. Esta autora sugiere, además, que tal asociación (la espiroqueta con su nuevo hospedador celular) fue la que hizo posible la evolución de la mitosis. La afirmación de Margulis de que los orgánulos celulares son antiguos huéspedes de las células ancestrales, en la actualidad es aceptada por la mayoría de los biólogos. Esta combinación de organismos dispares para producir nuevas formas evolutivas es lo que se denomina simbiogénesis.

Los eucariontes pueden haberse originado más de una vez. Es indudable que los primeros eucariontes fueron unicelulares, y muchos fueron autótrofos fotosintéticos.

Algunos de éstos perdieron su capacidad fotosintética y se hicieron heterótrofos, alimentándose de los autótrofos y de los procariontes. A medida que las cianobacterias fueron esquiladas, sus densos y entretejidos filamentos empezaron a clarear, dejando espacio para otras especies. Aparecieron carnívoros, que se alimentaron de los herbívoros. Pronto se estableció un ecosistema equilibrado de carnívoros, herbívoros y productores primarios. Por los espacios libres pastaban los herbívoros fomentando una gran diversidad entre los productores que, a su vez, promovían la evolución de consumidores nuevos y más especializados. Se desarrolló una pirámide ecológica con los carnívoros en el vértice (p. 950).

Nunca se ha producido una explosión de actividad evolutiva similar a la que se produjo al acabar el período Precámbrico e iniciarse el Cámbrico. Algunos investigadores sostienen la hipótesis de que la «explosión Cámbrica» podría explicarse porque la acumulación de oxígeno en la atmósfera alcanzó un cierto umbral. Los animales pluricelulares grandes necesitan tener un metabolismo oxidativo sumamente eficaz, que no podría sostenerse en un ambiente en que la concentración de oxígeno resultase limitante.

RESUMEN

Hay una notable uniformidad en los componentes químicos que constituyen los seres vivos, y en su metabolismo celular; esto sugiere que la vida en la Tierra puede haber tenido un origen común.

Los experimentos realizados en la década de 1860 por Louis Pasteur, convencieron al resto de los científicos de que no se podían obtener organismos vivos a partir de la materia inorgánica. Unos 60 años después, A. I. Oparin y J. B. S. Haldane sugirieron una explicación sobre la manera en que, hace unos 4000 millones de años y a partir de materiales abióticos, se podría haber desarrollado el antecesor común de todos los seres vivos. La vida se podría haber desarrollado después de un largo proceso de «evolución molecular abiogénica» sobre la Tierra, durante el cual lentamente se fueron acumulando moléculas orgánicas hasta formar una «sopa primordial». La atmósfera de esta Tierra primitiva era reductora, y no había nada de oxígeno libre, o había muy poco. La radiación ultravioleta, las descargas eléctricas de los rayos o los afloramientos hidrotermales proporcionaron la energía necesaria para la formación de moléculas orgánicas. Mediante experimentos sencillos, pero ingeniosos, Stanley Miller y Harold Urey demostraron que la hipótesis de Oparin-Haldane podría ser cierta. La concentración de reactivos necesaria para que se pudiesen producir por condensación las primeras moléculas grandes, pudo haber tenido lugar en superficies húmedas, partículas de arcilla, piritas de hierro o bajo otras condiciones. El RNA podría haber sido la biomolécula primordial capaz de realizar dos importantes funciones: la codificación genética y la catálisis. Cuando los sistemas autorreplicativos respondieron a las fuerzas de la selección natural, aumentó su diversidad y complejidad.

Sin agua, la vida nunca podría haber aparecido sobre la Tierra. La estructura peculiar del agua y su capacidad para formar enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua adyacentes son las responsables de sus propiedades especiales: poder para disolver sustancias iónicas y polares, capacidad calórica, punto de ebullición y tensión superficial elevados, y menor densidad en estado sólido que en estado líquido.

La vida también depende totalmente de la «química del carbono». El carbono es especialmente versátil en la unión consigo mismo o con otros átomos, y es el único elemento capaz de formar las grandes moléculas propias de los seres vivos. Los hidratos de carbono están compuestos fundamentalmente de carbono, hidrógeno y oxígeno, agrupados como $H-C-OH$. Los hidratos de carbono más simples son los azúcares, que sirven como fuentes inmediatas de energía para los seres vivos. Los monosacáridos, o azúcares sencillos, pueden enlazarse entre sí para formar disacáridos o polisacáridos, que actúan como depósitos de azúcares, o para cumplir papeles estructurales. Los lípidos son otra clase de moléculas de cadena larga, en las que el carbono es el elemento principal; se encuentran principalmente como grasas neutras, fosfolípidos y esteroides. Las proteínas son grandes moléculas compuestas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. Muchas proteínas actúan como enzimas, los catalizadores de las reacciones biológicas. Cada proteína tiene su propia estructura primaria, secundaria, terciaria y, en ocasiones, cuaternaria, de las cuales depende su funcionamiento. Los ácidos nucleicos son polímeros de unidades de nucleótidos; cada uno de los cuales está compuesto por un azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. Constituyen el material hereditario y actúan en la síntesis de las proteínas.

Se cree que los primeros organismos fueron heterótrofos primarios, que vivían de la energía almacenada en las moléculas disueltas en una sopa primordial. Más tarde la evolución hizo que surgiesen los organismos autótrofos, capaces de producir sus propios nutrientes orgánicos (hidratos de carbono) a partir de sustancias inorgánicas. Los autótrofos están mejor protegidos que los heterótrofos ante una posible falta de nutrientes en el ambiente. El oxígeno molecular empezó a acumularse en la atmósfera, como producto final de la fotosíntesis, el proceso autótrofo gracias al cual se obtienen azúcares y oxígeno a partir del agua y el dióxido de carbono. Al parecer, las cianobacterias fueron las principales responsables de la aparición del primer oxígeno atmosférico en la historia de la vida.

Todas las bacterias son procariontes, organismos que carecen de membrana nuclear y de otros orgánulos citoplasmáticos. Los procariontes forman dos grupos genéticamente distintos, Archaeobacteria y Monera.

Aparentemente, los eucariontes surgieron a partir de uniones simbióticas de dos o más tipos de procariontes. Los eucariontes tienen la mayor parte de su material genético (DNA) incluido en un núcleo rodeado de una membrana, y también en las mitocondrias y, a veces en los plastos. Las mitocondrias y los plastos tienen algunas semejanzas con las bacterias y su DNA está más estrechamente relacionado con el de algunas bacterias que con el genoma nuclear de los eucariontes.

CUESTIONARIO

1. Explique cada una de las siguientes propiedades del agua e indique la relación de cada una de ellas con la naturaleza dipolar de la molécula de agua: elevado calor específico, alto calor de evaporación, especial comportamiento en cuanto a su densidad, elevada tensión superficial, ser un buen disolvente para los iones salinos.
2. ¿Cuál era la composición de la atmósfera de la Tierra en la época en que se originó la vida y en qué se diferencia de la atmósfera actual?
3. A la vista de los experimentos de Miller y Urey descritos en el presente capítulo, explique en cada caso: observaciones, hipótesis, deducción, predicción, datos, control. (El método científico se ha descrito en la p. 12.)
4. Explique el significado de los experimentos de Miller-Urey.
5. Nombre tres fuentes de energía diferentes que habrían podido producir las reacciones de formación de compuestos orgánicos en la Tierra primitiva.
6. ¿Cuáles son los diversos mecanismos mediante los cuales las moléculas orgánicas pudieron haberse concentrado en la fase prebiótica, de tal modo que pudieran producirse nuevas reacciones?
7. Cite dos hidratos de carbono simples, dos de reserva y uno estructural.
8. ¿En qué se diferencian estructuralmente las moléculas de los lípidos y los hidratos de carbono?
9. Explique la diferencia entre las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de una proteína.
10. ¿Cuál es la importancia de los ácidos nucleicos para la célula y de qué unidades están formados?
11. Diferencie los siguientes tipos de organismos: heterótrofos primarios, autótrofos y heterótrofos secundarios.
12. ¿Cuál es el origen del oxígeno en la atmósfera actual y cuál es su significado metabólico para la mayoría de los organismos vivos actuales?
13. Diferencie los procariontes y los eucariontes.
14. Describa el punto de vista de Margulis sobre el origen de los eucariontes a partir de los procariontes.
15. ¿Qué fue la «explosión Cámbrica» y cómo debió ocurrir?

BIBLIOGRAFÍA

- Berg, J. M., T. L. Tymoczko, and L. Stryer. 2002. Biochemistry. New York, W. H. Freeman. *Un libro de texto de bioquímica muy actualizado y cuidado.*
- Conway, Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* **361**:219-225. *Una importante recopilación, que relaciona las evidencias paleontológicas y moleculares.*
- Fenchel, T. 2002. Origin and early evolution of life. Oxford, Oxford Univ. Press. *Una revisión de las teorías actuales sobre origen y la diversificación temprana de los seres vivos*
- Gesteland, R. F., and J. F. Atkins, editors. 1999. The RNA world. Cold Spring Harbor, New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press. *Pone de manifiesto que hubo un período durante el cual el RNA servía tanto como catalizador como para la transmisión de la información genética*
- Kasting, J. F. 1993. Earth's early atmosphere. *Science* **259**:920-926. *La mayoría de los investigadores sostienen que en la atmósfera de la Tierra primitiva no había oxígeno o había muy poco y que se produjo un incremento significativo hace aproximadamente 2000 millones de años*
- Knoll, A. H. 1991. End of the Proterozoic Eon. *Sci. Am.* **265**:64-73 (Oct.). *Los animales pluricelulares probablemente se originaron una vez que el oxígeno que se iba acumulando en la atmósfera superó un umbral.*
- Lehninger, A. L., D. L. Nelson, and M. M. Cox. 2000. Principles of biochemistry, ed. 3. New York, Worth Publishers, Inc. *Tratado avanzado de bioquímica con una clara presentación*
- Lodish, H., A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, D. Baltimore, and J. Darnell. 2004. Molecular cell biology, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Co. *Tratado muy completo, empieza tratando principios como la energía, reacciones químicas, enlaces, pH y biomoléculas, para luego abordar la biología molecular.*
- Margulis, L. 1998. Symbiotic planet: a new look at evolution. New York, Basic Books. *Una importante discusión sobre la simbiogénesis en la evolución.*
- Orgel, L. E. 1994. The origin of life on the earth. *Sci. Am.* **271**:77-83 (Oct.). *Se incrementan las evidencias a favor de la existencia de un mundo de RNA, pero quedan sin respuesta algunas preguntas importantes.*

Rand, R. Y. 1992. Raising water to new heights. *Science* **256**:618. *Cita algunas de las maneras en que el agua puede afectar la función de las proteínas.*

Wainright, P. O., G. Hinkle, M. L. Sogin, and S. L. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science* **260**:940-942. *Se presentan algunas evidencias moleculares de que los animales pluricelulares podrían haber*

tenido un antecesor común más próximo a los hongos que a las plantas o a otros eucariontes.

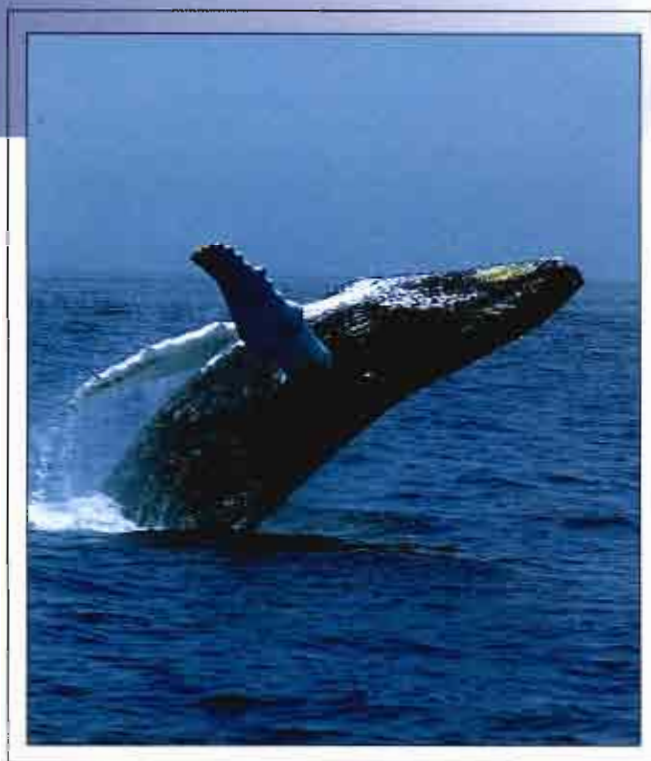
Waldrop, M. M. 1992. Finding RNA makes proteins gives 'RNA world' a big boost. *Science* **256**:1396-1397. *Nota sobre el significado del trabajo de Noller et al. (1992. Science* **256**: 1416-1419), en el que se afirma que el RNA ribosómico puede catalizar la formación de enlaces peptídicos, formándose proteínas a partir de ellos.

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Inorganic Chemistry
Atoms
The Nature of Molecules
Bonds
Carbon
Water
Organic Chemistry
Carbohydrates
Lipids
Proteins

La célula como unidad de la vida



Un rorcual, Megaptera novaeangliae, saltando en el agua.

El tejido de la vida

Es un hecho importante que todos los seres vivos, desde las amebas y las algas unicelulares a las ballenas y las secuoyas gigantes, están constituidos por un mismo tipo de unidades estructurales: las células. Todos los animales y plantas están compuestos de células y de productos celulares. Así, la teoría celular es otro de los grandes conceptos unificadores de la biología.

Las nuevas células proceden de la división de células preexistentes, y la actividad de un organismo pluricelular, en conjunto, es el resultado de la suma de las actividades de sus células y de las interacciones de las células que lo forman. La fuente de energía que sostiene prácticamente todas las actividades vitales es la energía solar, que es capta-

da por plantas y algas, y es transformada, por medio de la fotosíntesis, en energía química de enlace. Esta energía química es una forma de energía potencial que puede liberarse cuando se rompen los enlaces químicos; la energía se utiliza para cumplir las necesidades eléctricas, mecánicas y osmóticas de la célula. Finalmente toda la energía se disipa, poco a poco, en forma de calor. Esto está de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, que establece que en la naturaleza hay una tendencia a alcanzar el estado de máximo desorden molecular, o entropía. Así el alto grado de organización molecular en las células vivas se alcanza y mantiene solamente mientras la energía alimenta y sostiene tal organización.

EL CONCEPTO DE CÉLULA

Hace más de 300 años, el científico e investigador inglés Robert Hooke, usando un primitivo microscopio compuesto, observó en unos cortes de corcho y de hojas unas cavidades, a modo de «cajitas». Llamó a esos compartimientos «celdillas» o «células». En los años que siguieron a la primera demostración de Hooke del notable poder que ejercía el microscopio ante la *Royal Society of London* en 1663, los biólogos empezaron a reconocer gradualmente que las células eran algo más que simples recipientes llenos de «jugos».

Las células son el tejido de la vida (Figura 3-1). Incluso las células más primitivas son estructuras enormemente complejas, que constituyen las unidades básicas de toda la materia viva. Todos los tejidos y órganos están formados por células. Se ha calculado que en un ser humano hay 60 billones de células que interactúan, y cada una cumple su función concreta en una comunidad organizada. En los organismos unicelulares, todas las funciones vitales se realizan dentro de los confines de un único espacio limitado y microscópico. No hay vida sin células. La idea de que la célula representa la unidad bá-

sica, estructural y funcional de la vida es un importante concepto unificador para la biología.

Con la excepción de algunos huevos, que son las mayores células conocidas (en volumen), las células son pequeñas, y la mayoría invisibles a simple vista. Por tanto, nuestro conocimiento sobre las células avanza de forma paralela a los avances técnicos de los microscopios, en cuanto a su poder de resolución. El microscopista holandés A. van Leeuwenhoek, entre 1673 y 1723, envió a la *Royal Society of London* una serie de cartas que contenían las descripciones detalladas de numerosos organismos que había observado usando lentes sencillas de alta calidad, que él mismo fabricaba. A principios del siglo XIX, el perfeccionamiento de la estructura de los microscopios permitió a los biólogos ver objetos distanciados entre sí por sólo 1 μm . Este avance fue rápidamente seguido de nuevos descubrimientos que prepararon el fundamento de la **teoría celular**: una teoría que establece que todos los organismos vivos están formados por células.

En 1838, Matthias Schleiden, un botánico alemán, comunicaba que todos los tejidos de las plantas estaban compuestos de células. Un año más tarde, un compatrio-

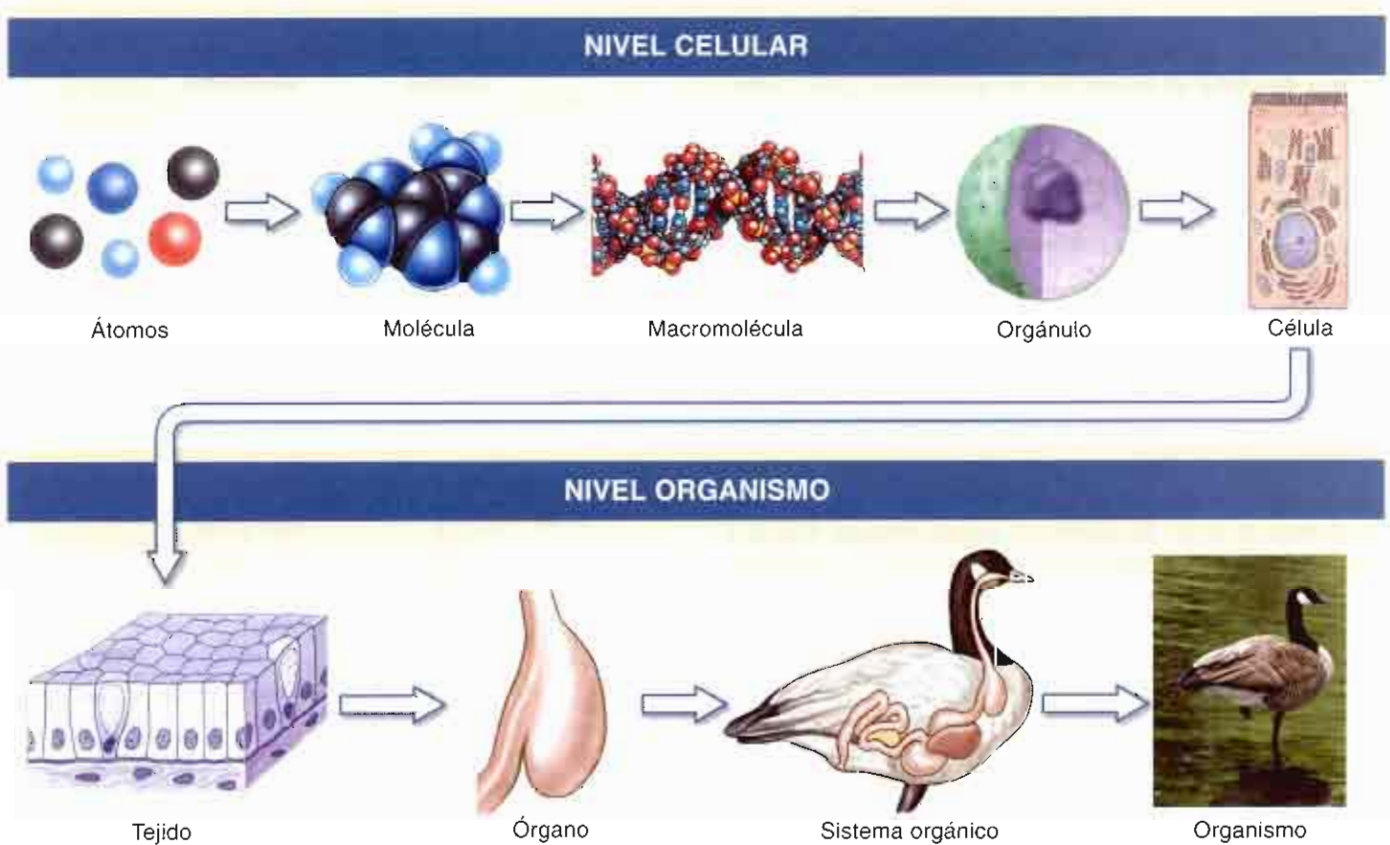


Figura 3-1

Organización biológica desde los átomos hasta los organismos complejos. Los átomos forman moléculas y macromoléculas que se unen dando los orgánulos que hay en el interior de cada célula. Las células se agrupan para formar tejidos, órganos y los sistemas orgánicos que, en conjunto, constituyen un organismo pluricelular complejo.

ta suyo, Theodor Schwann, describió las células animales como similares a las de las plantas, algo que se había retrasado mucho tiempo debido a que las células de los animales están rodeadas únicamente por una membrana plasmática casi invisible, mientras que la pared celular, característica de las células vegetales, era bien distinguible. Por tanto, se considera a Schleiden y Schwann como los autores de la teoría celular unificadora, que inició una nueva era de investigación, muy productiva, sobre la biología celular. Otro alemán, Rudolf Virchow, descubrió que todas las células proceden de células preexistentes (1858).

En 1840, J. Purkinje introdujo el término **protoplasma** para describir el contenido celular. Al principio se creyó que el protoplasma era granular, una mezcla gelatinosa con unas propiedades particulares, especiales y difíciles de conocer, propias de todo lo vivo; la célula se veía como una bolsa, llena de una «sopa espesa», en la que se encontraba el núcleo. Mas tarde, el interior de la célula se hizo cada vez más visible, a medida que se perfeccionaban los microscopios y microtomos, y se usaban nuevas técnicas de tinción. En lugar de ser una masa granular uniforme, en el interior de la célula hay numerosos **orgánulos celulares**, cada uno de los cuales cumple una función concreta en la vida de la célula. Hoy sabemos que los componentes celulares están tan sumamente organizados, tanto estructural como funcionalmente, que describir su contenido como «protoplasma» es algo parecido a describir el motor de un automóvil como «autoplasma».

¿Cómo se estudian las células?

El microscopio lumínico, con todas sus variantes y modificaciones, ha contribuido a la investigación biológica más que ningún otro instrumento creado por el hombre. Ha sido un poderoso instrumento de investigación durante 300 años y aún continúa siéndolo después de más de 50 años desde la invención del microscopio electrónico. Sin embargo, el microscopio electrónico ha aumentado enormemente nuestros conocimientos sobre la compleja organización interna de las células; además, las modernas técnicas bioquímicas, inmunológicas, físicas y moleculares, han contribuido enormemente a incrementar el conocimiento sobre la estructura y fisiología de la célula.

El microscopio electrónico utiliza una corriente de alto voltaje para dirigir un haz de electrones y hacerlo pasar a través del objeto a examinar o para que «se desvíe» al llegar a la superficie de dicho objeto. La longitud de onda de los electrones es aproximadamente 0.00001 de la longitud de onda de la luz blanca, lo que hace posible que se puedan alcanzar unos aumentos y una resolución mucho mayores que con el microscopio lumínico.

En el proceso de preparación para la observación con el microscopio electrónico de transmisión, el material debe cortarse en secciones extraordinariamente finas

(de 10 a 100 nm de grosor) y ha de ser tratado con alguna «tinción electrónica» (iones de elementos como osmio, plomo o uranio) para aumentar el contraste entre las diferentes estructuras. Los electrones atraviesan el ejemplar, y las imágenes se ven en una pantalla fluorescente y se fotografían (Figura 3-2).

Por el contrario, las muestras preparadas para ser estudiadas con el microscopio electrónico de barrido (*scanning*) no se cortan y los electrones no las atraviesan. Todo el ejemplar a estudiar se recubre con algún material opaco a los electrones y se bombardea con electrones, que rebotan en la superficie del objeto y hacen que se produzca una emisión de electrones secundarios. En la placa fotográfica queda impresa una imagen de apariencia tridimensional. Aunque la capacidad de aumento del microscopio de barrido no es tan grande como la del microscopio de transmisión, nos ha permitido aprender muchas cosas acerca de las estructuras superficiales de células y organismos, así como sobre las estructuras membranosas internas. En las páginas 158, 178 y 771 se muestran algunas microfotografías electrónicas de barrido.

Con la cristalografía de rayos X y la espectroscopía de resonancia magnética (RM), se ha alcanzado un mayor poder de resolución. Estas técnicas han puesto de manifiesto la gran variedad de formas de las biomoléculas.

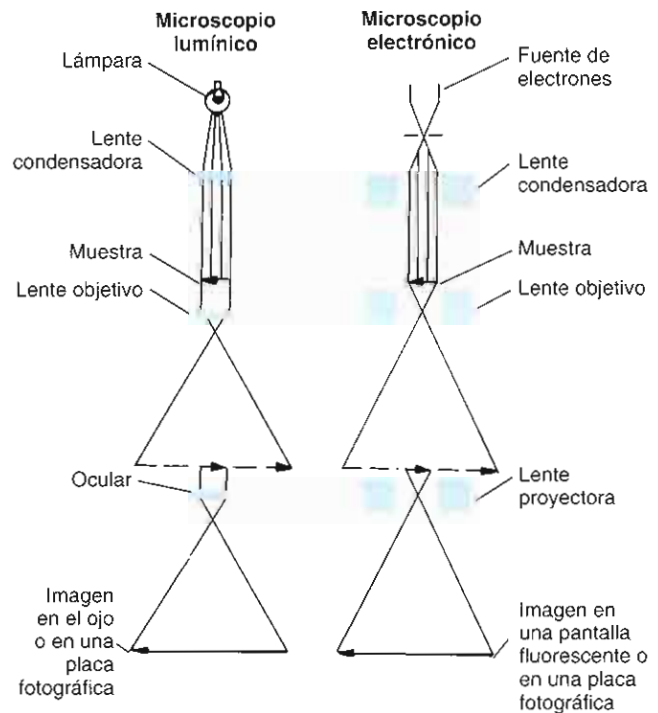


Figure 3-2

Comparación de las trayectorias ópticas a través de un microscopio lumínico y un microscopio electrónico. Para facilitar la comparación, el esquema del microscopio lumínico se ha invertido respecto a su posición normal, que es con la fuente luminica en la parte inferior y la imagen en la superior. En el microscopio electrónico las lentes están representadas por unos imanes que sirven para enfocar el chorro de electrones.

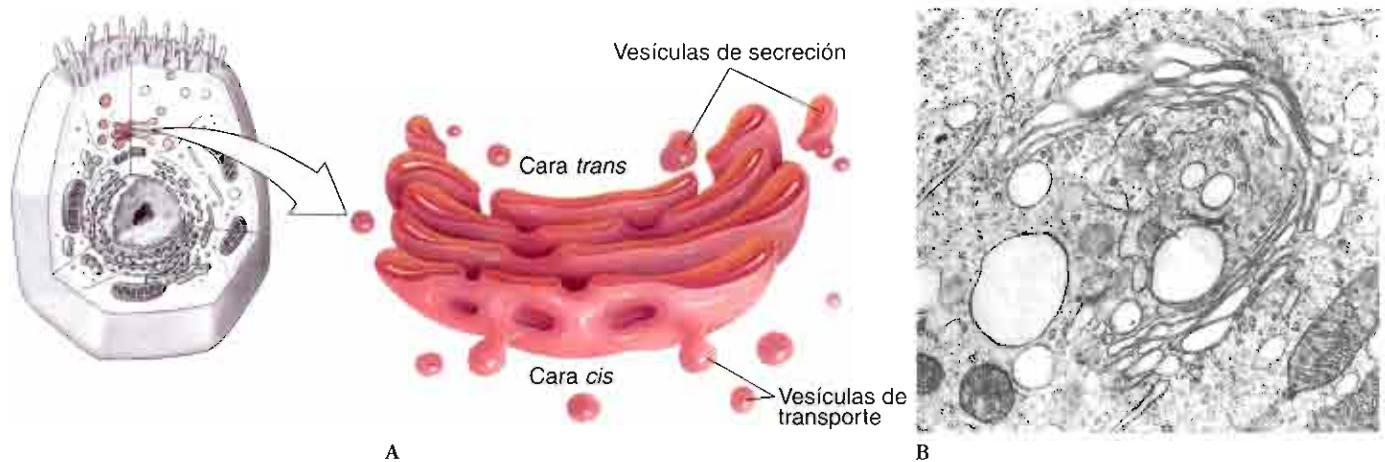


Figura 3-9

Aparato de Golgi (= cuerpo de Golgi, complejo de Golgi). **A**, Las cisternas del aparato de Golgi contienen enzimas que modifican las proteínas sintetizadas por el retículo endoplásmico rugoso. **B**, Micrografía electrónica de un aparato de Golgi ($\times 46\,000$).

de formación» del aparato de Golgi. Después de algunas transformaciones se desprenden como vesículas desde la cara *trans* o «cara de maduración» del sistema (Figuras 3-9 y 3-10). El contenido de algunas de estas vesículas puede ser expulsado al exterior de la célula, como productos de secreción, como los que se forman en las células glandulares. Algunas pueden transportar proteínas que se incorporan en la membrana plasmática, como las proteínas receptoras o las de transporte. Otras pueden contener enzimas, que permanecen en la célula que las produce. Tales vesículas se denominan **lisosomas** (literalmente «cuerpo que libera», un cuerpo que causa la lisis o desintegración). Las enzimas que contienen están implicadas en la degradación de materiales extraños, incluso bacterias engullidas por la célula. Los lisosomas también son capaces de destruir células dañadas o muertas y componentes celulares obsoletos. Las enzimas que contienen los lisosomas son tan poderosas que podrían matar a la

célula que las formó si se rompiese la membrana de estos lisosomas. En las células normales, las enzimas permanecen encerradas de modo seguro dentro de la membrana protectora. Los lisosomas pueden verter sus enzimas en unos grandes orgánulos rodeados por membrana en los que se encuentran las partículas alimenticias ingeridas, las **vacuolas digestivas** o **fagosomas** (Figura 3-21).

Las **mitocondrias** (Figura 3-11) son unos orgánulos bien visibles, presentes en casi todas las células eucariotas. Su tamaño, forma y número son variables; algunas son cilíndricas, y otras más o menos esféricas. Pueden estar uniformemente repartidas por el citoplasma, o localizarse cerca de la superficie o de otras regiones celulares, donde haya una gran actividad metabólica. Las mitocondrias poseen una doble membrana. La membrana externa es lisa, mientras que la interna está plegada formando numerosos entrantes laminares o digitiformes llamados

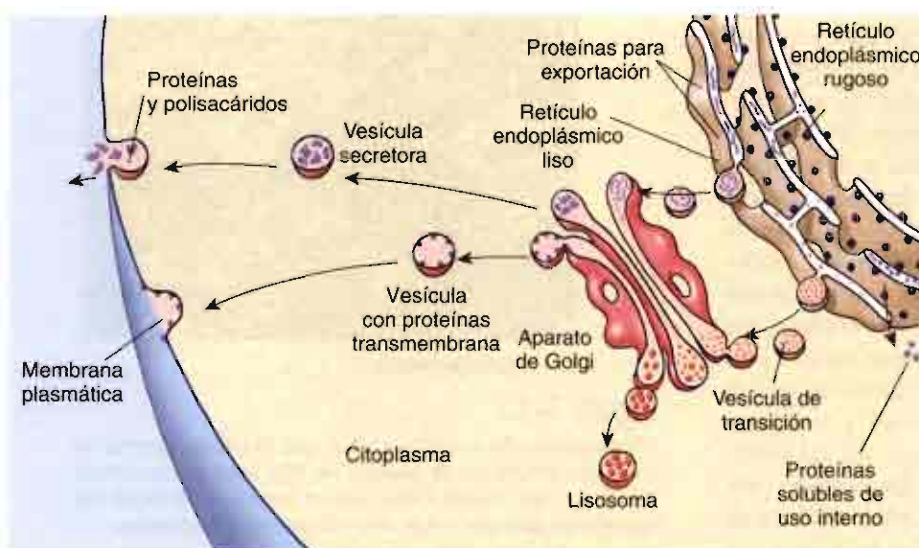


Figura 3-10

Sistema de concentración, aislamiento y secreción de proteínas en una célula eucariota, para su utilización en el exterior de la misma, para los lisosomas o para su incorporación a la membrana plasmática.

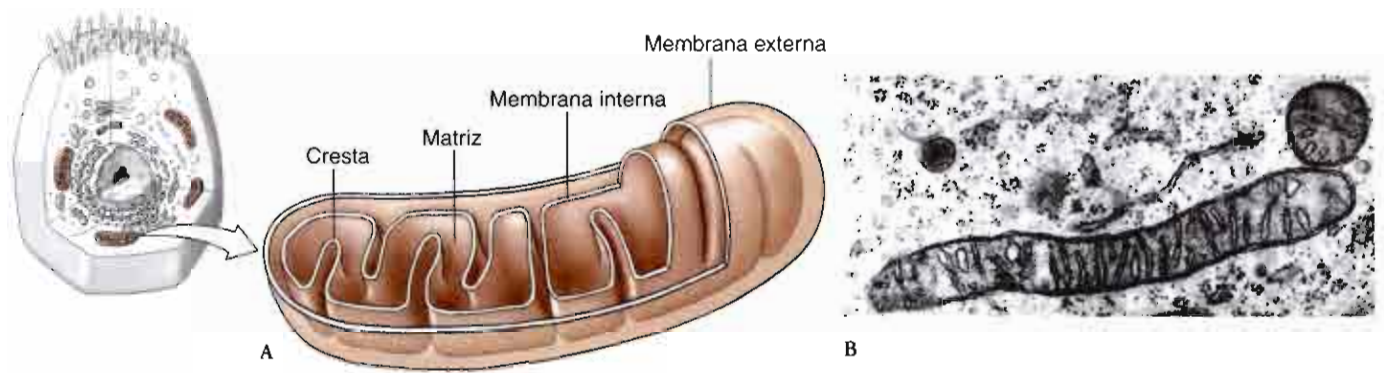


Figura 3-11

Mitocondria. **A**, Estructura de una mitocondria típica. **B**, Micrografía electrónica de una mitocondria seccionada longitudinalmente. ($\times 30\,000$).

crestas (Figura 3-11), que aumentan el área de la superficie interna, en la cual se producen las reacciones químicas. Esta estructura característica hace fácil la identificación de las mitocondrias entre los demás orgánulos celulares. En ocasiones, las mitocondrias se han llamado las «centrales energéticas de la célula» debido a que las enzimas que se localizan en las crestas llevan a cabo los procesos productores de energía del metabolismo aerobio (Figura 4-14, p. 77). La principal molécula que actúa como almacén de energía en las células, el ATP (adenosín trifosfato), se produce en este orgánulo. Las mitocondrias pueden autorreplicarse; tienen un fino cromosoma circular, parecido a los cromosomas de los procariontes, pero mucho menor. El cromosoma contiene DNA, que codifica la síntesis de algunas, pero no todas, de las proteínas de la mitocondria.

Las células eucariontes tienen un sistema característico de túbulos y filamentos que forman el **citoesqueleto** (Figuras 3-12 y 3-13), que confiere soporte a la célula, mantiene su forma y, en muchas de ellas, proporciona un medio de locomoción y de transporte de orgánulos en su interior. El citoesqueleto está formado por microfilamentos, microtúbulos y por filamentos intermedios. Los **microfilamentos** son unas finas estructuras lineales que se observaron claramente por primera vez en las células musculares, en las que son responsables de la capacidad de contracción de la célula. Están formados por una proteína llamada **actina**. Se conocen algunas docenas de otras proteínas que se unen con la actina y determinan su configuración y comportamiento en determinadas células. Una de ellas es la **miosina**, cuya interacción con la actina causa la contracción en el músculo y en otras células (p. 738). Los microfilamentos de actina proporcionan un soporte para los movimientos de las moléculas y los orgánulos a través del citoplasma, así como para el desplazamiento del RNA mensajero (p. 105) desde el núcleo hasta otros lugares concretos del citoplasma. Los **microtúbulos**, que son algo más grandes que los microfilamentos, son estructuras tubulares formadas por una proteína llamada **tubulina** (Figura 3-13). Cada molécula de tubulina, en realidad, está formada por dos proteínas glo-

bulares. Las moléculas están unidas por sus extremos para formar un filamento, y 13 de estos filamentos se agrupan para formar un microtúbulo. Ya que las subunidades



Figura 3-12

Citoesqueleto de una célula, en el que se puede apreciar su compleja estructura. Se pueden ver tres tipos de elementos diferentes del citoesqueleto, que en orden creciente de sus respectivos diámetros son, microfilamentos, filamentos intermedios y microtúbulos ($\times 66\,600$).

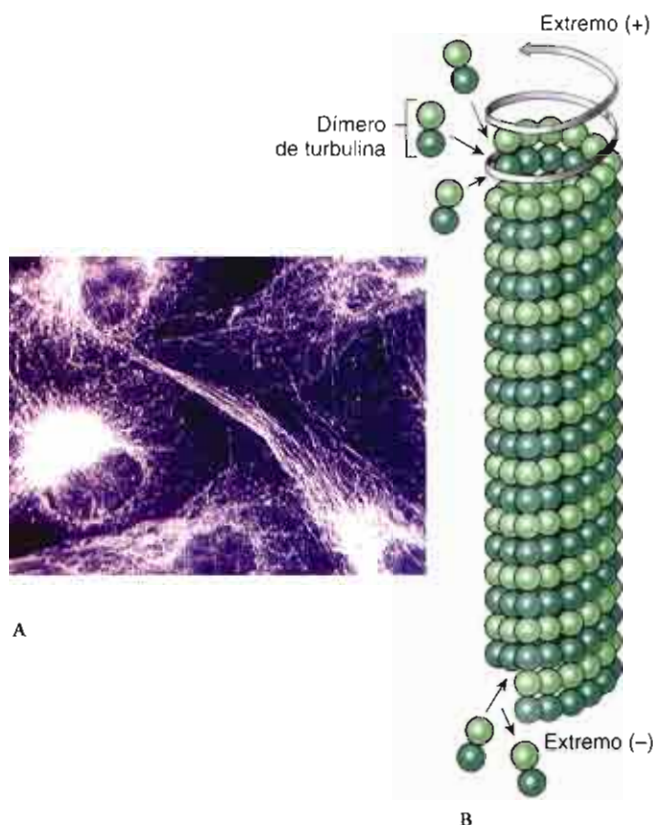


Figura 3-13

A, Microtúbulos de las células renales de un hámster recién nacido, tratados con un preparado de proteínas fluorescentes que se unen de forma específica a la tubulina. **B**, Un microtúbulo está formado por 13 filamentos de moléculas de tubulina, y cada molécula es un dímero. Los dímeros de tubulina se van añadiendo y eliminando en el extremo positivo (+) del microtúbulo más rápidamente que en el extremo negativo (-).

de tubulina de un microtúbulo están unidas «cabeza con cola», los extremos del microtúbulo difieren, tanto química, como funcionalmente. Uno de ellos (denominado extremo positivo) añade y elimina subunidades de tubulina más rápidamente que el otro (el extremo negativo). Los microtúbulos tienen una importancia fundamental en el movimiento de los cromosomas hacia las células hijas durante la división celular (p. 58) y son importantes para la arquitectura, organización y transporte intracelulares. Además, los microtúbulos forman parte esencial de la estructura de los cilios y flagelos. Los microtúbulos se disponen radialmente a partir de un centro organizador de microtúbulos, el **centrosoma**, que se encuentra próximo al núcleo y no está rodeado por membrana. En el centrosoma hay un par de **centríolos** (Figuras 3-4 y 3-14), que a su vez están formados por microtúbulos. Cada centriolo del par es un corto cilindro formado por nueve tripletes de microtúbulos, y se coloca perpendicularmente con respecto al otro. Los centriolos se duplican antes de la división de la célula. Aunque las células de las plantas superiores no poseen centriolos, sí que tienen un centro or-

ganizador de microtúbulos. Los **filamentos intermedios** son más gruesos que los microfilamentos y más delgados que los microtúbulos. Hay cinco tipos de filamentos intermedios, bioquímicamente diferentes; su composición y disposición dependen del tipo de célula en que se encuentren. En las células cancerosas suele determinarse el tipo de filamentos intermedios para poder identificar el tipo de células originales. Conocer el tipo de célula de procedencia generalmente ayuda a la hora de establecer el tratamiento adecuado.

Las superficies celulares y sus especializaciones

La superficie libre de las células epiteliales (células que recubren la superficie de una estructura o que revisten un conducto o una cavidad, p. 216) a veces lleva **cilios** o **flagelos**. Se trata de unas expansiones móviles de la superficie celular que barren materiales por el exterior de la

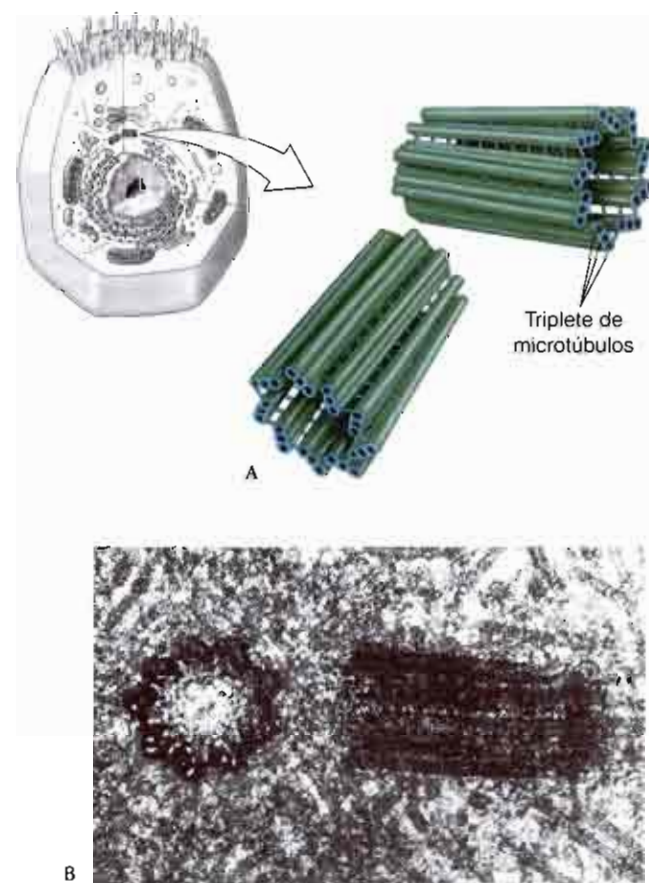


Figura 3-14

Centrosoma. **A**, Cada centrosoma está formado por un par de centriolos y cada centriolo está formado por nueve tripletes de microtúbulos que se disponen formando un cilindro. **B**, Micrografía electrónica de un par de centriolos, uno cortado longitudinalmente (a la derecha) y el otro transversalmente (a la izquierda). La orientación normal de los centriolos es formando un ángulo recto.

célula. En los organismos unicelulares y en algunos pluricelulares pequeños, propulsan al animal a través de un medio líquido (pp. 262, 318). Los flagelos proporcionan el modo de locomoción para las células reproductoras masculinas (los espermatozoides) de la mayoría de los animales (p. 160) y las plantas.

Los cilios y los flagelos batien de manera diferente (p. 736), pero su estructura interna es la misma. Con pocas excepciones, la estructura interna de los cilios y flagelos locomotores consiste en un largo cilindro compuesto por nueve pares de microtúbulos que rodean a otro par central (Figura 29-11). En la base de cada cilio o flagelo hay un **cuerpo basal (cinetosoma)** cuya estructura es idéntica a la de un centríolo.

Muchas células no se mueven ni con cilios ni con flagelos, sino con un **movimiento ameboide** mediante la emisión de **pseudópodos**. Algunos grupos de protozoos (p. 245), las células migradoras de los embriones de los animales pluricelulares y algunas células de animales pluricelulares adultos, como los leucocitos, presentan movimientos ameboides. Las corrientes citoplasmáticas, a través de la acción de los filamentos de actina, extienden un lóbulo (pseudópodo) hacia el exterior a partir de la superficie celular. La corriente continúa en la dirección del pseudópodo, transporta los orgánulos citoplasmáticos al interior del lóbulo y completa el movimiento de la célula por entero. Algunos pseudópodos especiales tienen microtúbulos en su interior (p. 246) y el movimiento se efectúa por ensamblaje y desensamblaje de las subunidades de tubulina.

Las células que recubren la superficie de una estructura (células epiteliales) o las células que se empaquetan en un tejido, pueden tener entre sí unos complejos de unión especiales. Muy cerca de la superficie libre, las membranas celulares opuestas parecen fundirse, al formar una **unión estrecha** (Figura 3-15). Estas uniones están formadas por hileras de proteínas transmembrana que unen, de manera íntima, a células contiguas. La función de las uniones estrechas es la de actuar como «cierres herméticos» para evitar el paso de moléculas entre las células situadas a ambos lados de dichas uniones, ya que, generalmente, el espacio que queda entre las membranas de las células contiguas es de unos 20 nm, aproximadamente. El número de hileras de proteínas transmembrana en la unión estrecha determina lo íntimamente que están sujetas las células contiguas. Por ejemplo, las uniones estrechas entre las células intestinales obligan a que la absorción de moléculas desde la luz intestinal tenga que producirse a través de las células intestinales y no entre ellas. Inmediatamente por debajo de las uniones estrechas se encuentran las **uniones AJ** (de *adhesion junctions*) (Figura 3-15). Estas uniones se parecen a las uniones estrechas ya que rodean a la célula, pero se diferencian de ellas ya que no unen herméticamente a las células contiguas. Por el contrario, unas pequeñas proteínas transmembrana actúan como puentes de unión que atraviesan el pequeño espacio intercelular. En el interior de las células contiguas las proteínas transmembrana es-

tán unidas a microfilamentos de actina y, por ello, conectan los citoesqueletos de las células contiguas. En varios puntos, bajo las uniones estrechas y las uniones AJ hay unos pequeños discos elipsoidales, en la cara interna de la membrana plasmática de cada célula. Esos discos parecen que actúan a modo de «puntos de soldadura» y se llaman **desmosomas** (Figura 3-15). Desde cada desmosoma se extiende un penacho de filamentos intermedios hacia el interior del citoplasma, y unas proteínas transmembrana de conexión se prolongan a través de la membrana plasmática hacia el espacio intercelular, gracias a las cuales los discos de las células contiguas se mantienen conectados. Aunque los desmosomas no son «soldaduras» parece que aumentan la resistencia de los tejidos. En la base de las células hay unos **hemidesmosomas** (Figura 3-15) que sirven como estructuras de anclaje a las capas de tejido conjuntivo subyacente. Las **uniones en hendidura (uniones gap)** (Figura 3-15), más que servir de puntos de unión, actúan como medio de comunicación intercelular. Forman unos finos canales entre las células, de modo que los citoplasmas se hacen continuos, y permiten el paso de pequeñas moléculas de una célula a otra. Se pueden presentar uniones en hendidura entre células de tejidos epiteliales, nerviosos y musculares.

Otra especialización de las superficies celulares es la unión con células adyacentes donde las membranas plasmáticas de las células se pliegan e interdigitan a modo de **cremallera**. Éstas son especialmente frecuentes en el epitelio de los túbulos renales y sirven para aumentar el área de la superficie de las células para la absorción o la secreción. Los extremos distales o apicales de algunas células epiteliales, vistas con el microscopio electrónico, presentan unas **microvellosidades** dispuestas de forma regular. Son pequeñas prolongaciones digitiformes, es decir, evaginaciones tubulares de la membrana celular, con citoplasma y paquetes de microfilamentos de actina en el interior (Figuras 3-15 y 3-16). Se pueden apreciar claramente en las células que tapizan la luz intestinal, donde aumentan enormemente la superficie digestiva y de absorción. Cuando se ven con el microscopio lumínico, tales especializaciones parecen *ribetes en cepillo**.

Función de la membrana

La increíblemente fina, pero resistente, membrana plasmática que rodea a cada célula es de vital importancia para el mantenimiento de la integridad celular. Se creyó que era una entidad más bien estática, que definía los límites de la célula y mantenía el contenido celular impidiendo su derrame; pero la membrana plasmática (también llamada plasmalema), es en realidad una estructura dinámica, con una actividad y capacidad selectiva notables. Es una barrera de permeabilidad que separa el interior de la célula del medio externo. Regula el vital flujo de moléculas hacia el interior y hacia el exte-

* *N. del T.* Nombre propuesto por Santiago Ramón y Cajal.

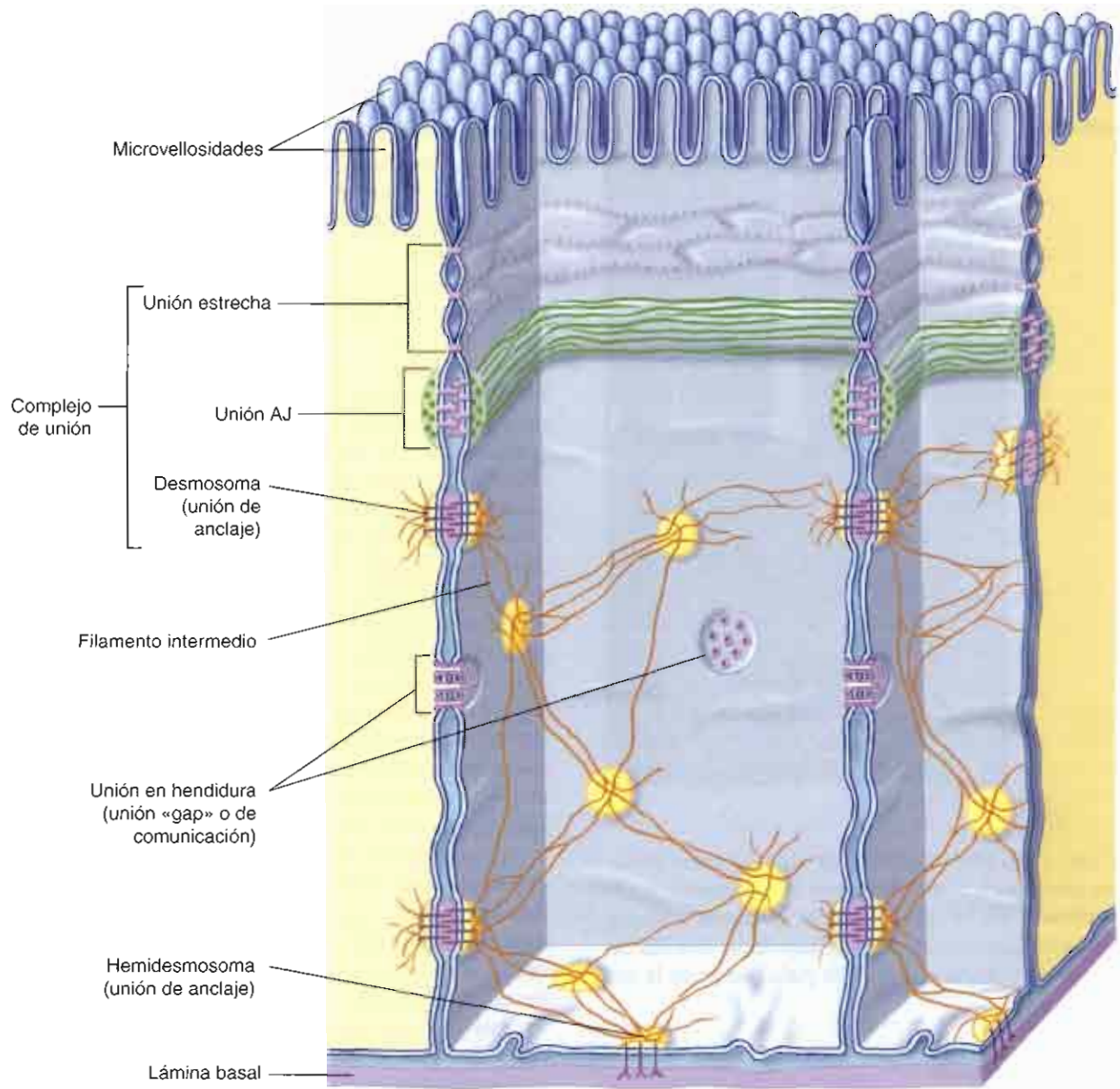


Figura 3-15

Tipos de uniones y sus localizaciones en células epiteliales columnares. Los microfilamentos de actina (en verde) y los filamentos intermedios (en naranja) sirven como medios de sujeción al citoesqueleto de las uniones AJ y los desmosomas, respectivamente.

rior de la célula y proporciona a algunas células especiales muchas de sus propiedades funcionales características.

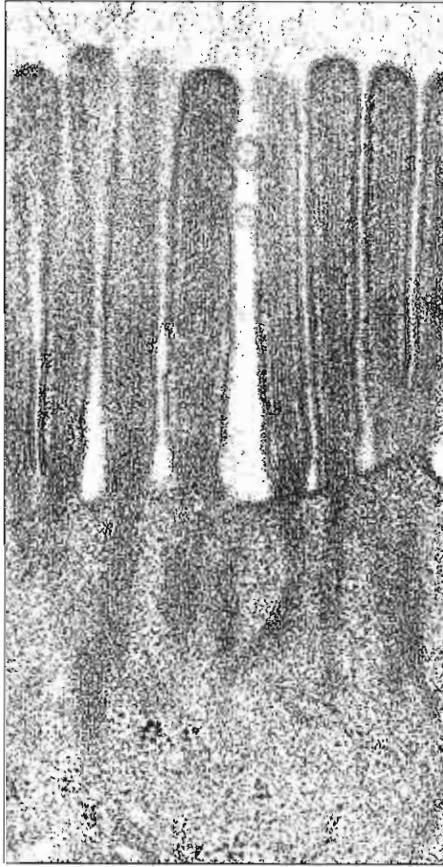
En el interior de la célula, varios orgánulos están rodeados por membrana. En realidad, una célula es un sistema de membranas, que la dividen en muchos compartimientos. Se ha calculado que, si todas las membranas que existen en un gramo de tejido hepático se extendieran en un plano llegarían a cubrir ¡30 metros cuadrados! Las membranas internas comparten muchas de las características estructurales de la membrana plasmática, y son el lugar de muchas de las reacciones enzimáticas de la célula.

La membrana plasmática actúa como un portero que controla la entrada y salida de la mayoría de las sustancias implicadas en el metabolismo celular. Algunas de dichas sustancias pueden atravesarla con facilidad, otras entran lentamente y con dificultad, y aún hay otras que no pueden cruzarla. Debido a que las condiciones del exterior de la célula son diferentes de las del interior y más variables, es necesario que el paso de las sustancias a través de la membrana esté rigurosamente controlado.

Se conocen tres vías principales por las que una sustancia puede atravesar la membrana celular: (1) por **difusión** según un gradiente de concentración; (2) mediante un **sistema de transporte facilitado**, en el cual la sus-

Figure 3-16

Micrografía electrónica de unas microvellosidades ($\times 59\,000$).



tancia se une a un sitio específico de una proteína transmembrana que ayuda a que atraviese la membrana, y (3) por **endocitosis**, en la que la sustancia queda incluida en una vesícula que se forma en la superficie interna de la membrana y se desprende de ella para entrar en la célula.

Difusión y ósmosis

La **difusión** es un movimiento de partículas desde una zona en la que tienen una concentración alta, hasta otra en que están menos concentradas, para tratar de igualar la concentración por toda la zona de difusión. Si se sumerge una célula viva rodeada de su membrana en una disolución que tenga más moléculas de soluto que el fluido intracelular, instantáneamente aparece a través de la membrana un **gradiente de concentraciones** entre ambos fluidos. Suponiendo que la membrana sea **permeable** al soluto, se producirá un notorio movimiento de soluto hacia el interior, el lado de menor concentración. El soluto se difunde espontáneamente a través de la membrana, hasta que las concentraciones en ambos lados de ésta se igualan.

La mayoría de las membranas celulares tienen una **permeabilidad diferencial**, es decir, son permeables al agua pero semipermeables o impermeables a los solutos. En una difusión libre, esta selectividad regula el tráfico molecular. Como regla, los gases (como el oxígeno y el

dióxido de carbono), la urea y los solutos liposolubles (como las grasas, las sustancias similares a las grasas y los alcoholes; p. 27) son las únicas sustancias que, cuando están en disolución, pueden difundirse con una cierta libertad a través de las membranas biológicas. Dado que muchas moléculas hidrosolubles atraviesan fácilmente las membranas, tales movimientos no pueden explicarse por el mecanismo de la difusión simple. Así, los azúcares, igual que los electrólitos y las macromoléculas, pueden atravesar las membranas gracias a procesos en los que intervienen unos transportadores que se describen en el próximo apartado.

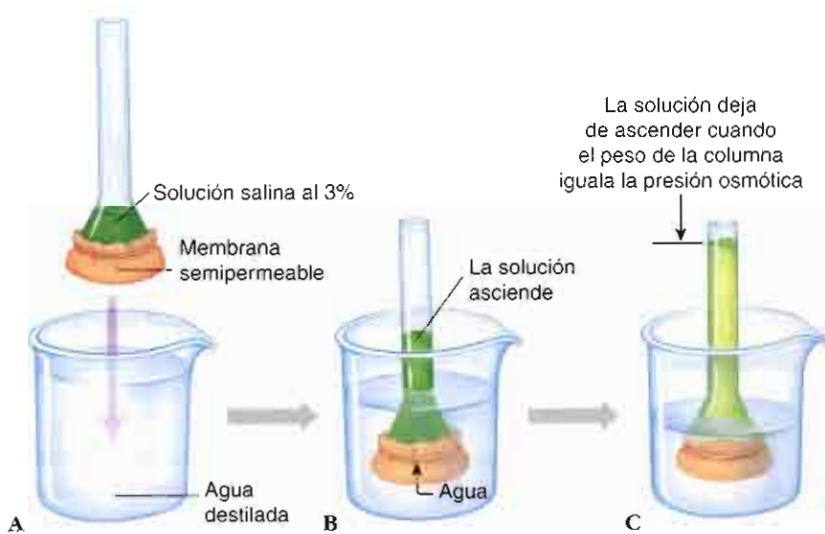
Si entre dos disoluciones con diferentes concentraciones de solutos colocamos una membrana, impermeable para los solutos pero permeable para el agua, esta última pasará desde la disolución más diluida a la más concentrada. Las moléculas de agua atraviesan la membrana a favor del gradiente de concentraciones pasando desde la zona en que las moléculas de *agua* están más concentradas a la zona en que están menos concentradas. Esto se conoce como **ósmosis**.

La ósmosis se puede demostrar con un sencillo experimento. Se coloca una membrana semipermeable en la boca de un embudo. El embudo se llena con una solución salina concentrada y el conjunto se coloca en un recipiente con agua pura, de tal manera que los líquidos del interior y exterior del embudo estén al mismo nivel. Al cabo de poco tiempo, el nivel del líquido sube por el embudo, lo que indica que el agua está pasando a través de la membrana hacia la disolución salina (Figura 3-17).

Las moléculas de sal, al igual que las del agua, se encuentran en el interior del embudo. En el recipiente exterior únicamente hay agua. Así pues, la concentración del agua es menor en el interior del embudo, ya que parte del espacio disponible está ocupado por las moléculas de sal, que no pueden difundirse. Se dice que en el sistema hay un gradiente de concentraciones para las moléculas de agua. El agua se difunde desde la región de su mayor concentración (agua pura del exterior) hacia la zona con menor concentración de la misma (solución salina del interior del embudo).

A medida que el agua penetra en la disolución salina, el nivel de líquido en el interior del embudo va aumentando. Finalmente, la presión debida al peso, cada vez mayor, de la disolución en el interior del embudo, empuja a las moléculas de agua hacia el exterior, tan rápidamente como van entrando. El nivel en el embudo queda estacionario y el sistema alcanza el equilibrio. La **presión osmótica** de la disolución es equivalente a la **presión hidrostática** necesaria para evitar que se produzca una nueva entrada de agua pura.

El concepto de presión osmótica no está exento de problemas. Una disolución sólo muestra una «presión» osmótica cuando está separada del disolvente por una membrana semipermeable. El pensar que una botella aislada de disolución salina pueda tener tanta «presión» osmótica, como la de una botella con gas a presión (presión *hidrostática*), puede resultar bastante desconcertante.

**Figura 3-17**

Osmómetro de membrana simple. **A**, Uno de los extremos del embudo con la disolución salina está tapado con una membrana semipermeable; la membrana es permeable al agua, pero no a las sales. **B**, Cuando el embudo se introduce en agua pura, las moléculas de agua atraviesan la membrana y pasan al interior del embudo. Las moléculas de agua están más concentradas en el vaso que en el embudo, ya que en este último están «diluidas» en las moléculas de sal. Puesto que la sal no puede atravesar la membrana, el volumen de líquido en el interior del embudo va aumentando y el nivel va subiendo. **C**, Cuando el peso de la columna de líquido en el interior del embudo ejerce una fuerza (presión osmótica) tal que obliga a que las moléculas de agua salgan del embudo en igual cantidad que las que entran, el volumen de líquido en el interior del embudo deja de aumentar. En este momento la presión hidrostática es equivalente a la presión osmótica.

Aún más, la presión osmótica, en realidad, es la presión hidrostática que ha de aplicarse a una disolución, para evitar que el agua penetre en ella, si dicha disolución está separada del agua pura por una membrana semipermeable. En consecuencia, los biólogos frecuentemente emplean el término **potencial osmótico**, en lugar de presión osmótica. Sin embargo, ya que el término «presión osmótica» está tan firmemente enraizado en nuestro vocabulario, es necesario comprender su significado, a pesar de la posible confusión que puede originar.

El concepto de ósmosis es muy importante para poder comprender la forma en que los animales controlan sus líquidos internos en relación con los solutos del entorno (Capítulo 30). Por ejemplo, los peces oscos marinos mantienen la concentración de solutos en su sangre a aproximadamente un tercio de la que tienen en el agua de mar; por lo tanto son **hiposmóticos** con respecto al agua de mar. Si un pez nada en la desembocadura de un río y luego sube aguas arriba, como lo hacen los salmones, debe pasar desde una zona en la que los solutos de su sangre están a la misma concentración que los del ambiente (**isosmóticos**), a otra, cuando remontan el río, en la que los solutos de su sangre son **hiperosmóticos** con respecto al entorno. Por ello, estos animales necesitan mecanismos físicos que les permitan perder agua cuando están en el mar y ganarla cuando están en un río.

Difusión a través de canales

Al estar cargados, el agua y los iones disueltos, no se puede difundir a través del componente fosfolipídico de la membrana plasmática. No obstante, pasan a través de los poros o canales especializados creados por las proteínas transmembrana. Los iones y el agua se mueven a través de estos canales por difusión. Los canales iónicos permiten que iones específicos, de cierto tamaño y con una carga concreta, se difundan a través de ellos. Pueden

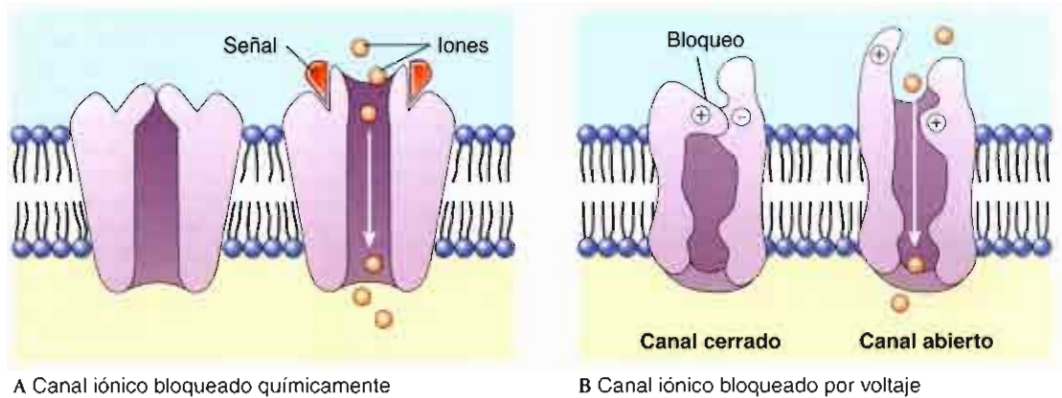
permitir la difusión del ion siempre o pueden ser **canales bloqueados**, en cuyo caso hace falta una señal para que se abran o se cierren. Los canales iónicos bloqueados pueden abrirse o cerrarse cuando una molécula señal se une a un sitio concreto y específico de la proteína transmembrana (**canales iónicos bloqueados químicamente**; Figura 3-18A) o cuando cambia la carga iónica a través de la membrana plasmática (**canales iónicos bloqueados por voltaje**; Figura 3-18B). La difusión de iones a través de estos canales es la base de los mecanismos de actuación del sistema nervioso (Capítulo 33, p. 823) y de los músculos (Capítulo 29, p. 740). Los canales para el agua se llaman **aquaporinas**, y se han descubierto varios tipos diferentes. Son especialmente importantes en el sistema digestivo para la absorción de agua a partir de los alimentos (Capítulo 32, p. 810), y en el riñón para la reabsorción de agua durante la formación de la orina (Capítulo 30, p. 762).

Transporte facilitado por transportadores

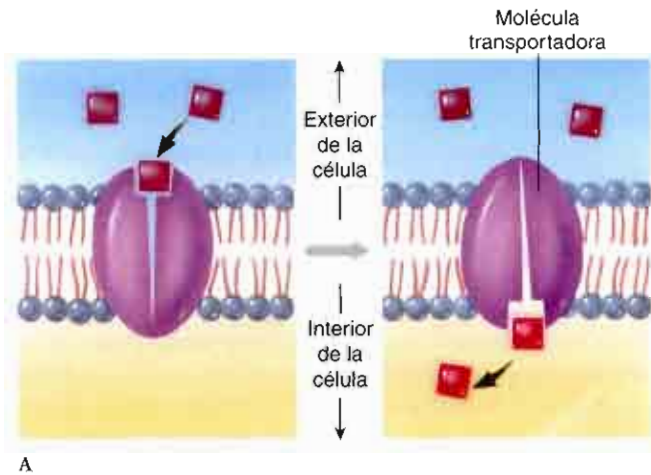
Hemos visto que la membrana celular es una eficaz barrera contra la difusión libre de la mayoría de las moléculas de importancia biológica. Pero es esencial que tales materiales entren y salgan de la célula. Nutrientes como los hidratos de carbono y las sustancias para el crecimiento, como los aminoácidos, tienen que entrar en la célula, y los residuos del metabolismo tienen que salir de ella. Dichas moléculas son transportadas a través de la membrana por unas proteínas transmembrana especiales llamadas **transportadores**. Los transportadores permiten a las moléculas de soluto atravesar la doble capa fosfolipídica (Figura 3-19A). Generalmente, los transportadores son bastante específicos; sólo reconocen y transportan un grupo concreto de sustancias químicas o incluso, en algunos casos, una única sustancia.

Figura 3-18

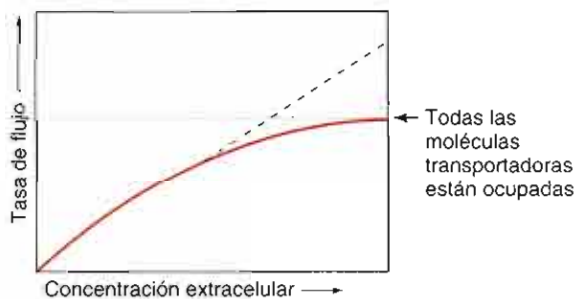
Los canales bloqueados necesitan una señal para abrirse (o para cerrarse).
A. Los canales iónicos bloqueados químicamente se abren (o se cierran) cuando una molécula señal se une en un lugar concreto de la proteína transmembrana.
B. Los canales iónicos bloqueados por voltaje se abren (o se cierran) cuando cambia la carga iónica de la membrana.



A altas concentraciones de soluto, los sistemas transportadores presentan un efecto de saturación. Esto significa simplemente, que la tasa de flujo de entrada alcanza una meseta, más allá de la cual el aumento de concentración de soluto no produce un mayor aumento del flujo



A



B

Figura 3-19

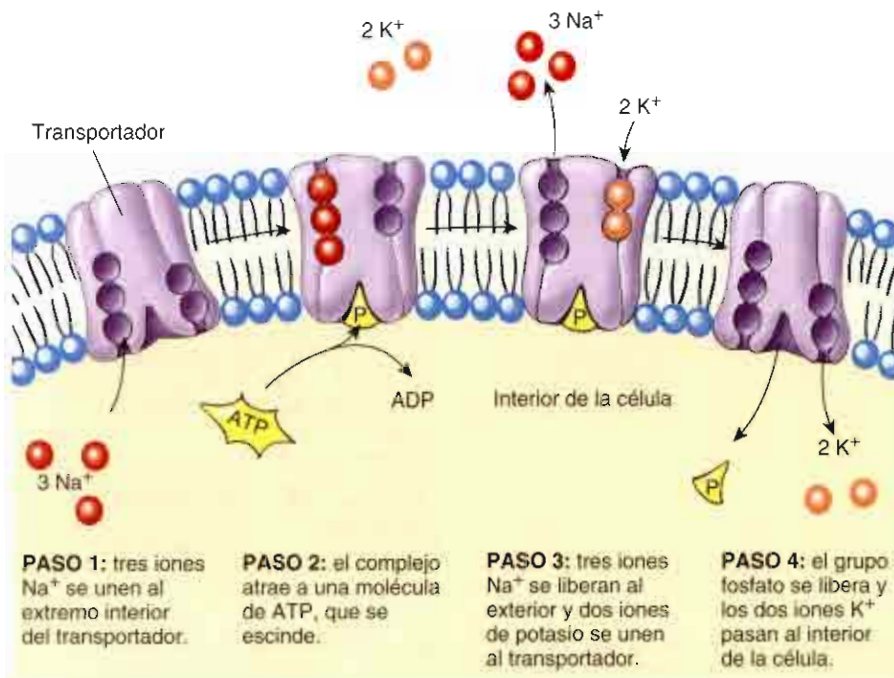
Transporte facilitado. **A.** Una proteína transportadora se une a la molécula que ha de ser transportada (sustrato) a un lado de la membrana plasmática, cambia de forma y libera dicha molécula al otro lado de la membrana. El transporte facilitado se produce en la misma dirección que el gradiente de concentraciones. **B.** El ritmo de transporte aumenta a medida que lo hace la concentración del sustrato, hasta que se alcanza un punto en el que todas las moléculas transportadoras están ocupadas.

de entrada (Figura 3-19B). Esto prueba que el número de transportadores disponibles en la membrana es limitado. Cuando todos están ocupados por solutos, la tasa de transporte está al máximo y ya no puede aumentar más. La difusión simple no presenta tal limitación; cuanto mayor es la diferencia de las concentraciones de solutos en ambos lados de la membrana, tanto más rápido es el flujo de entrada.

Se han reconocido al menos dos tipos diferentes de mecanismos transportadores: (1) la **difusión facilitada**, en la que un transportador ayuda a las moléculas a difundirse a través de una membrana que de otro modo no podrían atravesar, y (2) el **transporte activo**, en el que es necesario un aporte de energía al sistema transportador para llevar las moléculas en dirección opuesta al gradiente de concentraciones (Figura 3-20). La difusión facilitada, por tanto, se diferencia del transporte activo en que promueve el movimiento en dirección «cuesta abajo» (a favor del gradiente de concentraciones) y no requiere energía metabólica para funcionar.

En muchos animales, la difusión facilitada ayuda a transportar la glucosa (azúcar de la sangre) a las células que, al oxidarla, la utilizan como la principal fuente de energía para la síntesis de ATP. La concentración de glucosa es mayor en la sangre que en las células que la consumen, lo que favorece la difusión hacia su interior, pero la glucosa es una molécula hidrosoluble que no puede atravesar por sí misma la membrana celular con la suficiente rapidez como para sostener el metabolismo de muchas células; el sistema facilitado por transportadores incrementa el flujo de glucosa hacia el interior.

En el transporte activo, las moléculas son empujadas «cuesta arriba» contra la fuerza de la difusión pasiva. El transporte activo siempre implica un gasto de energía (en forma de ATP) porque las sustancias son bombeadas contra el gradiente de concentración. Entre los sistemas de transporte activo más importantes en los animales están aquellos que mantienen los gradientes de sodio y potasio entre las células y el medio externo o el líquido extracelular circundante. La mayoría de las células de los animales necesitan una alta concentración interna de potasio para la síntesis de proteínas en los ribosomas y para

**Figura 3-20**

La bomba de sodio-potasio, gracias a la energía que le suministra el ATP, mantiene el gradiente normal de estos iones a través de la membrana celular. La bomba funciona mediante una serie de cambios en la conformación del transportador: *Paso 1:* tres iones Na^+ se unen al extremo interior del transportador, produciendo un cambio en la conformación (forma) de este complejo proteico. *Paso 2:* el complejo atrae a una molécula de ATP, que se escinde y un grupo fosfato se une al complejo. *Paso 3:* la unión del grupo fosfato al complejo, induce un segundo cambio de conformación, pasando los tres iones de Na^+ al otro lado de la membrana y, como consecuencia de ello, ahora quedan mirando hacia el exterior. Esta nueva conformación tiene muy poca afinidad por los iones Na^+ , que se disocian y se difunden hacia el exterior; pero tiene una gran afinidad por los iones K^+ , y dos de ellos se le unen tan pronto como quedan libres los iones Na^+ . *Paso 4:* la unión de los iones K^+ conduce a un nuevo cambio de conformación en el complejo, al mismo tiempo que se produce la

disociación del enlace fosfato. Una vez que se libera el fosfato, el complejo vuelve a su conformación original y los dos iones K^+ quedan hacia el lado interior de la membrana. Esta conformación tiene una afinidad baja por los iones K^+ , de modo que éstos ahora quedan libres, y el complejo adquiere la conformación de partida, con una elevada afinidad por los iones Na^+ .

ciertas funciones enzimáticas. La concentración de potasio dentro de la célula puede ser de 20 a 50 veces mayor que en el exterior. Por otra parte, el sodio puede estar 10 veces más concentrado en el exterior que en el interior de la célula. Los gradientes de ambos iones se mantienen por medio de un transporte activo de potasio hacia el interior, y de sodio hacia el exterior. En muchas células el bombeo de sodio hacia el exterior está ligado al bombeo de potasio hacia el interior; para ambos la molécula transportadora es la misma. Se ha comprobado que del 10 al 40% de toda la energía producida por algunas células se usa para mantener en funcionamiento la **bomba de sodio-potasio** (Figura 3-20).

Endocitosis

La endocitosis, la ingestión de materiales por las células, es un término general que describe tres procesos similares: fagocitosis, pinocitosis y endocitosis por medio de receptores (Figura 3-21). Se trata, respectivamente, de mecanismos concretos de entrada en la célula de partículas sólidas, moléculas pequeñas e iones, y macromoléculas. Todos ellos requieren energía y, por tanto, se deben considerar como formas de transporte activo.

La **fagocitosis**, que literalmente significa «célula comiendo», es un método de alimentación común entre los protozoos y metazoos inferiores. También es el modo por el cual los glóbulos blancos (leucocitos) engullen los desechos celulares y los microbios extraños en la sangre. En la fagocitosis, una zona de la membrana plasmática,

que está tapizada internamente por actina y proteínas ligadas a la actina, forma una bolsa que engloba el material sólido. La vesícula formada por la membrana se separa de la superficie celular y se desplaza hacia el interior del citoplasma donde se fusionan con lisosomas y su contenido es digerido por enzimas intracelulares.

La **pinocitosis** es similar a la fagocitosis, excepto en que en este caso se invaginan pequeñas áreas de la superficie de la membrana, para formar unas pequeñas vesículas hacia el interior de la célula. Estas pequeñas invaginaciones se denominan **cavéolas**. En la superficie de las cavéolas se concentran unos receptores específicos para las moléculas o iones que van a ser ingeridas. La pinocitosis es responsable, aparentemente, de la entrada en las células de algunas vitaminas, y otros mecanismos similares también parecen importantes para el transporte de algunas sustancias de un lado a otro de las células (ver «exocitosis» a continuación), así como para introducir en ellas algunos «mensajeros», como ciertas hormonas y factores de crecimiento.

La **endocitosis por medio de receptores** es un mecanismo específico para la entrada en las células de macromoléculas. Las proteínas de la membrana plasmática se unen específicamente a determinadas moléculas (llamadas **ligandos**), que pueden estar presentes en el fluido extracelular en concentraciones muy bajas. Las invaginaciones de la superficie celular que contienen los receptores están tapizadas internamente por una proteína denominada **clatrina**, de ahí que se hayan descrito como **vesículas forradas**. A medida que estos huecos, con

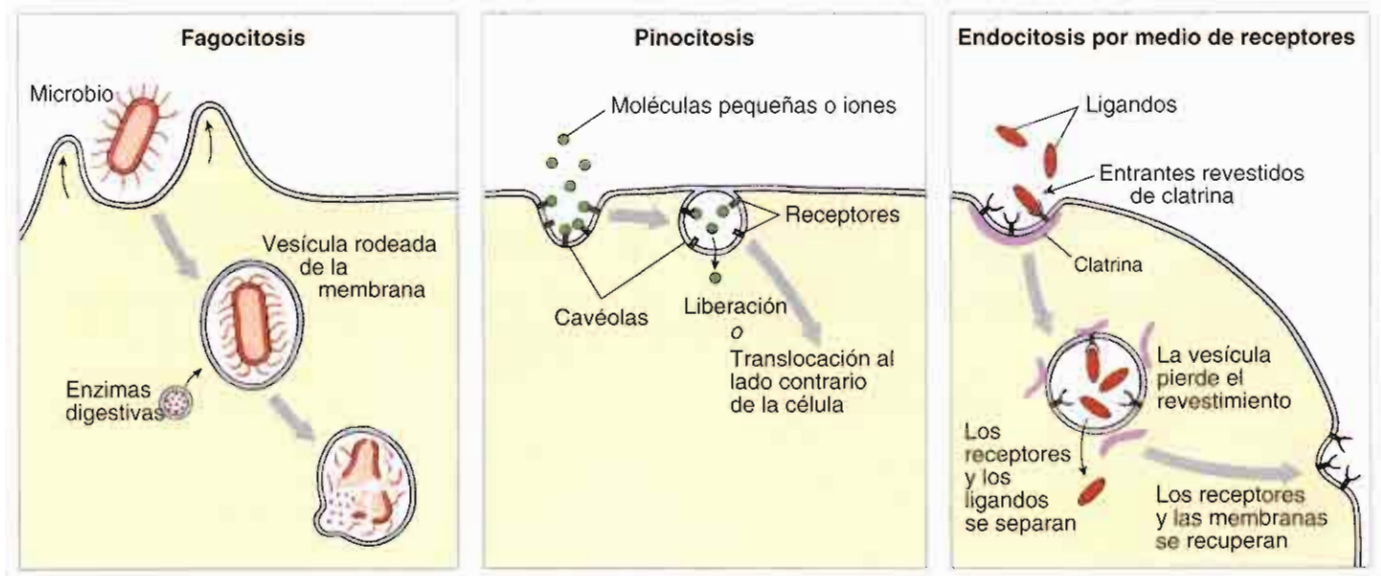


Figura 3-21

Los tres tipos de endocitosis. En la fagocitosis, la membrana celular rodea a una partícula gruesa y se extiende sobre ella hasta engullirla. En la pinocitosis, pequeñas áreas de la membrana celular, dotadas de receptores específicos para moléculas pequeñas o iones, se invaginan para formar cavéolas. La endocitosis por medio de receptores es un mecanismo muy selectivo de ingestión de moléculas grandes, que se produce gracias a entrantes revestidos por clatrina. La unión del ligando a un receptor específico, situado en la superficie de la membrana, estimula la invaginación de estos entrantes.

sus receptores unidos al ligando, se van invaginando y penetrando en el interior de la célula, se pierde la capa de clatrina y el receptor y el ligando se disocian; los materiales que constituyen el receptor y la membrana se reciclan y vuelven a la superficie de la membrana. Algunas proteínas importantes, hormonas peptídicas y el colesterol entran en las células mediante este mecanismo.

En la fagocitosis, la pinocitosis y la endocitosis por medio de receptores hace falta que en la vesícula quede atrapada una cierta cantidad de líquido extracelular y éste pasa al interior de la célula de manera inespecífica. Esto es lo que se conoce como **endocitosis a granel**.

Exocitosis

Del mismo modo que los materiales pueden ser llevados hacia el interior de la célula por invaginación y formación de una vesícula, la membrana de una vesícula puede fusionarse a la membrana plasmática y verter su contenido al medio circundante. Este proceso se conoce como **exocitosis**. Se da en diversas células para eliminar los residuos no digeribles de las sustancias que entran por endocitosis, para segregar sustancias como las hormonas (Figura 3-10) y para transportar una sustancia y atravesar completamente la barrera celular (**transcitos**), tal y como se ha mencionado antes. Por ejemplo, una sustancia puede ser atrapada por pinocitosis a un lado de la pared de un vaso sanguíneo, transportada a través de la célula y expulsada al otro lado por exocitosis.

MITOSIS Y DIVISIÓN CELULAR

Todas las células del cuerpo proceden de la división de células preexistentes. Todas las células que se encuentran en la mayor parte de los organismos pluricelulares se han formado a partir de la división de una única célula, un **zigoto**, que se forma tras la unión (fecundación) de un **óvulo** y un **espermatozoide (gametos)**. La división celular proporciona la base para una forma de crecimiento, tanto en los seres que se reproducen sexualmente como en los que lo hacen asexualmente, y para la transmisión de las características hereditarias de una generación de células a la siguiente.

En la formación de las **células corporales (células somáticas)** el proceso de división nuclear se conoce como **mitosis**. Gracias a la mitosis, cada «célula hija» está segura de recibir un juego completo de instrucciones genéticas. La mitosis es un sistema de reparto en el que se distribuyen los cromosomas y el DNA que contienen, asegurando así la continuidad de las generaciones celulares. Por tanto, un único cigoto se divide por mitosis para producir un organismo pluricelular, y las células dañadas son sustituidas por mitosis cuando se cura una herida. A medida que un animal crece, como consecuencia de una acción génica diferencial, sus células somáticas se especializan y asumen distintas funciones y apariencias. Aunque en las células especializadas la mayor parte de los genes permanecen «silenciosos» y no se expresan a lo largo de la vida de las mismas, cada una de ellas posee una dotación genética completa. La mitosis asegura la equidad del potencial genético; más tarde, otros

procesos dirigirán la expresión ordenada de los genes durante el desarrollo embrionario, mediante la selección de las instrucciones genéticas que contiene cada célula. (Estas propiedades fundamentales de las células de los organismos pluricelulares serán tratadas posteriormente en el Capítulo 8).

En los animales que se reproducen **asexualmente**, la mitosis es el único mecanismo para la transmisión de la información genética desde los organismos parentales a la progenie. En los animales que se reproducen **sexualmente**, los progenitores tienen que producir **células sexuales** (gametos o células germinales) que contienen sólo la mitad del número normal de cromosomas, de modo que en la progenie que se forma tras la unión de los gametos no se duplique el número de cromosomas parentales. Esto requiere un tipo especial de división *reduccional* llamada **meiosis**, que se describe en el Capítulo 5 (p. 88).

Estructura de los cromosomas

Como se ha dicho anteriormente (p. 47), el DNA de las células eucariontes se encuentra en la cromatina, un complejo de DNA y de proteínas asociadas a él. La cromatina está organizada en un número relativamente bajo de cuerpos lineales denominados **cromosomas** (cuerpos coloreados), así llamados debido a que se tiñen intensamente con ciertos colorantes vitales. En las células que no están en división, la cromatina está poco organizada y dispersa, de modo que mediante la microscopía óptica no pueden distinguirse cromosomas individualizados (véase Figura 3-24, interfase). Antes de la división la cromatina se condensa, los cromosomas resultan reconocibles y se pueden distinguir las características morfológicas de cada uno. Son muy variables en forma y longitud; algunos son curvos y otros rectos. Su número es constante para cada especie y todas las células del cuerpo (salvo las germinales) tienen el mismo número de cromosomas, sea cual sea su función. Por ejemplo, las personas tenemos 46 cromosomas en cada una de nuestras células somáticas.

Durante la mitosis (división del núcleo), los cromosomas se acortan, se condensan cada vez más y se van diferenciando unos de otros hasta que cada uno adquiere su forma propia, que se caracteriza en parte por la posición de una constricción, el **centrómero** (Figura 3-22). El centrómero se encuentra el **cinetocoro**, un disco de proteínas especiales a las que se adhieren los microtúbulos del huso que se forma durante la mitosis.

Cuando el material genético del DNA está empaquetado es inaccesible y no pueden producirse la transcripción ni la traducción (véase Capítulo 5, pp. 105 y 107), durante las cuales proporciona instrucciones genéticas a la célula. Sin embargo, el DNA empaquetado, hace posible que en el pequeño espacio nuclear de una célula quepan los largos filamentos de las moléculas de la DNA y también hace posible la separación del DNA durante la división de la célula.

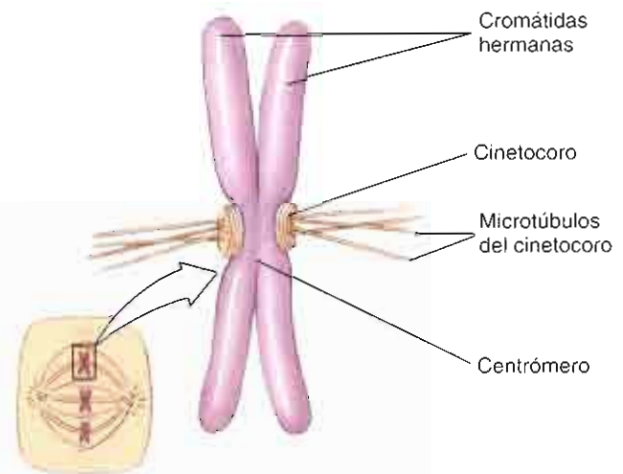


Figura 3-22

Estructura de un cromosoma durante la metafase. Las cromátidas hermanas aún permanecen unidas a nivel del centrómero. Cada cromátida posee un cinetocoro, al que están unidas las fibras del cinetocoro. Los microtúbulos del cinetocoro van desde cada cromátida hasta uno de los centrosomas, que están localizados en polos opuestos de la célula.

Fases de la mitosis

En la división celular hay dos etapas distintas: la división de los cromosomas del núcleo (**mitosis**) y la división del citoplasma (**citocinesis**). La mitosis o división del núcleo (es decir, la segregación cromosómica), es ciertamente la parte más llamativa y compleja de la división celular, y la de mayor interés para el citólogo. Generalmente, la citocinesis sigue de inmediato a la mitosis, aunque en ocasiones el núcleo puede dividirse cierto número de veces sin las correspondientes divisiones del citoplasma. En estos casos, la masa de protoplasma resultante contiene muchos núcleos y recibe la denominación de **célula plurinucleada**. Un ejemplo es el de las células óseas gigantes de reabsorción (osteoclastos) que pueden tener de 15 a 20 núcleos. A veces una masa plurinucleada, en lugar de por proliferación nuclear, se origina por la fusión de células; esto se conoce como **sincitio**. El músculo esquelético de los vertebrados, que está formado por fibras multinucleadas originadas a partir de células embrionarias que se fusionan, es un buen ejemplo.

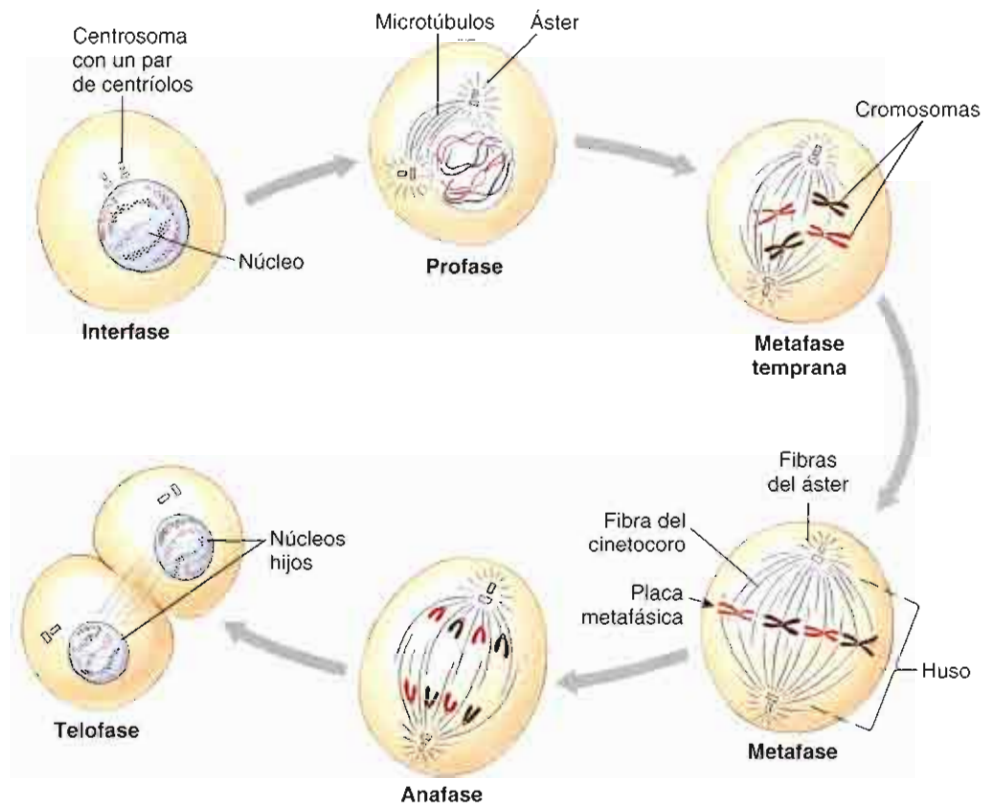
El proceso de la mitosis se divide en cuatro fases o etapas sucesivas, aunque cada fase pasa a la siguiente sin que exista una línea de transición definida. Las fases son: profase, metafase, anafase y telofase (Figuras 3-23 y 3-24). Cuando las células no se están dividiendo activamente, están en interfase, etapa en la que transcurre la mayor parte del ciclo celular y que se describe en detalle en la página 61.

Profase

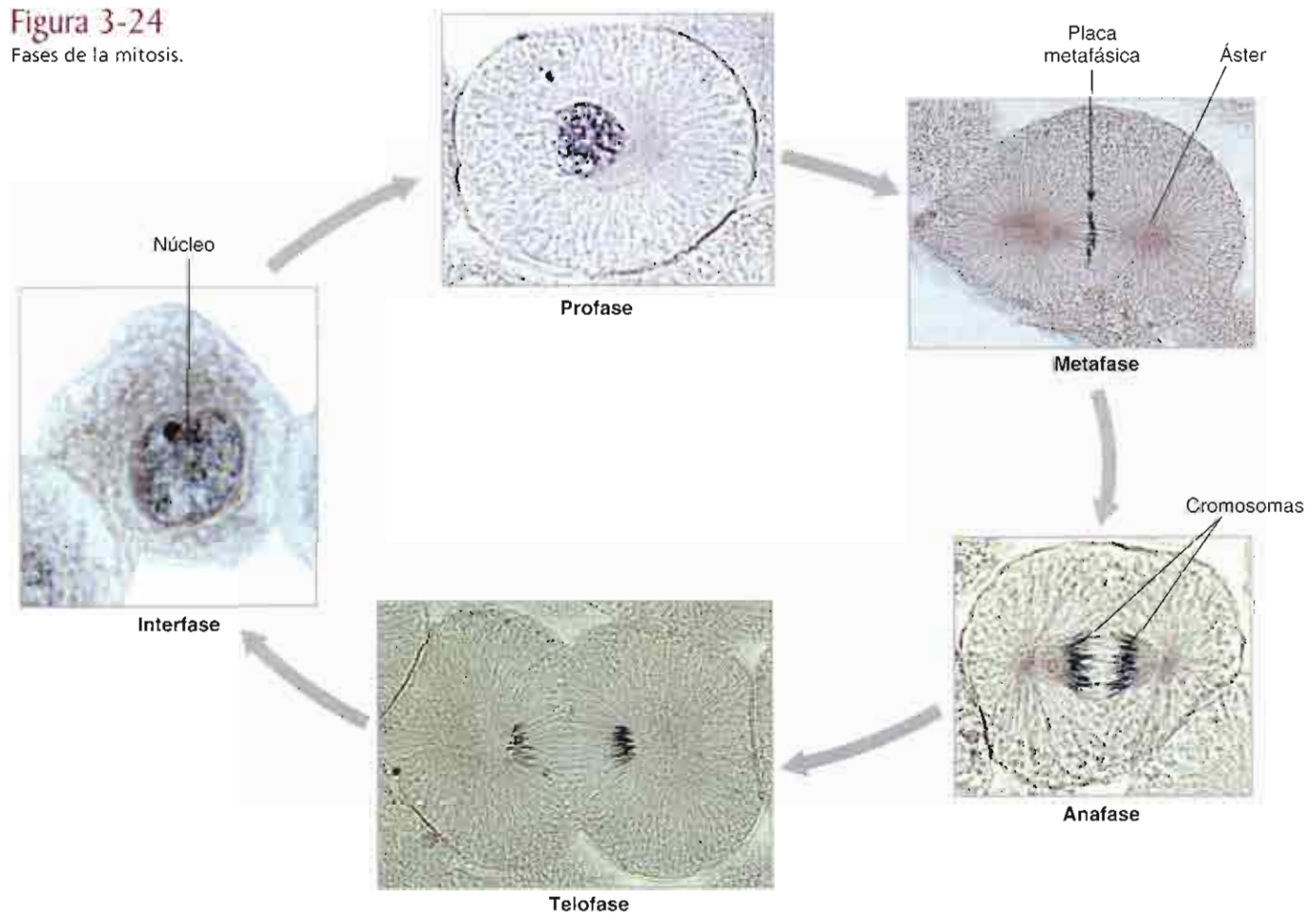
Al comienzo de la profase, los centrosomas (junto con sus centriolos) se duplican, la envuelta nuclear se desintegra,

Figura 3-23

Fases de la mitosis. Se representa la división de una célula con dos pares de cromosomas. Uno de los cromosomas de cada pareja se representa en rojo.

**Figura 3-24**

Fases de la mitosis.



y los dos centrosomas emigran hacia polos opuestos de la célula (Figura 3-23). Al mismo tiempo, entre los dos centrosomas aparecen unos microtúbulos que forman el **huso** (en forma de balón de rugby), llamado así porque se asemeja a los husos de madera del siglo XIX, que se utilizaban para retorcer y reunir hilos mediante giro. Otros microtúbulos salen radialmente desde cada centrosoma para formar los **ásteres**. A partir de los ásteres se desarrollarán los microtúbulos que formarán parte del citoesqueleto de cada una de las células hijas que se forman.

Al mismo tiempo, la cromatina difusa del núcleo se condensa para formar los cromosomas visibles. Éstos, en realidad, constan de dos **cromátidas** hermanas idénticas, formadas durante la interfase. Las cromátidas hermanas están unidas por sus centrómeros. Las fibras del huso, unidas a cada uno de los centrosomas, realizan movimientos dinámicos y repetidos de extensión y retracción. Cuando una de las fibras encuentra uno de los cinetocoros, se une a él, deja de extenderse y retraerse, y ahora pasa a denominarse **fibra del cinetocoro**. El proceso es como si los centrosomas enviasen «sondas» en busca de los cromosomas.

Metafase

Cada centrómero tiene dos cinetocoros, cada uno de los cuales está unido a uno de los centrosomas por medio de las fibras del cinetocoro. Durante la metafase, y mediante un mecanismo de «tira y afloja», las cromátidas hermanas ya condensadas emigran hacia el centro de la región nuclear para formar la **placa metafásica** (Figuras 3-23 y 3-24). Los centrómeros se colocan precisamente en esta región, con los brazos de las cromátidas extendidos al azar en distintas direcciones.

Anafase

El centrómero, que ha mantenido unidas a las dos cromátidas hermanas, ahora se va escindiendo hasta que se separan las dos cromátidas hermanas para formar dos cromosomas independientes, cada uno con su propio centrómero. Las fibras del cinetocoro tiran de los cromosomas hacia sus polos respectivos. Los brazos de cada cromosoma son arrastrados a medida que los microtúbulos se van acortando para llevar un juego completo de cromosomas hacia cada uno de los polos de la célula. Investigaciones recientes han puesto de manifiesto que la fuerza que mueve los cromosomas se debe al desensamblado de subunidades de tubulina en el extremo cinetocórico de los microtúbulos.

A medida que los cromosomas se van acercando a sus respectivos centrosomas, éstos se van alejando según los microtúbulos van desensamblándose gradualmente.

Telofase

Cuando los cromosomas hijos alcanzan sus polos respectivos, empieza la telofase. Los cromosomas hijos se agrupan y se tiñen intensamente con los colorantes histológi-

cos. Las fibras del huso desaparecen y los cromosomas pierden su identidad, volviendo a verse el entramado difuso de cromatina, característico del núcleo interfásico. Finalmente reaparece la membrana nuclear alrededor de cada uno de los núcleos hijos.

Citocinesis: división del citoplasma

Durante los estados finales de la división nuclear, en la superficie de la célula aparece un **surco de segmentación** que la circunda situado sobre el ecuador del huso (Figuras 3-23 y 3-24). Este surco se hace más profundo y oprime la membrana plasmática, como si un lazo invisible la apretase. Justo bajo la superficie del surco, aparecen unos microfilamentos de actina. Una interacción con la miosina y las proteínas ligadas a la actina, similar a la que tiene lugar cuando se contraen las células musculares (p. 738), tira del surco hacia el interior. Finalmente, los bordes plegados de la membrana plasmática se reúnen y fusionan, completando así la división celular. Como sucede con otros aspectos del citoesqueleto, como por ejemplo el huso, los centrosomas son los responsables de la localización y contracción de los microfilamentos, de que se mantengan equidistantes y de que se coloquen en ángulo recto con respecto al huso.

El ciclo celular

Los ciclos vitales son un atributo importante de la vida. La descendencia de una especie a lo largo del tiempo es, en un sentido muy real, una secuencia de ciclos vitales. De modo semejante, las células están sometidas a ciclos de crecimiento y replicación, en los que se dividen repetidamente. Un ciclo celular es el intervalo entre una división celular y la siguiente (Figura 3-25).

La división nuclear, es decir la mitosis, abarca aproximadamente del 5 al 10% del ciclo celular; el resto del tiempo se emplea en la **interfase**, el estado entre dos divisiones nucleares. Durante muchos años se creyó que la interfase era un período de descanso, porque el núcleo parecía inactivo cuando se observaba con el microscopio lumínico ordinario. A principios de la década de 1950 se introdujeron nuevas técnicas para poner de manifiesto la replicación de DNA en el núcleo, al mismo tiempo los biólogos alcanzaban a comprender el significado del DNA como material genético. Fue entonces cuando se descubrió que la replicación del DNA ocurría durante el estado de interfase. Estudios posteriores pusieron de manifiesto que muchos componentes de las proteínas y ácidos nucleicos, esenciales para el funcionamiento, el crecimiento y la división celular normales, eran sintetizados durante este período, aparentemente de reposo, de la interfase.

La replicación del DNA ocurre durante el período denominado fase S (fase de síntesis). En los cultivos de células de mamífero, la fase S dura aproximadamente 6 de

desarrollo fetal, y generalmente ya no vuelven a dividirse posteriormente durante la vida del individuo. Las células musculares también dejan de dividirse al tercer mes del desarrollo fetal y su crecimiento posterior depende del aumento de tamaño de las fibras musculares ya existentes.

En otros tejidos, que están sometidos a roces y desgastes, las células perdidas tienen que ser sustituidas constantemente. Se ha calculado que cada día se reponen en una persona entre el 1 y 2% de todas sus células corporales (un total de 100 000 millones). El roce mecánico arranca las células externas de la piel, y los alimentos, en su paso por el tubo digestivo, arrancan células epiteliales de revestimiento. El corto ciclo celular de las células sanguíneas también supone un número enorme de sustituciones. Todas estas pérdidas celulares tienen que reponerse por mitosis.

No obstante, el desarrollo normal también lleva consigo la muerte celular sin que se produzca su sustitución. A medida que envejecen, las células van sufriendo daños como consecuencia de la acumulación de diferentes agentes oxidantes y finalmente terminan muriendo. Otras células sufren una muerte programada, o **apoptosis** (G. *apo-*, desde lejos; + *ptosis*, caída), que en muchos

casos es necesaria para que se mantenga la salud y el desarrollo normal del organismo. Por ejemplo, durante el desarrollo embrionario de los vertebrados los dedos de las manos y los pies se desarrollan a medida que los tejidos que hay entre ellos van muriendo, el exceso de células inmunitarias que podrían llegar a causar un ataque contra los propios tejidos, llega a «suicidarse» y las células nerviosas mueren para crear las circunvoluciones cerebrales. La apoptosis consiste en una serie de sucesos bien coordinados y predecibles: las células se encogen, se fragmentan y sus restos son eliminados por las células circundantes.

La apoptosis está recibiendo una gran atención por parte de los investigadores. Uno de los más valiosos modelos que se emplean en los laboratorios es un pequeño nematodo de vida libre, *Caenorhabditis elegans* (p. 352). El efecto de la apoptosis no siempre es beneficioso para el organismo. Por ejemplo, un importante mecanismo del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) parece relacionado con un desencadenamiento inapropiado de la muerte programada de importantes células del sistema inmunitario.

RESUMEN

Las células son las unidades básicas de todos los seres vivos, tanto estructural como funcionalmente. Las células eucariontes se diferencian de las células procariontes de las bacterias y arqueobacterias por varios aspectos, de los cuales, el más llamativo, es la presencia de un núcleo, rodeado de membrana, en cuyo interior se encuentra el material hereditario, que está formado por DNA, en forma de cromosomas complejos.

Las células están rodeadas por una membrana plasmática que regula el flujo de tráfico molecular entre la célula y su entorno. El núcleo, encerrado por una doble membrana, contiene cromatina, asociada a proteínas, y uno o más nucléolos. Por fuera de la envuelta nuclear está el citoplasma, subdividido por una red membranosa, el retículo endoplásmico. Entre los orgánulos intracelulares se encuentran el aparato de Golgi, mitocondrias, lisosomas y otras vesículas rodeadas de membrana. El citoesqueleto está formado por microfilamentos (actina), microtúbulos (tubulina) y filamentos intermedios (de varios tipos). Los cilios y flagelos son apéndices móviles filiformes, que contienen microtúbulos. El movimiento ameboide por pseudópodos, actúa por medio de microfilamentos de actina. Las uniones estrechas, uniones AJ, desmosomas y uniones en hendidura (gap), son comunicaciones, estructural y funcionalmente diferentes, entre células.

Las membranas de la célula están compuestas por una doble capa de fosfolípidos y otros materiales, como el colesterol y las proteínas transmembrana. Los extremos hidrófilos de las moléculas fosfolipídicas están en las superficies externa e interna de las membranas, y las partes correspondientes a los ácidos grasos están dirigidas hacia dentro, unas frente a otras, para formar un núcleo hidrófobo.

Las sustancias pueden entrar en las células por difusión, por transporte facilitado o por endocitosis. La ósmosis es la difusión de agua a través de canales en una membrana semipermeable, como resultado de la presión osmótica. Los solutos, para los cuales la membrana es impermeable, necesitan canales o una molécula transportadora para poder atravesarla. El agua y los iones se mueven por difusión a través de los canales abiertos (en la dirección del gradiente de concentraciones). Los sistemas de transporte mediante moléculas transportadoras son la difusión facilitada y el transporte activo (en contra del gradiente de concentraciones, por lo que necesita un aporte energético). La endocitosis incluye la entrada en la célula de líquidos (pinocitosis) o de partículas (fagocitosis). En la exocitosis se invierte el proceso de la endocitosis.

El ciclo celular en los eucariontes incluye la mitosis, o división de los cromosomas del núcleo, y la citocinesis, o división del citoplasma, y la interfase. En la interfase se han reconocido las fases G₁, S y G₂; la fase S es el tiempo durante el cual se sintetiza el DNA (se replican los cromosomas).

La división celular es necesaria para la producción de células nuevas a partir de células preexistentes y es la base del crecimiento de los organismos pluricelulares. Durante este proceso, los cromosomas replicados del núcleo se dividen por mitosis y a continuación se produce la división del citoplasma o citocinesis.

Las cuatro fases de la mitosis son: profase, metafase, anafase y telofase. En la profase, los cromosomas replicados, formados por cromátidas hermanas, se condensan y se presentan como cuerpos bien reconocibles. Entre los centrosomas se forma

un huso a medida que se van separando hacia polos opuestos de la célula. Al final de la profase, la envuelta nuclear se desintegra y los cinetocoros de cada cromosoma aparecen unidos a los centrosomas por medio de unos microtúbulos (fibras del cinetocoro). En la metafase, las cromátidas hermanas emigran hacia el centro de la célula, hacia donde son llevadas por las fibras del cinetocoro. En la anafase, el centrómero se divide y las cromátidas hermanas son separadas por las fibras del cinetocoro del huso mitótico, que están unidas a ellas. En la telofase, las cromátidas hermanas, ahora llamadas cromosomas, quedan en la posición del núcleo de cada célula hija y la cromatina vuelve a formar un entramado difuso. Reaparece la membrana nuclear

y se produce la citocinesis. Al final de la mitosis y la citocinesis, se han producido dos células que son genéticamente idénticas a la célula de procedencia.

Las células se dividen rápidamente durante el desarrollo embrionario, y después lo hacen más lentamente, según aumenta la edad. Algunas células continúan dividiéndose a lo largo de toda la vida del animal, para reponer células perdidas por desgaste y por desprendimiento, mientras que otras, como las células nerviosas o las musculares, completan sus divisiones durante el período del desarrollo y luego es raro que se vuelvan a dividir. Algunas células sufren una muerte celular programada, o apoptosis.

CUESTIONARIO

1. Explique las diferencias (fundamentales) entre un microscopio lumínico y un microscopio electrónico de transmisión.
2. Describa brevemente la estructura y la función de cada una de las siguientes cosas: membrana plasmática, cromatina, núcleo, nucléolo, retículo endoplásmico rugoso, aparato de Golgi, lisosomas, mitocondrias, microfilamentos, microtúbulos, filamentos intermedios, centríolos, cuerpo basal (cintosa), unión estrecha, unión en hendidura (gap), desmosoma, glicoproteína, microvellosidades.
3. Nombre dos funciones de la actina y dos de la tubulina.
4. Diferencie entre cilios, flagelos y pseudópodos.
5. ¿Qué funciones tienen cada uno de los componentes principales de la membrana plasmática?
6. Nuestro concepto actual de membrana plasmática se conoce como modelo del mosaico fluido ¿por qué?
7. Se colocan glóbulos rojos en una disolución y se observa que se hinchan y estallan. Otros se colocan en una disolución diferente y se ve que se arrugan. Explique lo que sucede en cada caso.
8. Explique los motivos por los que un vaso que contenga una solución salina, colocado en la mesa del laboratorio, puede tener una elevada presión osmótica, cuando está sujeto a una presión hidrostática de sólo una atmósfera.
9. La membrana celular es una eficaz barrera frente al movimiento de moléculas a través de ella, pero muchas sustancias pueden atravesarla y entrar en la célula. Explique los mecanismos mediante los cuales lo hacen y comente las fuentes de energía necesarias para cada uno de dichos mecanismos.
10. Diferencie entre fagocitosis, pinocitosis, endocitosis por medio de receptores y exocitosis.
11. Defina los siguientes términos: cromosoma, centrómero, centrosoma, cinetocoro, mitosis, citocinesis y sincitio.
12. Explique las fases del ciclo celular y comente los procesos más importantes que se producen en cada una de ellas. ¿Qué es la fase G₀?
13. Nombre en orden las fases de la mitosis, y describa el comportamiento de los cromosomas en cada una de ellas.
14. Describa brevemente las formas de muerte celular durante la vida normal de un organismo pluricelular.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, R. G. W., B. A. Kamen, K. G. Rothberg, and S. W. Lacey. 1992. Protocytosis: sequestration and transport of small molecules by caveolae. *Science* **255**:410-413. *Describe el mecanismo de entrada en la célula de moléculas pequeñas.*
- Barinaga, M. 1996. Forging a path to cell death. *Science* **273**:735-737. *Se describen los mecanismos que regulan la apoptosis.*
- Bayley, H. 1997. Building doors into cells. *Sci. Am.* **277**:62-67 (Sept.). *Artificialmente se pueden crear poros en la membrana de las células; estos poros pueden utilizarse como vía para hacer entrar en la célula de algunos compuestos químicos o como vías para detectar la presencia de compuestos tóxicos en el interior de las mismas.*
- Bretscher, M. S. 1985. The molecules of the cell membrane. *Sci. Am.* **253**:100-108 (Oct.). *Una buena exposición de la estructura molecular de las membranas celulares, las uniones intercelulares y del mecanismo de la endocitosis por medio de receptores.*
- Bretscher, M. S., and S. Munro. 1993. Cholesterol and the Golgi apparatus. *Science* **261**:1280-1281. *Una buena descripción del comportamiento del colesterol en la célula y cómo el aparato de Golgi lo concentra en la membrana plasmática.*
- Dautry-Varsat, A., and H. F. Lodish. 1984. How receptors bring proteins and particles into cells. *Sci. Am.* **250**:52-58 (May). *Una exposición muy completa de la endocitosis por medio de receptores.*
- Glover, D. M., C. Gonzalez, and J. W. Raff. 1993. The centrosome. *Sci. Am.* **268**:62-68 (June). *El centrosoma de las células animales sirve como centro organizador del citoesqueleto.*
- Hartwell, L. H., and M. B. Kastan. 1994. Cell cycle control and cancer. *Science* **266**:1821-1828. *Algunos cambios genéticos en la coordinación de las quinasas dependientes de la ciclina, su control o en sus mecanismos de actuación, pueden llevar a una división celular descontrolada.*
- Lodish, H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, and J. Darnell. 1995. *Molecular biology*, ed. 2 New York, Scientific American Books, W. H. Freeman & Company. *Muy actualizado, completo y agradable de leer. Incluye tanto la biología celular, como molecular. Avanzado, pero muy recomendable.*

McIntosh, J. R., and K. L. McDonald. 1989. The mitotic spindle. *Sci. Am.* **261**:48–56 (Oct.). *Sobre los conocimientos actuales y las hipótesis acerca de la función de los microtúbulos durante la mitosis.*

Miller, L. J., J. Marx. 1998. Apoptosis. *Science*. **281**:1301. *Introducción de una serie de artículos sobre la apoptosis.*

Murray, A., and T. Hunt. 1993. The cell cycle. An introduction. New York, Oxford University Press. *Una buena revisión de los conocimientos actuales sobre el ciclo celular.*

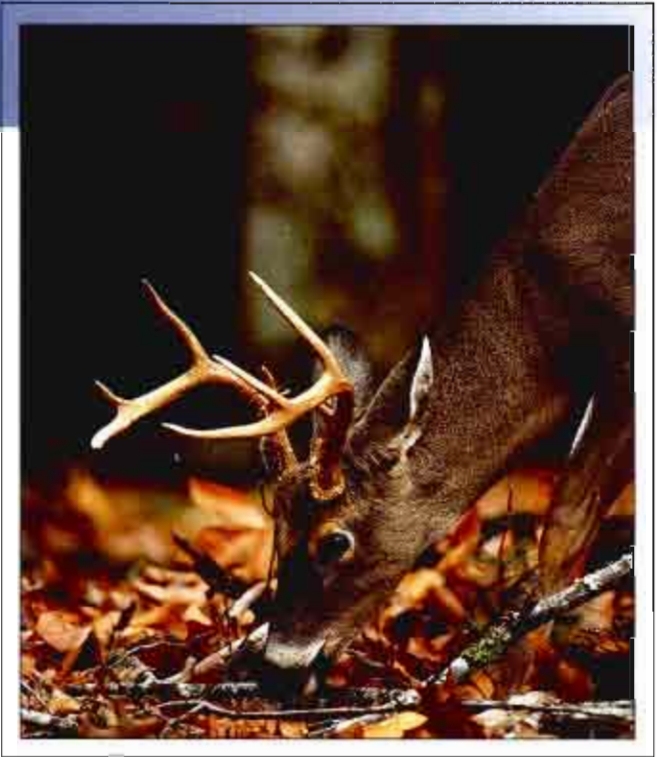
Murray, A. W., and M. W. Kirschner. 1991. What controls the cell cycle. *Sci. Am.* **264**:56–63 (Mar.). *Presenta las evidencias disponibles sobre el papel de la quinasa cdc2 y la ciclina en el ciclo celular.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Cell Structure and Function
DNA Structure and Function
Mitochondria
Cilia, Flagella, and Microvilli
Mitosis in Animal Cells
Chromosomes and their Structure
The Cell Cycle

Metabolismo celular



Un ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) comiendo bellotas.

Un desafío a la segunda ley

Los seres vivos parecen contradecir la segunda ley de la termodinámica, que establece que la energía de todo el universo está dirigida en un sentido concreto, y éste ha sido, y siempre será, el desorden. Inevitablemente, todas las formas de energía se degradan hasta producir calor. Este incremento del desorden, o aleatoriedad en un sistema cerrado, se denomina entropía. No obstante, los seres vivos *disminuyen* su entropía mediante el *aumento* del orden molecular de todas sus estructuras. Ciertamente, un organismo aumenta enormemente su complejidad durante su desarrollo, desde el estado de huevo fecundado hasta el adulto. Sin embargo, la segunda ley de la termodinámica se puede aplicar a los sistemas cerrados, y los seres vivos no lo son. Los animales crecen y se mantienen tomando energía libre del ambiente. Cuando un ciervo se alimenta de bellotas y hayucos durante el verano, transfiere la energía potencial almacenada en los enlaces químicos de alta energía de los tejidos de estos productos vegetales, a su propio cuerpo. Entonces, siguiendo procesos «paso a paso», llama-

dos rutas bioquímicas, esta energía se va liberando gradualmente en forma de combustible para que el ciervo pueda realizar sus actividades. Así, este animal disminuye su propia entropía, aumentando la entropía de sus alimentos. No obstante, la estructura organizada del ciervo no es permanente, ya que desaparecerá cuando el animal muera.

La fuente última de energía para el ciervo, y para casi todos los seres vivos de la Tierra, es el Sol (Figura 4-1). La luz solar es captada por las plantas verdes que, afortunadamente para todos, la almacenan como energía química de enlace, lo que permite la subsistencia tanto de las propias plantas, como la de los animales que se alimentan de ellas. Así, la segunda ley de la termodinámica no es que no se cumpla, sino que simplemente se mantiene en suspenso por los seres vivos de la Tierra, que aprovechan el suministro de energía continuo por parte del Sol para mantener una biosfera con un alto orden interno, al menos durante el tiempo en que la vida exista sobre la Tierra.

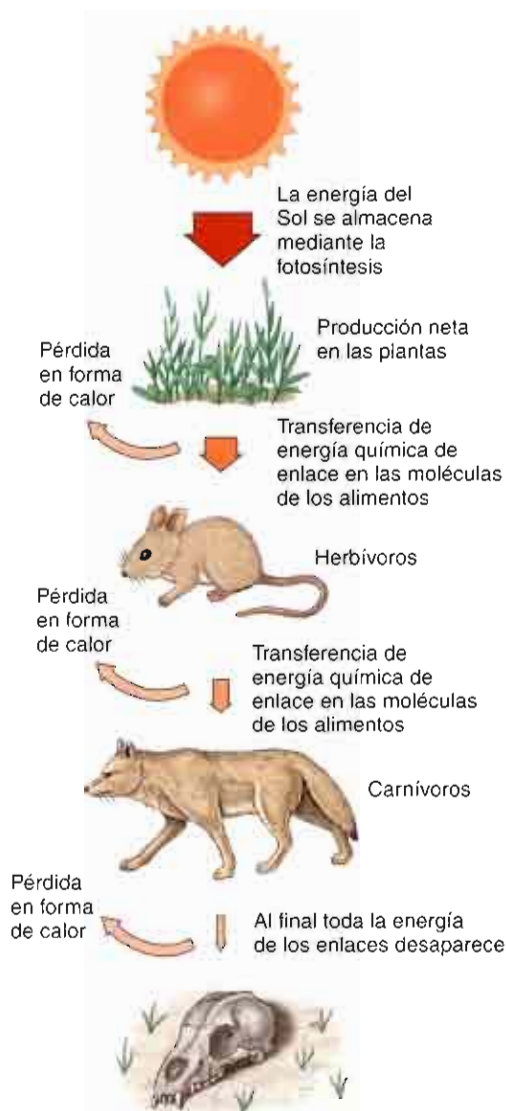


Figura 4-1

La energía solar sostiene casi toda la vida sobre la Tierra. No obstante, en cada transferencia de energía, se pierde aproximadamente un 90% de ésta en forma de calor.

Todas las células deben obtener energía, sintetizar sus propios componentes internos, controlar la mayor parte de su propia actividad y proteger su entorno. El **metabolismo celular** es el conjunto de reacciones químicas que se producen en el interior de las células para que éstas puedan realizar sus actividades. Aunque en conjunto el número de reacciones y su complejidad pueden ser enormes, el grupo principal de reacciones metabólicas mediante las cuales la materia y la energía se van transformando no son difíciles de comprender.

LA ENERGÍA Y LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

El concepto de energía es fundamental en todos los procesos vitales. Generalmente entendemos por energía la

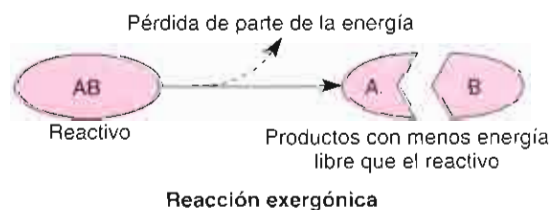
capacidad para realizar un trabajo, es decir, para producir algún cambio. Pero la energía **es un ente abstracto**, difícil de definir y de medir. La energía no puede verse, pero puede definirse y describirse en función de los efectos que produce sobre la materia.

La energía puede existir en dos estados, cinética y potencial. La **energía cinética** es la energía del movimiento. La **energía potencial** es la energía almacenada, es decir, la que en ese momento no está realizando un trabajo, pero puede realizarlo. La energía puede pasar de un tipo a otro. Para los seres vivos es especialmente importante la energía química, una forma de energía potencial almacenada en los enlaces químicos de las moléculas. La energía química puede utilizarse cuando se reorganizan los enlaces químicos, liberándose energía cinética. La mayoría de los procesos que se dan en los seres vivos implican la transformación de energía potencial en energía cinética.

La transformación de una forma de energía en otra está controlada por las dos leyes de la termodinámica. La **primera ley de la termodinámica** establece que la energía ni se crea ni se destruye. Puede pasar de una forma a otra, pero la cantidad total de energía de un sistema permanece estable. En resumen, la energía se conserva. Así, si ponemos gasolina en un motor, no creamos energía nueva, sino que simplemente convertimos la energía química de la gasolina en otra forma de energía, en este caso energía mecánica y calor. La **segunda ley de la termodinámica**, tratada en el prólogo de este capítulo, está relacionada con la transformación de la energía. Esta ley fundamental establece que la energía de un sistema cerrado tiende a alcanzar el máximo nivel de desorden, o entropía, conforme la energía sale del sistema (Figura 4-2). No obstante, los seres vivos son sistemas abiertos que no sólo mantienen su nivel de organización, sino que tienden a aumentarlo durante todo el desarrollo del animal, desde el huevo al adulto.

Energía libre

Para describir las transformaciones energéticas que se producen en las reacciones químicas, los bioquímicos utilizan el concepto de **energía libre**. La energía libre es simplemente la energía disponible en un sistema para realizar un trabajo. En una molécula, la energía libre equivale a la energía presente en los enlaces químicos, menos la energía que no puede utilizarse. En la mayor parte de las reacciones que tienen lugar en las células se desprende energía libre, y se dice que son **exergónicas** (G. ex, fuera, + *ergon*, trabajo). Tales reacciones son espontáneas y siempre se producen «cuesta abajo», ya que se pierde energía libre desde el sistema. Así:



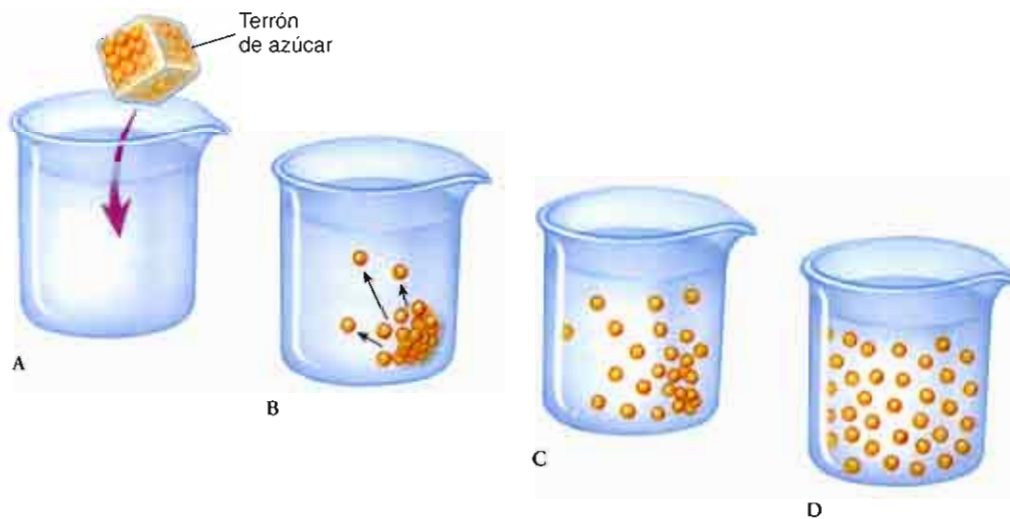
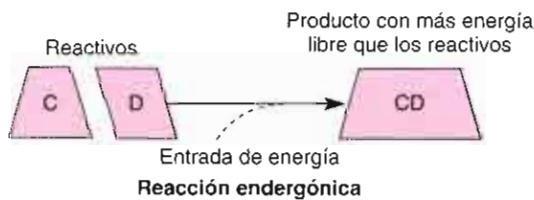


Figura 4-2

Difusión de un soluto en una disolución, un ejemplo de entropía. Cuando el soluto (molécula de azúcar) se introduce en la disolución, el sistema está ordenado y estable (B). Sin una energía que mantenga dicho orden, las partículas del soluto empiezan a distribuirse por la solución hasta alcanzar un estado de desorden (equilibrio) (D). La entropía ha aumentado en la figura de izquierda a derecha.

Sin embargo, muchas reacciones importantes en las células requieren la adición de energía libre, y se dice que son **endergónicas** (Gr. *endon*, dentro, + *ergon*, trabajo). Tales reacciones tienen que ser «empujadas cuesta arriba», ya que finalizan con más energía de la que empezaron:



Como se verá en la página 71, el ATP es el intermediario más universal y rico en energía que utilizan los seres vivos para «empujar cuesta arriba» reacciones importantes, como las necesarias para el transporte activo de moléculas a través de las membranas (Capítulo 3, p. 55) y para la síntesis celular.

EL PAPEL DE LAS ENZIMAS

Las enzimas y la energía de activación

Para que se produzca una reacción cualquiera, incluso en el caso de las exergónicas, que tienden a producirse de manera espontánea, primero deben desestabilizarse los enlaces químicos. Antes de que el enlace se estire lo suficiente como para que se rompa debe suministrarse una cierta energía, llamada **energía de activación**. Sólo entonces habrá una pérdida completa de energía libre y se dará la formación de los productos de reacción. Este requerimiento puede compararse con la energía necesaria para empujar una bola hasta la cima de una colina, antes de que ruede hacia abajo por la otra ladera, liberando energía potencial a medida que desciende.

Una forma de activar los reactivos químicos es elevar su temperatura. Al aumentar la tasa de colisiones moleculares y separar los enlaces químicos, el calor puede proporcionar la energía de activación necesaria para que se produzca una reacción. Ahora bien, las reacciones metabólicas deben ocurrir a temperaturas biológicamente tolerables, temperaturas que generalmente son demasiado bajas como para que se produzcan incrementos perceptibles en las reacciones. En vez de eso, los sistemas vivos han desarrollado una estrategia diferente: emplean **catalizadores**.

Los catalizadores son sustancias químicas que aceleran los ritmos de reacción sin afectar a los productos, y que no se alteran ni se destruyen en el curso de dicha reacción. Un catalizador no puede hacer que se produzca una reacción energéticamente imposible; simplemente acelera una reacción que de otra forma se produciría a una velocidad mucho más lenta.

Las **enzimas** son los catalizadores del mundo viviente. El especial valor como catalizador de una enzima es su poder para reducir la cantidad de energía de activación necesaria para que se produzca una reacción. En efecto, una enzima dirige la reacción hacia uno o más pasos intermedios, cada uno de los cuales requiere mucha menos energía de activación que la necesaria para una reacción en un único paso (Figura 4-3). Hay que hacer notar que las enzimas no proporcionan la energía de activación, sino que disminuyen el umbral de la misma, haciendo que la reacción se produzca más fácilmente. Las enzimas sólo afectan a la velocidad de reacción; en modo alguno alteran el cambio de energía libre de dicha reacción, ni cambian las proporciones de reactivos y productos de la misma.

Naturaleza de las enzimas

Las enzimas son moléculas complejas, que varían en tamaño desde pequeñas proteínas con un peso molecular de 10 000, hasta moléculas sumamente complicadas con

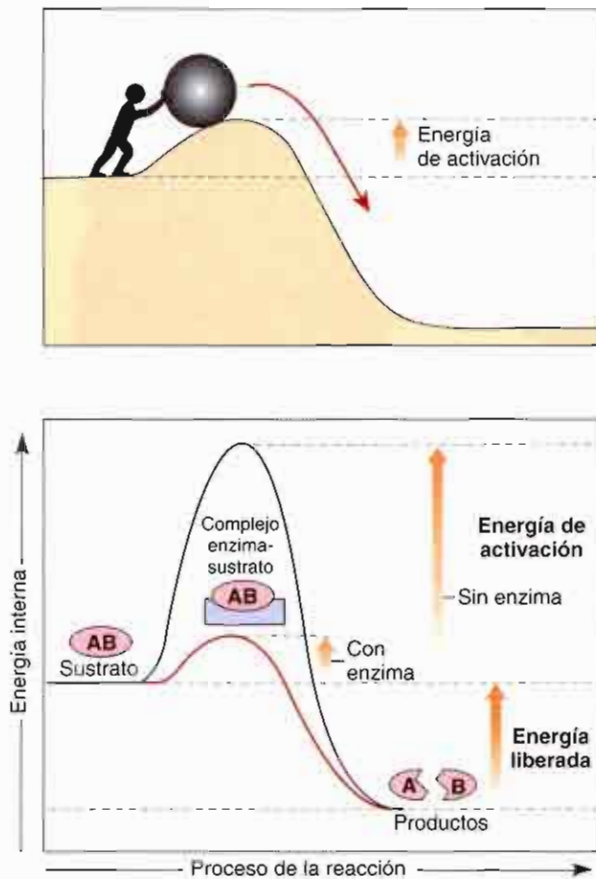


Figura 4-3

Cambios energéticos durante la catálisis enzimática de un sustrato. La reacción completa se produce con liberación de energía (reacción exérgica). En ausencia de enzima, el sustrato es estable debido a la gran cantidad de energía de activación necesaria para romper enlaces químicos fuertes. La enzima reduce el umbral energético, mediante la formación de un intermediario químico con un estado de energía interna mucho menor.

pesos moleculares de más de 10^6 . Muchas enzimas son proteínas puras, es decir, cadenas de aminoácidos, muy plegadas y con puentes de interconexión. Otras enzimas, para poder desempeñar su papel catalítico, necesitan de la participación de pequeños grupos no proteicos, llamados **cofactores**. En algunos casos, estos cofactores son iones metálicos (por ejemplo, iones de hierro, cobre, zinc, magnesio, potasio o calcio) que forman una parte funcional de la enzima. Algunos ejemplos son la anhidrasa carbónica (Capítulo 31, p. 793), que contiene zinc; los citocromos (enzimas de la cadena de transporte de electrones, p. 75), que contienen hierro; y la troponina (una enzima que actúa en la contracción muscular; Capítulo 29, p. 738), que contiene calcio. Otro tipo de cofactores, llamados **coenzimas**, son orgánicos. Todas las coenzimas contienen grupos derivados de las vitaminas, la mayoría de las cuales deben obtenerse a partir de la dieta. Todas las vitaminas del complejo B actúan como coenzimas. Ya que los animales han perdido la capacidad de sintetizar tales vitaminas que actúan como coenzimas, es obvio

que un déficit de vitaminas puede producir una enfermedad grave. Sin embargo, a diferencia de los combustibles y nutrientes de la dieta, que han de ser repuestos después de ser consumidos o utilizados como materiales estructurales, las vitaminas se recuperan en su forma original y pueden usarse en repetidas ocasiones. Algunos ejemplos de las coenzimas que llevan vitaminas son el nicotín adenín dinucleótido (NAD), que contiene ácido nicotínico (niacina); la coenzima A, que contiene ácido pantoténico; y el flavín adenín dinucleótido (FAD), que contiene riboflavina (vitamina B_2).

Acción de las enzimas

Una enzima funciona combinándose, de forma sumamente específica, con un **sustrato**, la molécula cuya reacción cataliza. Las enzimas poseen un sitio activo, localizado dentro de una hendidura o hueco que presenta una configuración molecular única. El sitio activo tiene una superficie flexible, que envuelve y se adapta al sustrato (Figura 4-1). La unión de la enzima con el sustrato forma un **complejo enzima-sustrato (complejo ES)**, en el que el sustrato está sujeto mediante enlaces covalentes a uno o más puntos del lugar activo de la enzima. El complejo ES no es fuerte y se disociará rápidamente, pero durante ese momento fugaz la enzima proporciona un entorno químico único, que actúa sobre ciertos enlaces químicos del sustrato de manera que se necesita mucha menos energía para completar la reacción.

Ya que, tras formarse un complejo enzima-sustrato, rápidamente se produce su disociación, ¿cómo pueden estar los bioquímicos seguros de la existencia de un complejo ES? La prueba original, puesta de manifiesto por Leonor Michaelis en 1913 es que, cuando la concentración del sustrato aumenta y la de enzima permanece constante, la tasa de reacción alcanzará un máximo de velocidad. Este **efecto de saturación** se interpreta en el sentido de que todos los lugares catalíticos se llenan a altas concentraciones de sustrato. Este efecto de saturación no se observa en las reacciones no catalizadas. Otra prueba se basa en la observación de que el complejo ES presenta características espectroscópicas únicas, que ni la enzima ni el sustrato poseen por separado. Además, algunos complejos ES pueden aislarse en estado puro, y al menos un tipo (los ácidos nucleicos y sus enzimas polimerasas) han sido vistos directamente con el microscopio electrónico.

Las enzimas que intervienen en algunos procesos importantes, como por ejemplo en las reacciones que se están produciendo constantemente y que están encaminadas a suministrar la energía para la célula, parecen operar como conjuntos enzimáticos, y no como enzimas aisladas. Por ejemplo, la conversión de la glucosa a dióxido de carbono y agua se realiza a través de 19 reacciones

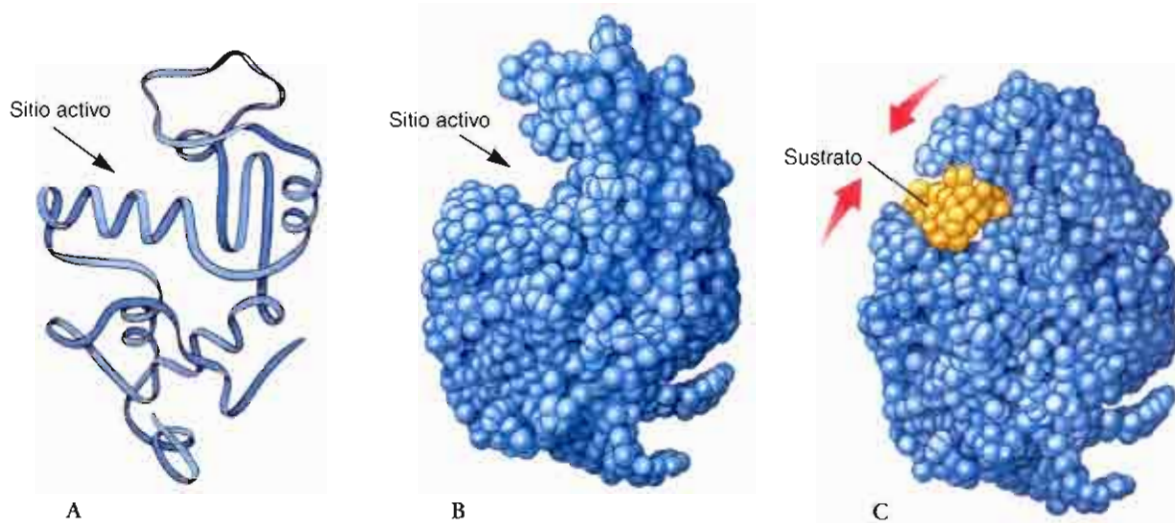


Figura 4-4

Forma de actuar de una enzima. El modelo en cinta (A) y el modelo tridimensional (B) muestran que la enzima lisozima posee un hueco en el que se encuentra su sitio activo. Cuando una cadena de azúcar (sustrato) entra en el hueco (C), la proteína que constituye la enzima cambia ligeramente de forma, de manera que la molécula de sustrato queda englobada y el hueco se adapta a la forma del sustrato. En esta configuración se pone en funcionamiento el sitio activo de la enzima (un aminoácido de la proteína), situado junto a uno de los enlaces entre moléculas de azúcar adyacentes, produciéndose la ruptura de la cadena del azúcar.

consecutivas, cada una de las cuales requiere de una enzima específica. En la célula, las enzimas fundamentales se encuentran en concentraciones relativamente altas, y pueden formar parte de secuencias enzimáticas bastante complejas y muy integradas. Una enzima lleva a cabo un primer paso y cede el producto a otra enzima que cataliza el paso siguiente, y así sucesivamente, hasta que se completa la ruta enzimática. Se podría decir que las reacciones están acopladas. Tales reacciones acopladas se estudiarán más adelante cuando se trate de la energía aportada por el ATP (p. 71).

Especificidad de las enzimas

Una de las características más importantes de las enzimas es su elevada especificidad. Ésta es una consecuencia del exacto ajuste molecular necesario entre enzima y sustrato. Además, una enzima cataliza sólo una reacción. A diferencia de lo que sucede en las reacciones que se realizan en los laboratorios de química orgánica, no se producen reacciones colaterales ni se obtienen subproductos. Obviamente, la especificidad, tanto del sustrato como de la reacción, es esencial para impedir que la célula se llene con subproductos inútiles.

Sin embargo, existe alguna variación en el grado de especificidad. Algunas enzimas catalizan la oxidación (deshidrogenación) de un único sustrato; por ejemplo, la succinil deshidrogenasa solamente cataliza la oxidación del ácido succínico (véase ciclo de Krebs, p. 75). Otras, como es el caso de las proteasas (por ejemplo, la pepsina o la tripsina que se liberan en el tubo digestivo durante la digestión), pueden actuar sobre casi todas las proteínas, pero cada proteasa tiene su punto particular de ata-

que en la proteína (Figura 4-5). Normalmente una enzima acepta una molécula de sustrato cada vez, cataliza su cambio químico, libera el producto, y vuelve a repetir el proceso con otra molécula de sustrato. La enzima puede repetir este proceso miles de millones de veces, hasta que finalmente queda inservible (tras unas pocas horas o después de varios años) y es destruida, dentro de la célula, por otras enzimas eliminadoras de residuos. Algunas enzimas experimentan sucesivos ciclos catalíticos a velocidades vertiginosas de más de un millón de ciclos por minuto, pero la mayoría actúan a ritmos mucho más lentos. Muchas enzimas se activan y se desactivan repetitivamente. También se conocen diversos mecanismos de regulación activa de las enzimas (p. 82).

Reacciones catalizadas por enzimas

Las reacciones catalizadas por enzimas son reversibles. Esto se representa mediante una doble flecha entre el sustrato y los productos. Por ejemplo:

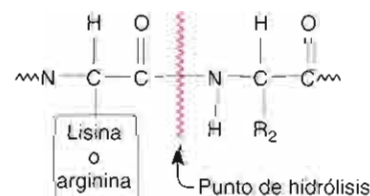
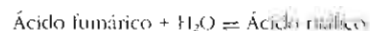


Figura 4-5

La elevada especificidad de la tripsina. Sólo rompe los enlaces peptídicos adyacentes a unidades de lisina o arginina.

Sin embargo, por diferentes razones, las reacciones catalizadas por la mayoría de las enzimas tienden a ocurrir en una sola dirección. Por ejemplo, la enzima proteolítica pepsina puede degradar una proteína a aminoácidos (una reacción **catabólica**), pero no puede acelerar la reagrupación de aminoácidos para que se forme una cantidad significativa de una proteína (una reacción **anabólica**). Lo mismo ocurre con la mayoría de las enzimas que catalizan la hidrólisis de moléculas grandes como los ácidos nucleicos, los polisacáridos, los lípidos y las proteínas. Normalmente existe un conjunto de reacciones y enzimas que rompen estas sustancias (catabolismo; Gr. *kata*, abajo, + *bole*, empujar), pero para que sean resintetizadas son necesarios conjuntos de reacciones diferentes, que han de ser catalizadas por otras enzimas distintas (anabolismo; G. *ana*, arriba, + *bole*, empujar).

La **dirección** de cualquier reacción química depende del contenido energético relativo de las sustancias involucradas. Si hay un cambio pequeño entre la energía de los enlaces del sustrato y la de los productos, la reacción es más fácilmente reversible. Sin embargo, si se desprenden grandes cantidades de energía mientras la reacción ocurre en una dirección determinada, es necesario suministrar de alguna manera una mayor cantidad de energía para que la reacción se produzca en dirección contraria. Por este motivo, muchas de las reacciones catalizadas por enzimas, si no la mayoría, en la práctica son irreversibles, a menos que la reacción esté acoplada a otra que aporte la energía necesaria. En las células, tanto las reacciones reversibles, como las irreversibles, están combinadas de manera compleja, para hacer posible tanto la síntesis como la degradación.

Hidrólisis literalmente significa «romper con agua». En las reacciones de hidrólisis, se rompe una molécula al añadirle agua. Un hidrógeno se une a una subunidad y un grupo hidroxilo (—OH) a la otra subunidad. Esto hace que se rompa el enlace covalente entre ambas subunidades. Las reacciones de hidrólisis son contrarias a las de condensación (deshidratación; pérdida de agua), en las que las subunidades se unen entre sí, cuando se pierde agua. Las macromoléculas se forman por reacciones de condensación.

APORTE DE ENERGÍA QUÍMICA POR PARTE DEL ATP

Hemos visto que las reacciones endergónicas son aquellas que no suceden espontáneamente porque los productos necesitan un aporte de energía libre. Sin embargo, las reacciones endergónicas pueden producirse, cuando se acoplan una reacción que necesita de energía y otra productora de la misma. El ATP es el intermediario más común en las **reacciones acopladas**, y ya que puede

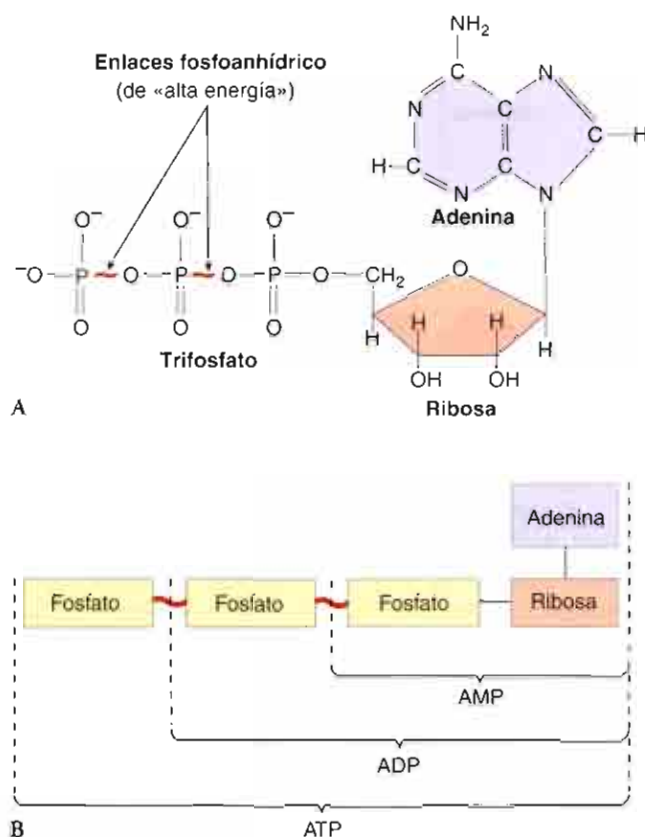
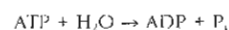


Figura 4-6

A, Estructura del ATP. **B**, Formación del ATP a partir del ADP y del AMP. ATP: adenosina trifosfato; ADP: adenosina difosfato; AMP: adenosina fosfato.

conducir tales reacciones energéticamente desfavorables, es de enorme importancia en los procesos metabólicos.

La molécula de ATP (adenosina trifosfato) está formada por adenosina (adenina, una base púrica, y ribosa, un azúcar con cinco átomos de carbono) y un grupo trifosfato (Figuras 4-6 y 4-7). La mayor parte de la energía libre del ATP se encuentra almacenada en el grupo trifosfato, en especial en los dos **enlaces fosfoanhídrido** que hay entre los tres grupos fosfato. Estos dos enlaces se conocen como **enlaces de alta energía**. Generalmente sólo se hidroliza el enlace de alta energía más expuesto, liberándose una gran cantidad de energía libre cuando el ATP se transforma en adenosina difosfato (ADP) y fosfato inorgánico.



donde P_i representa el fosfato inorgánico (i = inorgánico). Los grupos de alta energía en el ATP suelen representarse con el símbolo \sim (Figura 4-6). Un enlace fosfato de alta energía se representa como $\sim\text{P}$, y un enlace de baja energía (como el enlace que une el grupo trifosfato a la adenosina) como —P . Por tanto, el ATP puede simbolizarse como $\text{A—P}\sim\text{P}\sim\text{P}$ y el ADP como $\text{A—P}\sim\text{P}$.

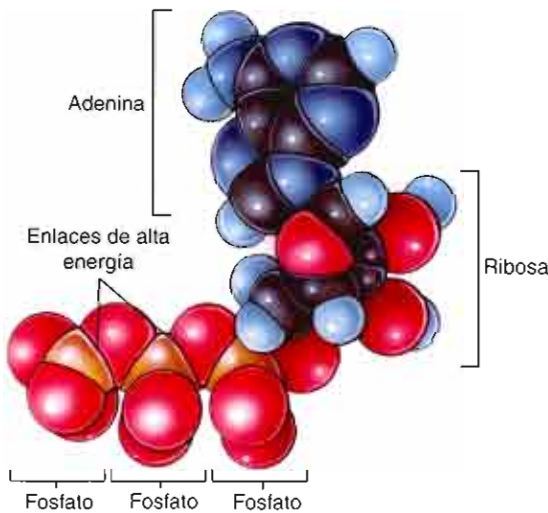


Figura 4-7

Modelo tridimensional del ATP. En este modelo, el carbono se ha representado en negro; el nitrógeno en azul; el oxígeno en rojo y el fósforo en amarillo.

La forma en que el ATP puede actuar para llevar a cabo una reacción acoplada se muestra en la Figura 4-8. Una reacción acoplada realmente es un sistema que supone dos reacciones unidas por una lanzadera de energía (ATP). La conversión del sustrato A en producto A es endergónica, ya que el producto tiene más energía libre que el sustrato. Por tanto, la energía debe ser suministrada por acoplamiento de la reacción con otra exergónica, la conversión del sustrato B en un producto B. En esta reacción, el sustrato B generalmente se denomina **combustible** (por ejemplo, la glucosa o un lípido). La energía de enlace que se libera en la reacción B se transfiere

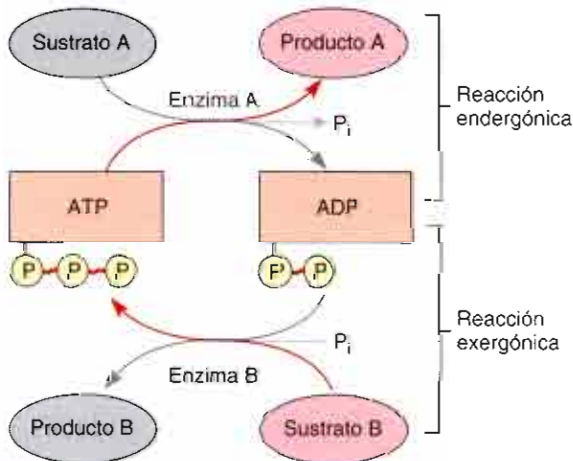


Figura 4-8

Una reacción acoplada. La conversión endergónica del sustrato A en producto A no se produce espontáneamente, sino que requiere un aporte energético procedente de otra reacción que implique una gran liberación de energía. El ATP es el intermediario a través del cual se canaliza la energía.

al ADP, que a su vez se convierte en ATP. Ahora, el ATP contribuye con la energía de sus enlaces fosfato a la reacción A, y de nuevo se produce ADP y P_i .

Los enlaces de alta energía del ATP en realidad son bastante débiles, es decir, inestables. Debido a esta inestabilidad, la energía del ATP se libera fácilmente cuando esta molécula se hidroliza en las reacciones celulares. Hay que señalar que el ATP es un **agente acoplador de energía** y *no* un combustible. No se trata de un depósito de energía que se almacene para ser utilizado en el futuro cuando sea necesario. En lugar de ello, se produce por un conjunto de reacciones y casi inmediatamente es consumido en otro. El ATP se forma según se necesita, principalmente mediante procesos oxidativos en las mitocondrias. El oxígeno no se consume, a menos que se disponga de ADP y moléculas fosfato, y éstas no están disponibles hasta que se hidroliza el ATP por algún proceso en el que se consuma energía. *Por tanto, el metabolismo se autorregula en su mayor parte.*

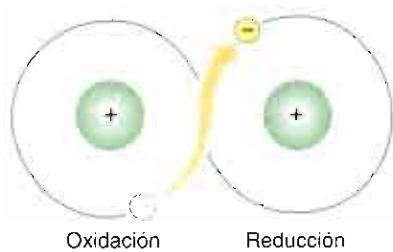
RESPIRACIÓN CELULAR

Cómo se utiliza el transporte de electrones para atrapar la energía química de enlace

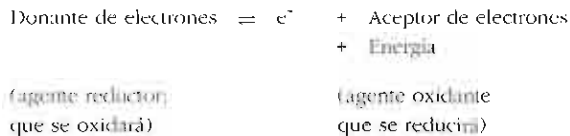
Una vez que hemos visto que el ATP es el común denominador energético por el cual se impulsa la mayor parte de la maquinaria celular, estamos en disposición de preguntarnos cómo se capta esta energía a partir de los sustratos combustibles. Esta cuestión nos lleva a una generalización importante: *todas las células satisfacen sus necesidades de energía química mediante reacciones de oxidación-reducción*. Esto simplemente significa que, en la degradación de las moléculas de combustible, los átomos de hidrógeno (electrones y protones) pasan de agentes donantes de electrones a agentes aceptores de los mismos, con liberación de energía. Una parte de esta energía puede ser capturada y puede usarse para formar los enlaces de alta energía de las moléculas como el ATP.

Ya que son tan importantes, recordemos lo que se entiende por reacciones de oxidación-reducción (redox). En estas reacciones hay una transferencia de electrones desde un donante (el agente reductor), hasta un aceptor de electrones (el agente oxidante). Cuando el donante pierde sus electrones se oxida. Cuando el aceptor recibe electrones, se reduce (Fig. 4-9). En otras palabras, un agente reductor se oxida cuando reduce a otro compuesto, y un agente oxidante se reduce cuando oxida a otro compuesto. Así, por cada oxidación, debe existir la correspondiente reducción.

En una reacción de oxidación-reducción el donante y el aceptor de electrones forman un par redox:

**Figura 4-9**

Un par redox. La molécula de la izquierda se oxida al perder un electrón. La molécula de la derecha se reduce al ganar un electrón.



Cuando los electrones son aceptados por el agente oxidante, se libera energía debido a que los electrones pasan a ocupar una posición más estable.

En una célula puede producirse ATP cuando los electrones pasan a través de una serie de transportadores. Cada transportador se reduce cuando acepta los electrones, y después se reoxida cuando los electrones pasan al siguiente transportador de la serie. De esta forma, al transferirse los electrones paso a paso, la energía se libera gradualmente y se consigue una cantidad máxima de ATP. Finalmente, los electrones pasan a un **aceptor final de electrones**. La naturaleza de este aceptor final es fundamental para conocer la eficacia global del metabolismo celular.

Metabolismo aerobio frente a metabolismo anaerobio

Los organismos heterótrofos (aquellos que no pueden sintetizar sus propios alimentos, sino que deben obtener sus nutrientes a partir del ambiente, es decir, los animales, los hongos y muchos organismos unicelulares) pueden dividirse en dos grandes grupos en función de la eficacia global de producción de energía durante el metabolismo celular: los **aerobios**, que utilizan oxígeno molecular como aceptor final, y los **anaerobios**, que emplean alguna otra molécula como aceptor final de electrones.

Como se ha indicado en el Capítulo 2, la vida se originó en ausencia de oxígeno, y la abundancia de oxígeno de la atmósfera actual solamente se produjo después de la evolución de los organismos fotosintéticos (autótrofos). Aún existen algunos organismos estrictamente anaerobios, e incluso cumplen importantes papeles en algunos hábitat especializados. No obstante, la evolución ha favorecido el metabolismo aerobio, no sólo por la disponibilidad del oxígeno, sino también porque el meta-

bolismo aerobio es muchísimo más eficaz, en términos de producción de energía, que el metabolismo anaerobio. En ausencia de oxígeno, solamente puede liberarse una pequeña parte de la energía de enlace presente en los nutrientes. Por ejemplo, cuando un microorganismo anaerobio degrada glucosa, el aceptor final de electrones (por ejemplo, el ácido pirúvico) todavía contiene la mayor parte de la energía de la molécula original de glucosa. En cambio, un organismo aerobio, que utiliza oxígeno como aceptor final de electrones, puede oxidar completamente la glucosa hasta dióxido de carbono y agua. Se desprende casi 20 veces más energía cuando la glucosa se oxida completamente que cuando sólo se degrada hasta ácido pirúvico. Una ventaja obvia del metabolismo aerobio es que para mantener una determinada tasa metabólica requiere una cantidad de nutrientes mucho menor que el anaerobio.

Descripción general de la respiración

El metabolismo aerobio se conoce vulgarmente como la verdadera **respiración celular**, que se define como la oxidación de moléculas de combustible para producir energía cuando el aceptor final de electrones es el oxígeno molecular. Como se ha mencionado antes, la oxidación de las moléculas de combustible, implica el *desprendimiento de electrones* y *no* la combinación directa del oxígeno molecular con dichas moléculas de combustible. Vamos a considerar las generalidades de este proceso, antes de estudiar los detalles.

Hans Krebs, el bioquímico británico que tanto contribuyó a aumentar nuestros conocimientos sobre la respiración, describió tres etapas en la oxidación completa de las moléculas de los combustibles, hasta dióxido de carbono y agua (Figura 4-10). En la etapa I, los nutrientes que recorren el intestino son escindidos en moléculas pequeñas que pueden ser absorbidas hacia el torrente circulatorio. Durante la digestión, que se trata en el Capítulo 32, no hay producción de energía. En la etapa II, también conocida como **glucólisis**, la mayoría de los nutrientes degradados son convertidos en pares de unidades con tres átomos de carbono (ácido pirúvico) en el citoplasma. Entonces, las moléculas de ácido pirúvico entran en las mitocondrias, donde mediante otra reacción se unen a una coenzima (coenzima A o CoA) para formar acetil coenzima A o acetil-CoA. En esta etapa II se genera una cierta cantidad de ATP, pero el rendimiento es pequeño en comparación con el que se obtiene en la última etapa (III) de la respiración. En la etapa III se produce la oxidación final de las moléculas de combustible, con una gran producción de ATP. Esta etapa tiene lugar en las mitocondrias. La acetil-CoA es canalizada hacia el ciclo de Krebs, donde el grupo acetilo es oxidado completamente hasta dióxido de carbono. Los electrones que se liberan desde los grupos acetilo se transfieren a unos transportadores especiales, que los ceden en la cadena

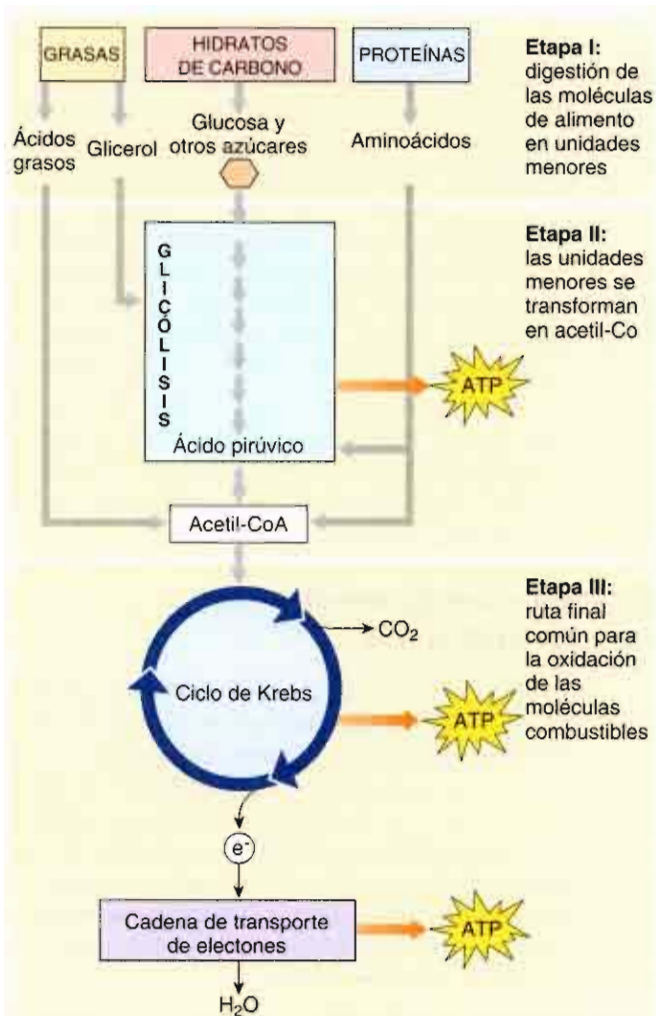


Figura 4-10

Panorámica de la respiración, en la que pueden verse las tres etapas de la oxidación completa de las moléculas de los alimentos hasta dióxido de carbono y agua.

de transporte a compuestos aceptores de electrones. Al final de la cadena, los electrones (y los protones que los acompañan) son aceptados por oxígeno molecular para formar agua.

Glicólisis

Comenzamos nuestro periplo a través de las etapas de la respiración con la glicólisis, una ruta casi universal en los seres vivos, en la que la glucosa se convierte en ácido pirúvico. En una serie de reacciones que se producen en el citosol de la célula, la glucosa y otros monosacáridos de seis carbonos, se escinden en fragmentos de tres carbonos, el **ácido pirúvico** (Figura 4-11). Durante la glicólisis, se produce una única oxidación, y cada molécula de glucosa produce un rendimiento de dos moléculas de ATP. En esta ruta la molécula de hidrato de carbono sufre una doble fosforilación a cargo del ATP, primero para formar glucosa-6-fosfato (no representada en la Figura 4-11), y

después para formar fructosa-1,6-bifosfato. Así, en estas reacciones de preparación el combustible ha sido «mejorado» con grupos fosfato y es lo suficientemente reactivo como para que se produzcan las reacciones subsiguientes. Éste es un tipo de déficit de inversión, necesario para que al final se obtenga una ganancia de energía muchas veces mayor que el gasto energético inicial.

En los siguientes pasos de la glicólisis, la fructosa-1,6-bifosfato se divide en dos azúcares de tres carbonos, que entonces sufren una oxidación (pierden electrones); estos electrones y uno de los iones de hidrógeno son aceptados por el **nicotín adenín dinucleótido (NAD⁺)**, un derivado de la vitamina niacina) para pasar a su forma reducida, conocida como **NADH**. El NADH funciona como una molécula transportadora que conduce los electrones de alta energía a la cadena final de transporte de electrones, en la que se producirá ATP.

Los dos azúcares de tres carbonos (triosas) entran después en una cadena de reacciones que termina con la formación de dos moléculas de ácido pirúvico (Figura 4-11). En dos de estos pasos se produce una molécula de ATP. En otras palabras, cada triosa tiene un rendimiento de

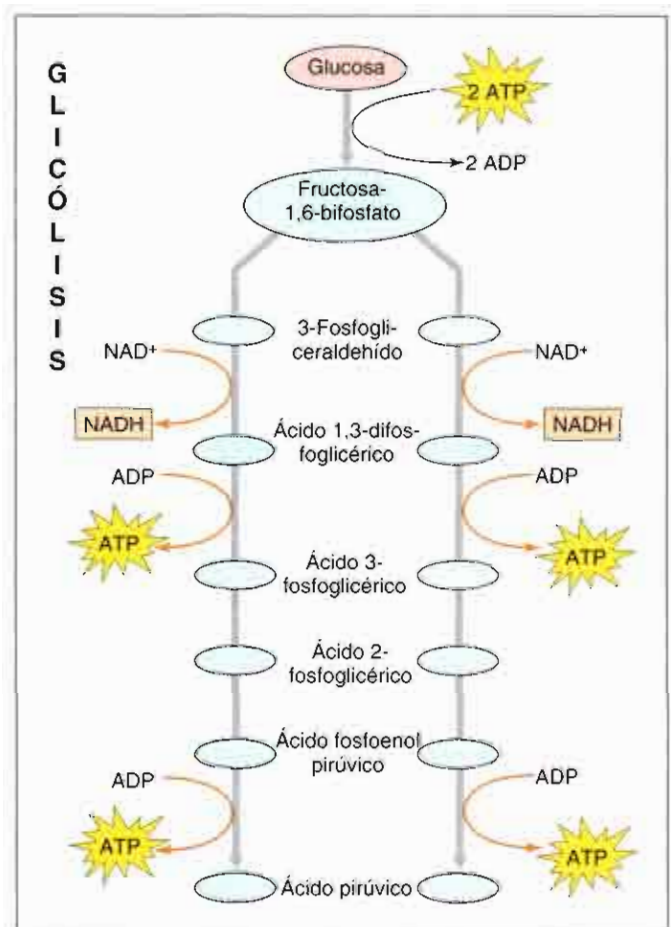
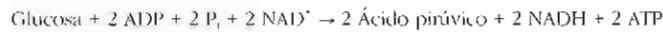


Figura 4-11

Glicólisis. La glucosa se fosforila en dos pasos y pasa a un nivel energético más elevado. La fructosa-1,6-bifosfato de alta energía se divide en triosas fosfato, que se oxidan exergónicamente hasta ácido pirúvico, produciendo ATP y NADH.

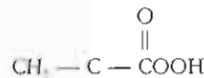
dos moléculas de ATP, y como hay dos moléculas de triosa, se generan cuatro moléculas de ATP. Si recordamos que inicialmente se utilizaron dos moléculas de ATP para «mejorar» la glucosa, el rendimiento neto hasta este punto es de dos moléculas de ATP. Las 10 reacciones, catalizadas enzimáticamente, de la glicólisis pueden resumirse de la siguiente forma:



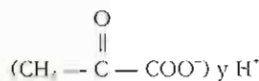
Acetil coenzima A: el intermediario fundamental en la respiración

En el metabolismo aerobio, las dos moléculas de ácido pirúvico formadas durante la glicólisis entran en una mitocondria. Una vez allí, cada molécula de ácido pirúvico sufre una oxidación y uno de sus carbonos se libera como dióxido de carbono (Figura 4-12). El resto de dos carbonos, se une con la **coenzima A (CoA)** para formar **acetil coenzima A (acetil-CoA)**, produciéndose también una molécula de NADH.

El ácido pirúvico es la forma no dissociada del ácido:



En condiciones fisiológicas, el ácido pirúvico generalmente se disocia en piruvato



El uso de ambos términos es totalmente correcto para describir este y otros ácidos orgánicos (por ejemplo, ácido láctico y lactato) en los procesos metabólicos.

La acetil coenzima A es un compuesto sumamente importante. Su oxidación final en el ciclo de Krebs (a continuación) proporciona los electrones de alta energía que se utilizan para generar ATP y es el intermediario fundamental en el metabolismo de los lípidos (p. 80).

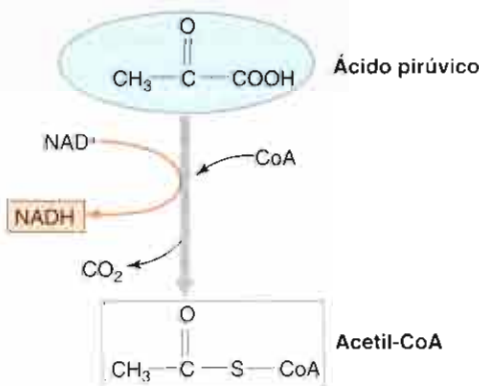
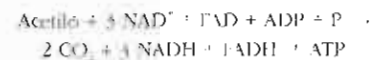


Figura 4-12

Formación de la acetil-CoA, a partir del ácido pirúvico.

El ciclo de Krebs: oxidación de la acetil coenzima A

La degradación (oxidación) del grupo acetilo de dos carbonos de la acetil-CoA se produce en la matriz de las mitocondrias en una secuencia cíclica denominada **ciclo de Krebs** (también llamado ciclo del ácido cítrico y ciclo del ácido tricarboxílico [ciclo TCA]) (Figura 4-13). La acetil-CoA se une a un ácido de cuatro carbonos (el ácido oxalacético), liberándose la CoA que vuelve a reaccionar con ácido pirúvico. Mediante una serie cíclica de reacciones, los dos carbonos del grupo acetilo se liberan como dióxido de carbono y se regenera el ácido oxalacético. Los iones de hidrógeno y los electrones son transferidos en las oxidaciones al NAD^+ y al FAD (flavín adenín dinucleótido, otro aceptor de electrones) y se produce un enlace pirofosfato en forma de guanosín trifosfato (GTP). Este grupo fosfato de alta energía pasa casi inmediatamente a una molécula de ADP, formándose otra de ATP. En total, en el ciclo de Krebs se obtienen los siguientes productos: CO_2 , ATP, NADH y FADH_2 .



Las moléculas de NADH y FADH_2 formadas pueden producir once moléculas de ATP, cuando sean oxidadas por el oxígeno en la cadena de transporte de electrones. Las otras moléculas actúan como reactivos intermediarios y productos que se están regenerando constantemente a medida que se produce el ciclo.

En la respiración celular aerobia se usa el oxígeno como aceptor final de electrones y se libera dióxido de carbono y agua a partir de la oxidación completa de los combustibles. El dióxido de carbono que nosotros, y los demás organismos aerobios, producimos, se elimina de nuestro cuerpo a la atmósfera durante la respiración externa (Capítulo 31, p. 785). Afortunadamente para nosotros y para el resto de los aerobios, las cianobacterias (algas verde-azules), las algas eucariotes y las plantas, constantemente están produciendo oxígeno mediante el proceso de la fotosíntesis. En este proceso, los átomos de hidrógeno que se obtienen a partir del agua reaccionan con el dióxido de carbono de la atmósfera y se obtienen azúcares y oxígeno molecular. Así, en nuestro planeta, se llega a un equilibrio entre el oxígeno usado y el producido y entre el dióxido de carbono usado y el producido. Desgraciadamente, la excesiva producción de dióxido de carbono debida a la industrialización y la disminución de la producción de oxígeno debida a la continua deforestación del mundo están amenazando este delicado equilibrio. El nivel de dióxido de carbono sigue aumentando, lo que está llevando a un calentamiento global de la atmósfera como consecuencia del «efecto invernadero» (Capítulo 37, p. 913).

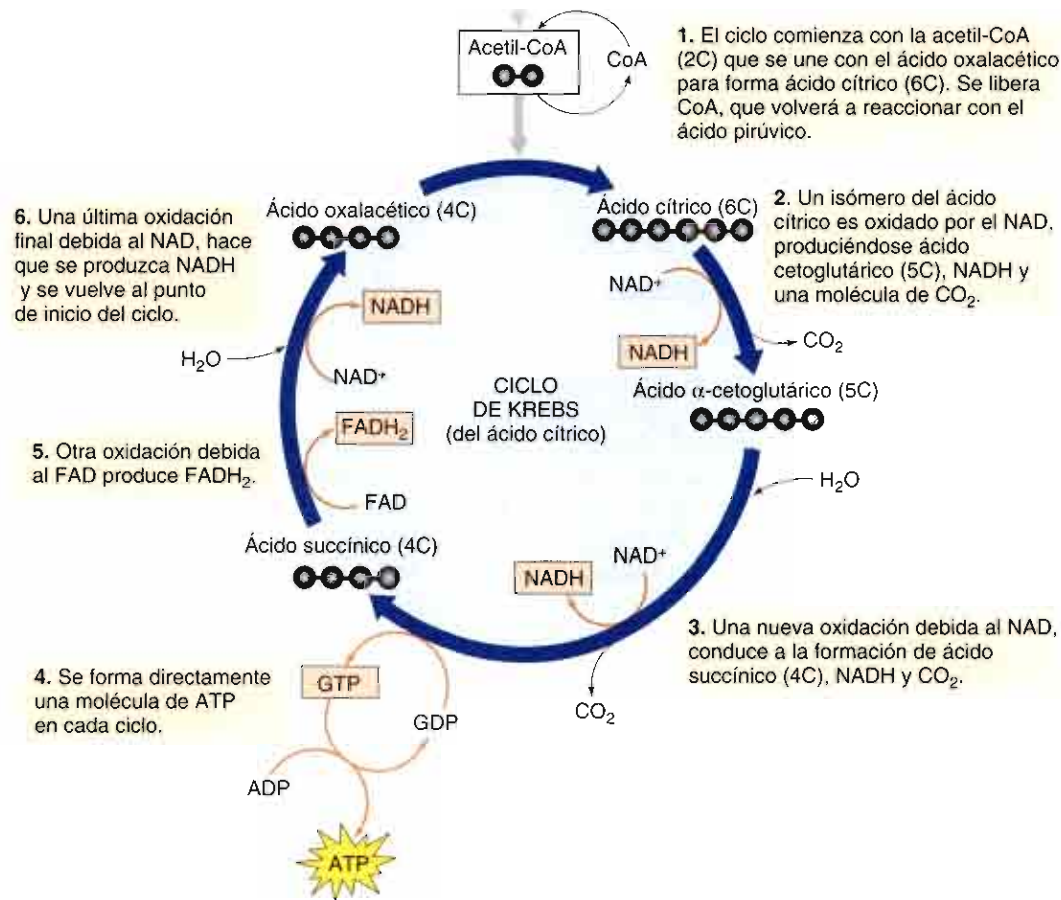


Figura 4-13

Esquema del ciclo de Krebs que muestra la producción de tres moléculas de NAD reducido, una molécula de FAD reducido, una molécula de ATP y dos moléculas de dióxido de carbono. Las moléculas de NADH y FADH₂ producen 11 moléculas de ATP a medida que se van oxidando a lo largo de la cadena de transporte de electrones.

Cadena de transporte de electrones

La transferencia de iones de hidrógeno y electrones desde el NADH y el FADH₂ hasta el aceptor final, el oxígeno molecular, se produce a lo largo de una complicada cadena de transporte de electrones, que tiene lugar en la membrana interna de las mitocondrias (Figura 4-14, véase también p. 49). Cada molécula transportadora de la cadena (rotuladas de I a IV en la Figura 4-14) es un gran complejo a base de proteínas transmembrana, que acepta y libera electrones a un nivel de energía inferior que el transportador anterior de la cadena. A medida que los electrones pasan de una molécula transportadora a la siguiente, se va liberando energía libre. Parte de esta energía se utiliza para crear un gradiente de H⁺ a través de la membrana de la mitocondria. Este gradiente de H⁺ producido dirige la síntesis de ATP. Este proceso se denomina acoplamiento quimiosmótico (Figura 4-14). De acuerdo con este modelo, a medida que los electrones aportados por el NADH y el FADH₂ van recorriendo la

cadena de transporte de electrones, se van activando una serie de canales de bombeo de protones (iones de hidrógeno), que hacen que éstos vayan saliendo y entrando en el espacio que hay entre las dos membranas mitocondriales. Esto hace que aumente la concentración de protones en el espacio entre las membranas, creándose un gradiente de difusión que conduce a los protones de regreso al interior de la matriz mitocondrial, a través de unos canales de protones especiales. Estos canales son complejos proteicos formadores de ATP (ATP sintetasa), que utilizan el paso de los protones hacia el interior para producir ATP. La manera exacta en que el movimiento de protones está ligado a la síntesis de ATP aún no se conoce con exactitud. Por este procedimiento, la oxidación de un NADH lleva a la producción de tres moléculas de ATP. El FADH₂ reducido procedente del ciclo de Krebs, entra en la cadena a un nivel inferior que el NADH y por ello sólo conduce a la formación de dos moléculas de ATP. Este método de captación de energía se conoce como **fosforilación oxidativa**, ya que la formación de fosfato de alta energía está ligada

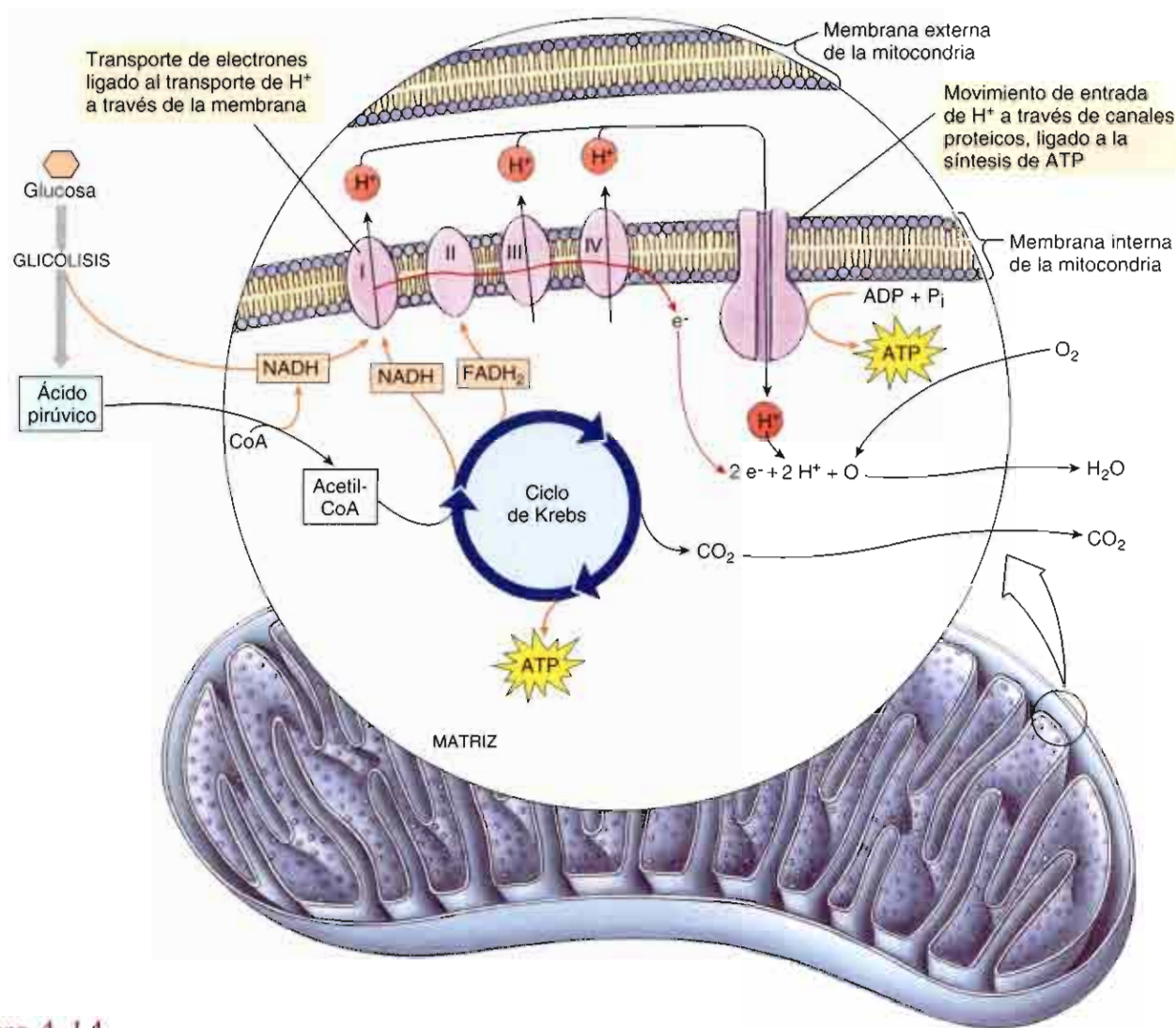


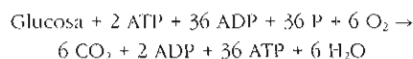
Figura 4-14

Fosforilación oxidativa. La mayoría del ATP de los seres vivos se produce a lo largo de la cadena de transporte de electrones. Los electrones que se liberan a partir de las moléculas combustibles, en el curso de las reacciones de oxidación que se producen en el interior de las células (glucólisis y ciclo de Krebs) van recorriendo toda la cadena de transporte de electrones, en la cual, los principales compuestos son cuatro complejos de proteínas transmembrana (I, II, III y IV). La energía de los electrones es captada por los complejos y es empleada para empujar H⁺, que atravesarán la membrana de la mitocondria. El gradiente de H⁺ que se crea hace que estos H⁺ vuelvan a entrar en la mitocondria, a través de canales específicos, lo que acopla el movimiento de los H⁺ a la síntesis de ATP.

al consumo de oxígeno, y éste depende de la demanda de ATP por el resto de los procesos metabólicos en la célula.

Eficacia de la fosforilación oxidativa

Ya estamos en condiciones de calcular el rendimiento total de ATP de la oxidación completa de la glucosa (Figura 4-15). La reacción general es:



El ATP se produce en varios puntos a lo largo de la ruta (Tabla 4.1). Para entrar en la mitocondria, cada molécula de NADH citoplasmático producido en la glicólisis re-

TABLA 4.1

Cálculo de las moléculas totales de ATP generadas en la respiración

ATP generado	Fuente
4	Directamente de la glicólisis
2	Como GTP (ATP) en el ciclo de Krebs
4	A partir del NADH en la glicólisis
6	A partir del NADH producido en la reacción de transformación del ácido pirúvico a acetil-CoA
4	A partir del FAD reducido en el ciclo de Krebs
4	A partir del NADH producido en el ciclo de Krebs
18	
Total 38	
-2	Utilizados en las reacciones iniciales de la glicólisis
Neto 36	

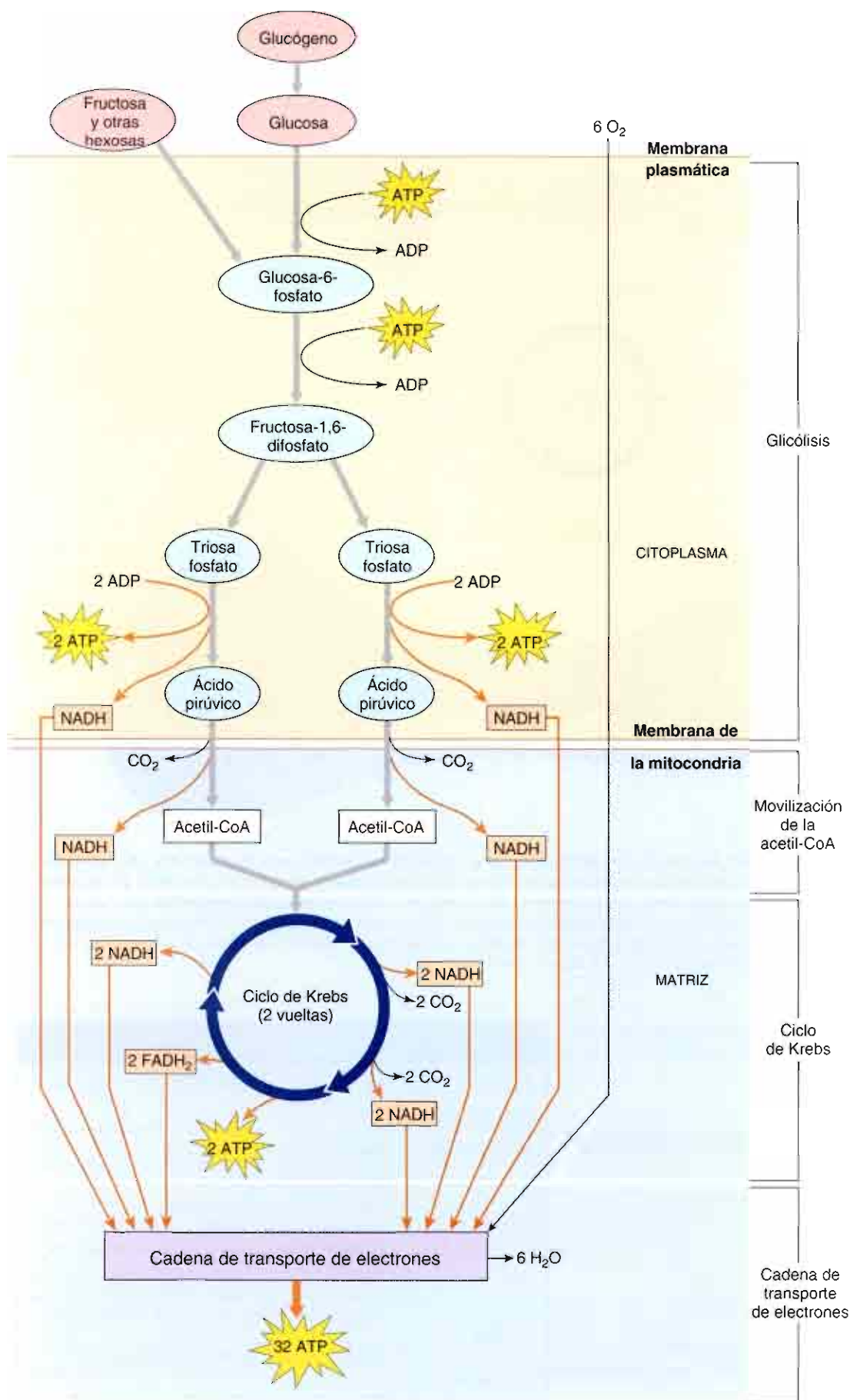


Figura 4-15

Ruta de la oxidación de la glucosa y otros hidratos de carbono. La glucosa se degrada a ácido pirúvico por la acción de enzimas citoplasmáticas (ruta glicolítica). La acetil-CoA, se forma a partir del ácido pirúvico y entra en el ciclo de Krebs. Una molécula de acetil-CoA (dos carbonos) se oxida para dar dos moléculas de dióxido de carbono en cada vuelta del ciclo. En varios puntos de la ruta se extraen pares de electrones de la cadena carbonada del sustrato, que son transportados por agentes oxidantes, NADH o FADH₂, hasta la cadena de transporte de electrones, donde se producen 32 moléculas de ATP. Se obtienen otras 4 moléculas de ATP mediante la fosforilación del sustrato en la ruta glicolítica, y en el ciclo de Krebs se forman otras 2 moléculas de ATP (inicialmente GTP). Así, por cada molécula de glucosa se producen 38 moléculas de ATP (rendimiento neto de 36 moléculas). El oxígeno molecular sólo está implicado en el extremo final del proceso como aceptor final de electrones al final de la cadena de transporte de electrones, para formar agua.

quiere que una molécula de ATP proporcione la energía necesaria; por tanto, cada NADH procedente de la glicólisis tiene un rendimiento de dos moléculas de ATP (en total cuatro), en lugar de las tres moléculas de ATP por cada una de NADH (en total seis) que se producen en el interior de las mitocondrias. Contando los dos ATP empleados en las primeras reacciones de la glicólisis, el rendimiento neto total es de 36 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa. La producción de 36 moléculas de ATP es el máximo teórico, ya que parte del gradiente de H^+ producido por el transporte de electrones, puede emplearse para otras funciones, por ejemplo, para el transporte de sustancias hacia el exterior o el interior de las mitocondrias. El rendimiento medio de la oxidación aerobia de la glucosa es aproximadamente del 38%, comparativamente mucho más eficaz que cualquier sistema de conversión de energía diseñado por el hombre, que raramente sobrepasa el 5-10% de eficacia.

Glicólisis anaerobia: producción de ATP sin oxígeno

Hasta este punto hemos descrito la respiración celular aerobia. Veamos ahora cómo generan los animales ATP sin oxígeno, esto es, anaeróbicamente.

En condiciones anaerobias, la glucosa y otros azúcares de seis carbonos primero se fragmentan por etapas en un par de moléculas de ácido pirúvico, de tres carbonos, durante la glicólisis, como se ha descrito en la página 74 (véase también la Figura 4-11). Esta serie de reacciones conduce a que se produzcan dos moléculas de ATP y átomos de hidrógeno, a partir de los cuales se formarán dos moléculas de NADH. Pero en ausencia de oxígeno molecular no puede producirse la oxidación posterior del ácido pirúvico, ya que el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones no pueden tener lugar y, por tanto, falta el mecanismo para que tenga lugar la reoxidación del NADH producido en la glicólisis. El problema se salva limpiamente en la mayoría de las células de los animales mediante la reducción del ácido pirúvico hasta ácido láctico (Figura 4-16). El ácido pirúvico se convierte en el aceptor final de electrones y el ácido láctico en el producto final de la glicólisis anaerobia. Esto libera los transportadores de hidrógeno (NAD^+), por lo que se pueden reciclar y captar más H^+ . En la **fermentación alcohólica** (por ejemplo la de las levaduras), hasta llegar al ácido pirúvico, los pasos son los mismos que en la glicólisis. Entonces se libera uno de los carbonos como dióxido de carbono y el compuesto de dos carbonos que queda se reduce a etanol, regenerándose NAD^+ .

La glicólisis anaerobia sólo rinde 1/18 de lo que lo hace la oxidación completa de la glucosa hasta dióxido de carbono y agua, pero su enorme importancia radica en que puede aportar *algo* de fosfato de alta energía en situaciones en las que no hay oxígeno o su nivel es

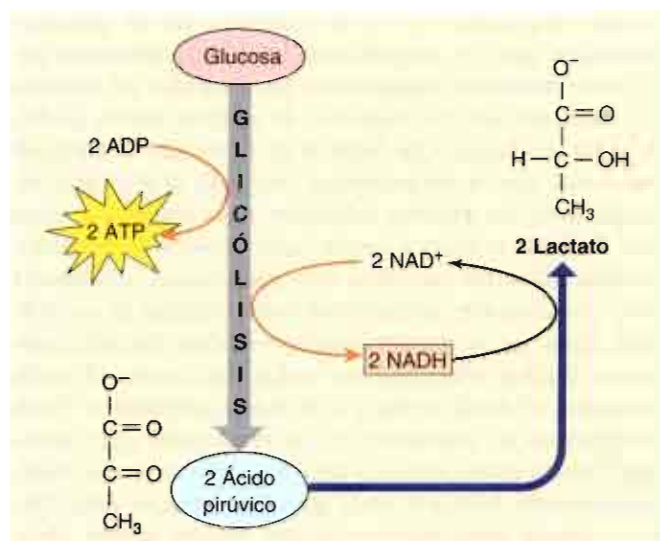


Figura 4-16

Glicólisis anaerobia, un proceso que tiene lugar en ausencia de oxígeno. La glucosa se fragmenta en dos moléculas de ácido pirúvico, produciéndose un rendimiento neto de dos moléculas de ATP. El ácido pirúvico, el aceptor final de los electrones de los átomos de hidrógeno y los liberados durante su formación, se transforma en ácido láctico. El hidrógeno y los electrones se recuperan a través del NAD^+ .

muy bajo. Muchos microorganismos viven en lugares en los que hay una gran carencia de oxígeno, como sucede en los suelos pantanosos, el lodo de los lagos, el fondo del mar o en los cadáveres en descomposición. El músculo esquelético de los vertebrados puede basar su actividad, casi exclusivamente, en la glicólisis anaerobia durante cortos períodos de esfuerzo, cuando la contracción es tan rápida o potente que el suministro de oxígeno a los tejidos resulta insuficiente como para proporcionar toda la energía necesaria para la fosforilación oxidativa. En estos casos los animales no pueden aguantar mucho, pero complementan la fosforilación oxidativa con la glicólisis anaerobia. Un tipo de fibra muscular (el músculo blanco) tiene pocas mitocondrias y emplea principalmente la glicólisis anaerobia para producir ATP (Capítulo 29, p. 743). En todos los tipos de músculos, las actividades intensas o de gran esfuerzo van seguidas de un período en el que aumenta el consumo de oxígeno a medida que se forma ácido láctico, el producto final de la glicólisis anaerobia, que se difunde desde los músculos hacia el hígado, donde se metaboliza. Ya que el consumo de oxígeno aumenta después de una actividad violenta, se dice que durante la misma el animal adquiere una **deuda de oxígeno**, que se recupera cuando la actividad cesa y se metaboliza el ácido láctico acumulado.

Algunos animales dependen fundamentalmente de la glicólisis anaerobia cuando realizan sus actividades normales. Por ejemplo, los mamíferos y las aves que

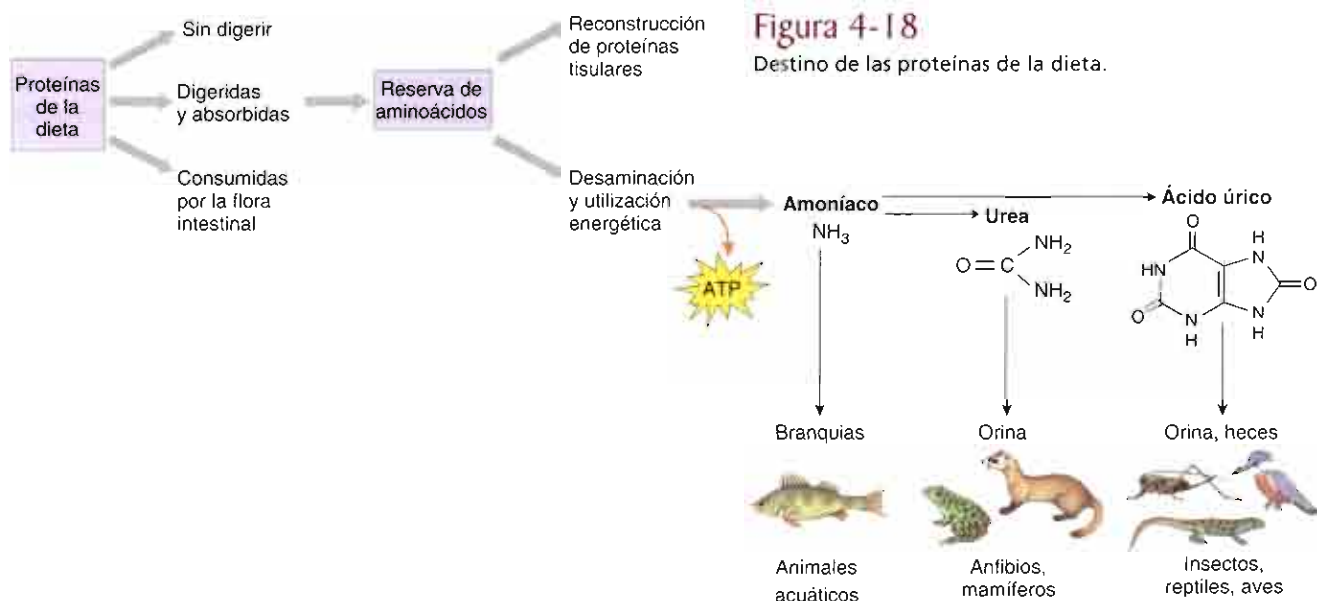
Los aspectos fisiológicos y psicológicos de la obesidad, actualmente, están siendo investigados por numerosos científicos. Han aumentado las evidencias que indican que la ingestión de alimentos y, por tanto, la cantidad de grasa que se acumula en el cuerpo, están reguladas por un centro de control de la alimentación localizado en el cerebro (en las zonas laterales y ventral del hipotálamo, y en el tallo cerebral). Aquí se regula la ingesta y el peso normal del individuo, que puede mantenerse de forma persistente por encima, o por debajo, del que se considera como «normal» para la población humana. Aunque cada vez hay más pruebas de que existe un componente genético en la obesidad, la proporción casi epidémica de obesos en los Estados Unidos, se puede explicar mucho más fácilmente por el estilo de vida y los hábitos alimentarios de los ciudadanos. Otros países desarrollados muestran una tendencia similar, aunque menos pronunciada, a desarrollar un problema relacionado con la obesidad de sus habitantes.

METABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS

Como las proteínas están formadas por aminoácidos, de los que existen generalmente 20 diferentes (p. 28), el tema central a considerar es el metabolismo de los aminoácidos. Éste es sumamente complejo. Por una parte, cada uno de los 20 aminoácidos requiere rutas de biosíntesis y degradación independientes. Por otra, los aminoácidos son precursores de las proteínas tisulares, las enzimas, los ácidos nucleicos y otros compuestos nitrogenados, que forman el auténtico entramado de la célula. El objetivo principal de la oxidación de los hidratos de carbono y de las grasas es proporcionar energía para construir y mantener estas importantes macromoléculas.

Comencemos con la **reserva de aminoácidos** de la sangre y del fluido extracelular, de la que se surten los tejidos para satisfacer sus necesidades. Cuando los animales ingieren proteínas, la mayor parte de éstas se digiere en el tubo digestivo, liberándose los aminoácidos que las constituyen, que son absorbidos (Figura 4-18). Las proteínas tisulares también son hidrolizadas durante el crecimiento, reparación y reestructuración normales de los tejidos; sus aminoácidos, junto con los derivados de los nutrientes proteicos, pasan a formar parte de la reserva de aminoácidos. Una parte de dicha reserva se utiliza para reconstruir proteínas tisulares, pero la mayoría de los animales ingieren un exceso de proteínas. Ya que los aminoácidos, como tales, no se excretan en cantidades significativas, deben ser eliminados de alguna manera. De hecho, los aminoácidos pueden ser, y son, metabolizados a través de rutas oxidativas para proporcionar fosfato de alta energía. En suma, el exceso de proteínas se utiliza como combustible, como ocurre con los hidratos de carbono y las grasas. Su importancia como combustible depende, por supuesto, de la naturaleza de la dieta. En los carnívoros, que ingieren una dieta casi exclusivamente compuesta por proteínas y grasas, casi la mitad de su fosfato de alta energía procede de la oxidación de los aminoácidos.

Antes de formar parte del depósito de combustible, debe extraerse el nitrógeno de la molécula de aminoácido. Esto se puede conseguir por desaminación (el grupo amino se divide para formar amoníaco y un cetoácido) o por transaminación (el grupo amino se transfiere a un cetoácido para producir un nuevo aminoácido). Así, la degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos principales, cadenas carbonadas y amoníaco, que son tratados de diferente manera. Una vez que se han extraído los átomos de nitrógeno, las cadenas carbonadas de los aminoácidos pueden oxidarse de forma completa, generalmente siguiendo la ruta del ácido pirúvico o la del



ácido acético. Estos residuos se incorporan entonces a las rutas normales del metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas (Figura 4-10).

El otro producto de la degradación de los aminoácidos es el amoníaco. Éste es un producto de desecho muy tóxico, ya que inhibe la respiración al reaccionar con el ácido α -cetoglutarico para formar ácido glutámico (un aminoácido), y elimina, de manera muy eficaz, el ácido α -cetoglutarico del ciclo de Krebs (Figura 4-13). Desahacerse del amoníaco supone poco problema para los animales acuáticos, ya que es soluble y se difunde hacia el medio externo, generalmente a través de las superficies respiratorias. Los animales terrestres no pueden librarse tan fácilmente del amoníaco, y deben destoxificarlo convirtiéndolo en un compuesto menos peligroso. Los dos compuestos principales que se forman así son la **urea** y el **ácido úrico**, aunque diferentes grupos de vertebrados e invertebrados excretan una gran variedad de otras formas no tóxicas de amoníaco. Entre los vertebrados, los anfibios y, sobre todo, los mamíferos, producen urea. Los reptiles y las aves, igual que muchos invertebrados terrestres, producen ácido úrico (la excreción de ácido úrico por parte de los insectos y las aves se describe en las páginas 482 y 668, respectivamente).

El hecho clave que parece determinar el tipo de desecho nitrogenado es la disponibilidad de agua en el ambiente. Cuando el agua es abundante, el principal desecho nitrogenado es el amoníaco. Si el agua es escasa, entonces es la urea. Para animales que viven en hábitat verdaderamente áridos es el ácido úrico. El ácido úrico es muy insoluble y precipita fácilmente, lo que permite su excreción en forma sólida. Los embriones de las aves y los reptiles se aprovechan enormemente de la excreción de los residuos nitrogenados en forma de ácido úrico, ya que los desechos no pueden ser eliminados del interior del huevo. Durante el desarrollo embrionario, el inofensivo ácido úrico en estado sólido se va almacenando en una de las membranas extraembrionarias. Cuando la cría irrumpe en su nuevo mundo, el ácido úrico acumulado, junto con la cáscara del huevo y las membranas que mantuvieron el desarrollo, son abandonados por el recién nacido.

GESTIÓN DEL METABOLISMO

El complejo patrón de las reacciones enzimáticas que constituyen el metabolismo no puede explicarse totalmente de acuerdo con las leyes fisicoquímicas o por acontecimientos casuales. Aunque algunas enzimas actúan «dejándose llevar por la corriente», la actividad de otras está estrechamente controlada. En el primer caso, suponiendo que la función de una enzima es convertir A en B, si B se gasta por conversión en otro compuesto, la enzima tenderá a restablecer la proporción original de B a partir de A. Como muchas enzimas actúan de manera reversible según sea la situación metabólica en un momento dado, la reacción puede ser de síntesis o de de-

gradación. Por ejemplo, un exceso de un metabolito intermediario del ciclo de Krebs, podría producir una síntesis de glucógeno; una escasez de tal metabolito conduciría a la degradación del glucógeno. Esta compensación automática (equilibrio) no es, sin embargo, suficiente para explicar todo lo que realmente ocurre en un organismo, como, por ejemplo, qué sucede en los puntos de ramificación de una ruta metabólica.

Hay mecanismos que regulan las enzimas de forma estricta, tanto en *cantidad* como en *actividad*. En las bacterias, los genes que conducen a la síntesis de una enzima se activan o desactivan, dependiendo de la presencia o ausencia de un sustrato determinado. De esta forma se puede controlar la *cantidad* de una enzima. Este proceso es relativamente lento.

Los mecanismos que alteran la actividad de las enzimas pueden ajustar, rápida y exactamente, los procesos metabólicos a medida que cambian las condiciones en el interior de la célula. La presencia, o el aumento en la concentración, de algunas moléculas puede cambiar la forma (configuración) de determinadas enzimas, activándolas o inhibiéndolas (Figura 4-19). Por ejemplo, la fosfofructoquinasa, que cataliza la fosforilación de la glucosa-6-fosfato a fructosa-1,6-bisfosfato (Figura 4-15), es inhibida por las altas concentraciones de ATP o de ácido cítrico, ya que la presencia de estas moléculas significa que ha llegado una cantidad suficiente de precursores al ciclo de Krebs y, por tanto, no se necesita más glucosa. En algunos casos, el producto final de una reacción metabólica concreta inhibe a la primera de las enzimas que intervienen en dicha reacción. Este tipo de mecanismo se denomina **inhibición por retroalimentación**.

Además de estar sujetas a estos cambios en su forma física, algunas enzimas pueden existir en estado activo o inactivo, y éstos pueden ser químicamente diferentes. Las enzimas que degradan el glucógeno (fosforilasas) y que lo sintetizan (sintetasas), son un buen ejemplo. Las condiciones que llevan a la activación de la fosforilasa inhiben a la sintetasa y viceversa.

Se conocen muchos casos de regulación enzimática, pero los ejemplos seleccionados son suficientes para ilustrar la importancia de la regulación enzimática en la integración del metabolismo.



Figure 4-19

Regulación enzimática. A, El sitio activo de una enzima sólo se une débilmente a su sustrato en ausencia de un activador. B, Cuando el punto regulador de la enzima es ocupado por el activador, la enzima se acopla al sustrato y el sitio resulta catalíticamente activo.

RESUMEN

Los seres vivos están sujetos a las mismas leyes termodinámicas que gobiernan a los sistemas inanimados. La primera ley establece que la energía no se destruye, aunque puede transformarse. La segunda ley dice que la estructura de un sistema está dirigida hacia el desorden total o, lo que es lo mismo, a aumentar la entropía, a medida que la energía se disipa de él. La energía solar captada por fotosíntesis como energía química de enlace pasa a través de la cadena alimentaria, donde se utiliza para biosíntesis, transporte activo y movimiento, siendo finalmente degradada a energía calórica. Los seres vivos son capaces de disminuir su entropía y mantener un elevado orden interno debido a que la biosfera es un sistema abierto, del cual se puede captar y utilizar energía. La energía utilizable en las reacciones bioquímicas se denomina «energía libre».

Las enzimas son proteínas asociadas a cofactores no proteicos, que aceleran enormemente la velocidad de las reacciones químicas en los seres vivos. Una enzima realiza su función uniéndose temporalmente a un reactivo (sustrato) por un lugar activo, mediante un acoplamiento sumamente específico. En esta configuración, el umbral energético de activación interna disminuye lo suficiente como para modificar el sustrato, y la enzima vuelve a su forma original.

Las células utilizan la energía almacenada en los enlaces químicos de los combustibles orgánicos, degradándolos a través de cadenas de reacciones controladas enzimáticamente. Esta energía de enlace es transferida al ATP y almacenada en forma de enlaces fosfato de «alta energía». El ATP se produce en las células a medida que se necesita para que su energía sea utilizada en diversas reacciones de síntesis y de secreción, o en procesos mecánicos.

La glucosa es una fuente de energía importante para las células. En el metabolismo aerobio (respiración) la molécula de la glucosa (de seis carbonos) se fragmenta en dos moléculas de ácido pirúvico (de tres carbonos). Este sufre una descarboxilación para formar acetil-CoA (de dos carbonos), un intermediario fundamental, que es conducido al ciclo de Krebs. La acetil-CoA también puede proceder de la degradación de las grasas. En el ciclo de Krebs, la acetil-CoA se oxida hasta dióxido de carbono en una serie de reacciones, en las que se producen electrones de alta energía que son captados por moléculasceptoras de los mismos (NAD⁺ y FAD). Al final, los electrones

de alta energía pasan a través de una cadena de transporte de electrones, formada por una serie de moléculas transportadoras que se localizan en la membrana interna de las mitocondrias. Se produce un gradiente de hidrógeno a medida que los electrones pasan de un transportador a otro, hasta ser finalmente captados por el oxígeno y, a medida que los iones de hidrógeno van pasando a favor del gradiente electroquímico, se produce ATP gracias a las moléculas de ATP sintetasa localizadas en la membrana interna de las mitocondrias.

En ausencia de oxígeno (glicólisis anaerobia), la glucosa se divide en dos moléculas de ácido láctico (de tres carbonos), produciendo dos moléculas de ATP. Aunque la glicólisis anaerobia es mucho menos eficaz que la respiración, proporciona al animal la energía necesaria para las contracciones musculares, cuando las necesidades energéticas superan el sistema dependiente del oxígeno; además, es la única fuente de energía para los microorganismos que viven en ambientes desprovistos de oxígeno libre.

Los triglicéridos (grasas neutras), son depósitos de energía metabólica especialmente ricos, debido a que los ácidos grasos de que están compuestos son muy anhidros y están fuertemente reducidos. Los ácidos grasos se degradan mediante la separación secuencial de unidades de dos carbonos, que entran en el ciclo de Krebs en forma de acetil-CoA.

Los aminoácidos que exceden las necesidades para la síntesis de proteínas y otras biomoléculas grandes, son utilizados como combustibles. Se degradan por desaminación o por transaminación para producir amoníaco y cadenas carbonadas. Estas últimas se incorporan al ciclo de Krebs para ser oxidadas. El amoníaco es un producto de desecho, fuertemente tóxico, del que los animales acuáticos se desprenden rápidamente, normalmente a través de sus superficies respiratorias. Sin embargo, los animales terrestres convierten el amoníaco en compuestos mucho menos tóxicos, urea y ácido úrico, para su excreción.

La integración de las rutas metabólicas está rigidamente regulada por mecanismos que controlan tanto la cantidad como la actividad de las enzimas. La cantidad de enzimas está regulada por ciertas moléculas que activan o desactivan la síntesis enzimática. La actividad enzimática puede alterarse por la presencia o la ausencia de metabolitos que producen cambios de configuración en las enzimas y, por tanto, aumentan o disminuyen su eficacia como catalizadores.

CUESTIONARIO

1. Enuncie la primera y la segunda leyes de la termodinámica. Los seres vivos parecen violar la segunda ley de la termodinámica, ya que mantienen un alto grado de organización a pesar de la tendencia universal hacia el incremento de la desorganización; ¿cuál es la explicación de esta paradoja?
2. Explique lo que se entiende por «energía libre» de un sistema. Una reacción que se produce espontáneamente, ¿tendrá un cambio positivo o negativo de energía libre?
3. Muchas reacciones bioquímicas se producen lentamente, hasta que se supera el umbral energético para el cambio. ¿Cómo se lleva esto a cabo en los seres vivos?
4. ¿Qué sucede en la formación de un complejo enzima-sustrato que favorece la rotura de los enlaces del sustrato?
5. ¿Qué se conoce como «enlaces de alta energía»? ¿Por qué es bueno que los seres vivos produzcan moléculas con este tipo de enlaces?
6. Si el ATP es capaz de proporcionar energía a una reacción endergónica, ¿por qué no puede considerarse como un combustible?
7. ¿Qué es una reacción de oxidación-reducción y por qué se consideran tan importantes en el metabolismo celular?
8. Cite un ejemplo de aceptor final de electrones en los organismos aerobios y otro en los anaerobios. ¿Por qué es más eficaz el metabolismo aerobio que el anaerobio?

9. ¿Por qué es necesario que la glucosa sea «mejorada», con un enlace fosfato de alta energía antes de ser degradada en la ruta glicolítica?
10. ¿Qué les ocurre a los electrones extraídos durante la oxidación de las triosas fosfato en la glicólisis?
11. ¿Por qué se considera a la acetil-CoA como un intermediario fundamental en la respiración?
12. ¿Por qué los átomos de oxígeno son importantes en la fosforilación oxidativa? ¿Qué consecuencias tendría su falta durante un período breve de tiempo en los tejidos que habitualmente emplean la fosforilación oxidativa para obtener energía?
13. Explique cómo pueden los animales producir ATP *sin* oxígeno. Ya que la glicólisis anaerobia es mucho menos eficaz que la fosforilación oxidativa, ¿por qué no se ha descartado la glicólisis anaerobia durante la evolución animal?
14. ¿Por qué se denomina a la grasa de los animales «el combustible rey»? ¿Cuál es el significado de la acetil-CoA en el metabolismo de los lípidos?
15. La degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos, amoníaco y cadenas carbonadas. ¿Qué les ocurre a estos productos?
16. Explique la relación que hay entre la cantidad de agua en el ambiente en que vive un animal y el tipo de desecho nitrogenado que produce.
17. Explique tres maneras por las que pueden regularse las enzimas en las células.

BIBLIOGRAFÍA

- Berg, J., J. Tymoczko, and L. Stryer. 2002. Biochemistry, ed. 5. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *Uno de los mejores tratados de bioquímica para estudiantes.*
- Dickerson, R. E. 1980. Cytochrome c and the evolution of energy metabolism. *Sci. Am.* **242**:136–153 (Mar.). *Cómo ha evolucionado el metabolismo de los organismos modernos.*
- Hinkle, P., and R. McCarty. 1978. How cells make ATP. *Sci. Am.* **238**:104–123 (Mar.). *Buena descripción de la hipótesis quimiosmótica de la formación de ATP a partir de los electrones desprendidos de los combustibles ingeridos.*
- Lodish, H., A. Berk, S. L. Zipurky, P. Matsudaira, D. Baltimore, and J. Darnell. 2000. Molecular cell biology, ed. 4. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *El Capítulo 16 trata el metabolismo de una forma extensa y está bien ilustrado.*
- Wolfe, S. L. 1995. Introduction to cell and molecular biology. Belmont, California, Wadsworth Publishing Company. *Trata los mismos temas que el gran tratado de este autor, aunque de forma menos detallada.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Energy and Laws of Thermodynamics
Enzymes
Energy and Enzymes
Cellular Respiration
Aerobic Respiration
Anaerobic Respiration and Fermentation Pathways

PARTE SEGUNDA

2 Continuidad y evolución de la vida animal



Hembras de Cardinalis cardinalis (izquierda) y de Cardinalis sinuatus (derecha).

- 5 Los principios de la genética
- 6 Evolución orgánica
- 7 El proceso reproductor
- 8 Principios del desarrollo

Los principios de la genética



Jardín en que Gregor Mendel realizó sus experimentos, Brno, República Checa.

Un código para todo lo vivo

El principio de la transmisión hereditaria es la clave central de la vida sobre la Tierra: todos los organismos heredan de sus progenitores la organización estructural y funcional. Lo que hereda la descendencia no es una copia exacta de los padres, pero sí un conjunto de instrucciones codificadas que el organismo en desarrollo utiliza para construir un cuerpo parecido al de sus progenitores. Estas instrucciones existen en forma de genes, que son las unidades fundamentales de la herencia. Uno de los grandes avances de la Biología moderna fue el descubrimiento de la naturaleza de esas instrucciones codificadas en los genes realizado en 1953 por James

Watson y Francis Crick. El material genético (ácido desoxirribonucleico, DNA) está formado por bases nitrogenadas dispuestas a lo largo de una cadena de unidades de fosfato y azúcares. El código genético se basa en el orden lineal de la secuencia de bases en la cadena de DNA.

Debido a que las moléculas de DNA se autorreplican y pasan de una generación a otra, las variaciones genéticas se pueden heredar y se pueden extender en una población. Tales alteraciones moleculares, denominadas mutaciones, son la fuente última de la variación biológica y la materia prima de la evolución.

Un principio básico de la teoría evolutiva moderna es que los organismos alcanzan su diversidad a través de modificaciones hereditarias de las poblaciones. Todos los linajes de plantas y animales están emparentados por su ascendencia de poblaciones ancestrales comunes.

La herencia establece la continuidad de las formas de vida. Aunque ascendientes y descendientes en una generación concreta puedan parecer diferentes, existe, sin embargo, una continuidad genética que se transmite de generación en generación en cualquier especie de planta o animal. En otras palabras, «lo semejante engendra lo semejante». Con todo, los hijos no son réplicas exactas de sus padres. Algunos de sus rasgos muestran semejanzas con uno de sus progenitores o con ambos, pero también aparecen otros que no se encuentran en ninguno. Lo que un individuo realmente hereda de sus padres es cierto tipo de organización germinal (**genes**) que, bajo la influencia de factores ambientales, guía la secuencia ordenada de la diferenciación desde el óvulo fecundado hasta el ser humano, con sus características físicas únicas, tal y como las vemos. Cada generación lega a la siguiente las instrucciones necesarias para mantener la continuidad de la vida.

El gen es la entidad unitaria de la herencia, la base germinal de cada característica que aparece en un organismo. El estudio de lo que son los genes y cómo funcionan constituye la ciencia Genética. Es una ciencia que trata sobre las causas que subyacen a la *semejanza*, como se observa en la gran fidelidad de la reproducción, y a la *variación*, que constituye la materia prima de la evolución orgánica. Todos los seres vivos utilizan el mismo sistema de almacenar información, de transferirla y de traducirla, con lo que ha proporcionado una explicación tanto para la estabilidad de todo lo vivo como para su origen a partir de una forma ancestral común. Éste es uno de los conceptos unificadores más importantes de la Biología.

LAS INVESTIGACIONES DE MENDEL

El primero en formular los principios de la herencia fue Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Figura 5-1 y p. 19), un monje agustino que vivió en Brünn (Brno), Moravia. En aquel tiempo, Brünn formaba parte de Austria, pero ahora se encuentra en la parte este de la República Checa. Mientras llevaba a cabo experimentos de cultivo en un pequeño jardín del monasterio entre 1856 y 1864, Mendel examinó minuciosamente la progenie de muchos miles de plantas. Enunció de forma simple y elegante las leyes que rigen la transmisión de los caracteres de los progenitores a sus descendientes. Sus descubrimientos, publicados en 1866, fueron de gran importancia, al aparecer inmediatamente después de la publicación de *El origen de las especies por medio de la selección natural* de Darwin. Sin embargo, los descubrimientos de Mendel permanecieron despreciados y olvidados hasta 1900, unos 35 años después de haber llevado a cabo el trabajo y 16 años tras la muerte de Mendel.

Las observaciones clásicas de Mendel se basaron en los guisantes de jardín ya que eran de raza pura y se diferenciaban unos de otros por diversas características evidentes. Por ejemplo, algunas variedades eran manifiestamente enanas, mientras que otras eran altas. Una segunda razón para elegir los guisantes fue que se autofecundaban, pero también se podían realizar fecundaciones cruzadas experimentalmente. Mendel escogió características sencillas y fuertemente contrastadas, evitando cuidadosamente aquellas que fueran meramente cuantitativas o intermedias. Seleccionó pares de caracteres contrastados como son plantas altas y plantas enanas, semillas lisas y semillas rugosas (Figura 5-1).

Se avanzó un paso gigante en la genética cromosómica cuando el genetista americano Thomas Hunt Morgan y sus colegas seleccionaron para sus estudios a la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* (1910-1920). Las moscas se podían criar, con un bajo coste y fácilmente, en frascos de laboratorio y se podían alimentar con un medio simple a base de plátanos y levadura. Lo más importante es que se producía una nueva generación cada 10 días, lo que permitió a Morgan trabajar 25 veces más rápido que con organismos que necesitan un año para madurar, como los guisantes de jardín. El trabajo de Morgan condujo a la realización de mapas de los genes en los cromosomas y fundó la disciplina de la citogenética.

Mendel cruzó plantas con uno de estos caracteres con plantas que poseían el carácter contrario. Lo hizo extirpando los estambres (parte masculina, que contiene el polen) de una flor para evitar la autofecundación y colocando en el estigma (parte femenina de la flor) de esta flor polen de otra planta con el carácter opuesto. La polinización por otros medios, como el viento o los insectos, es rara, por lo que no afectó a sus resultados. Cuando la planta fecundada por cruce daba semillas, observaba el tipo de plantas (híbridos) que crecían a partir de esas semillas. Entonces, estos híbridos se reprodujeron por autofecundación.

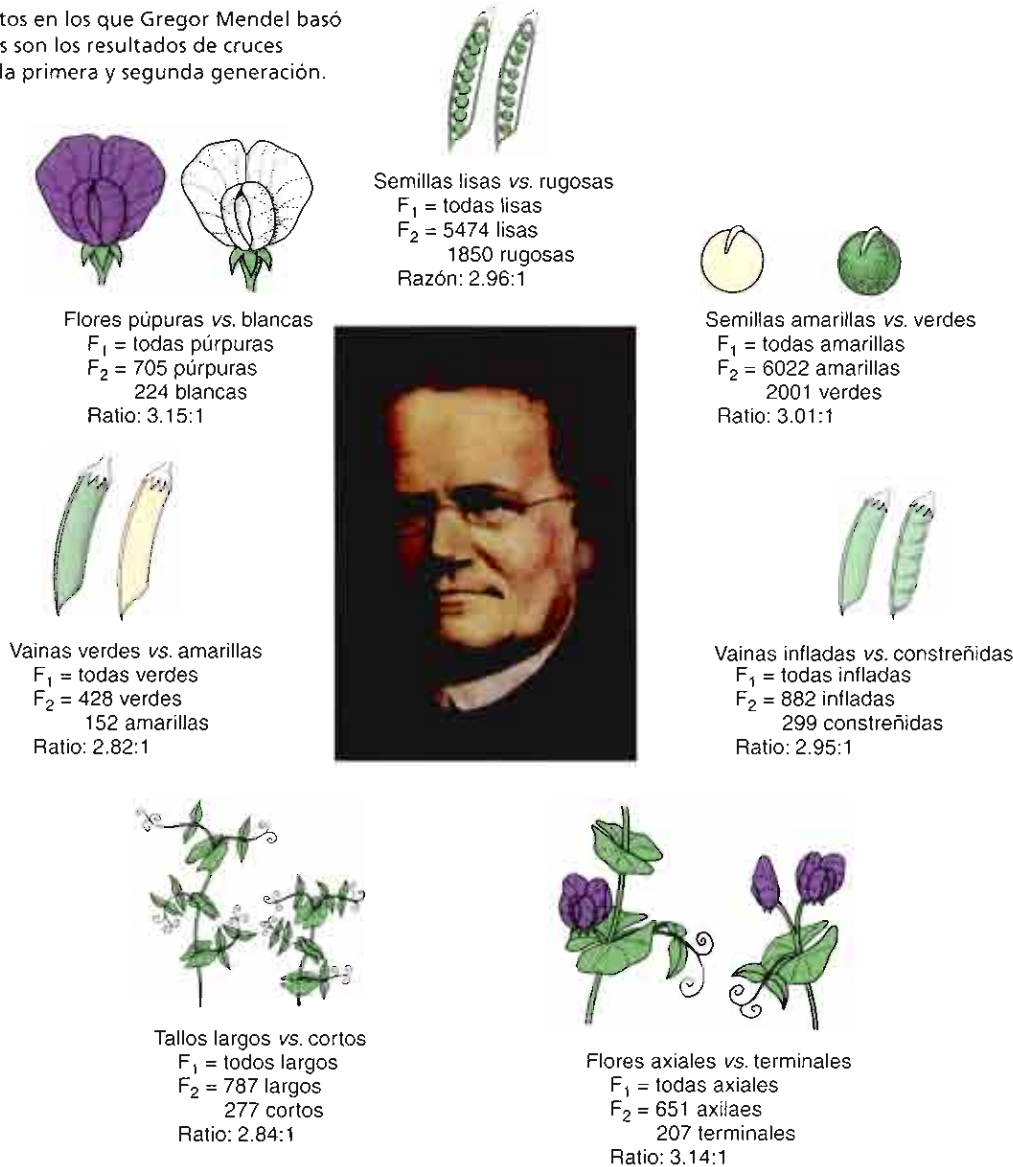
Mendel no sabía nada de la base citológica de la herencia, ya que los cromosomas y los genes eran desconocidos para él. Aunque podemos admirar la inteligencia de Mendel en su descubrimiento de los principios de la herencia sin tener conocimiento de los cromosomas, estos principios son ciertamente más fáciles de entender si revisamos primero el comportamiento cromosómico, especialmente en la meiosis.

BASE CROMOSÓMICA DE LA HERENCIA

En los organismos con reproducción sexual hay **células sexuales** especiales o **gametos** (óvulos y espermatozoi-

Figura 5-1

Los siete experimentos en los que Gregor Mendel basó sus postulados. Éstos son los resultados de cruces monohíbridos para la primera y segunda generación.



des) que transmiten la información genética desde los progenitores a la descendencia. La explicación científica de los principios genéticos requirió del estudio de las células germinales y su comportamiento. lo que significó trabajar hacia atrás desde ciertos resultados patentes de la herencia, hasta los mecanismos responsables de tales resultados. Pronto se sospechó que el núcleo, y especialmente los cromosomas de las células sexuales, encerraban el secreto del mecanismo de la herencia. Los cromosomas aparentemente son las únicas entidades que se transmiten en cantidades iguales desde ambos progenitores a la descendencia.

Cuando se redescubrieron las leyes de Mendel en 1900, quedó patente su paralelismo con el comportamiento citológico de los cromosomas. Experimentos posteriores mostraron que los cromosomas llevaban el material hereditario.

Meiosis: división reductora de los gametos

Aunque las especies de los animales se diferencian por poseer en sus células somáticas un número característico de cromosomas, y éstos tienen un tamaño y una forma que también son característicos, una propiedad común a todos ellos es que se presentan por parejas. Los dos miembros de una pareja de cromosomas contienen genes similares, en los que están codificados los mismos grupos de rasgos y generalmente, aunque no siempre, tienen el mismo tamaño y forma. Los miembros de cada una de estas parejas se denominan cromosomas **homólogos**; y cada miembro de la pareja es un **homólogo**. Un homólogo proviene del progenitor femenino y el otro del masculino. La meiosis consiste en *dos* divisiones nucleares especiales en las que el material genético se replica y

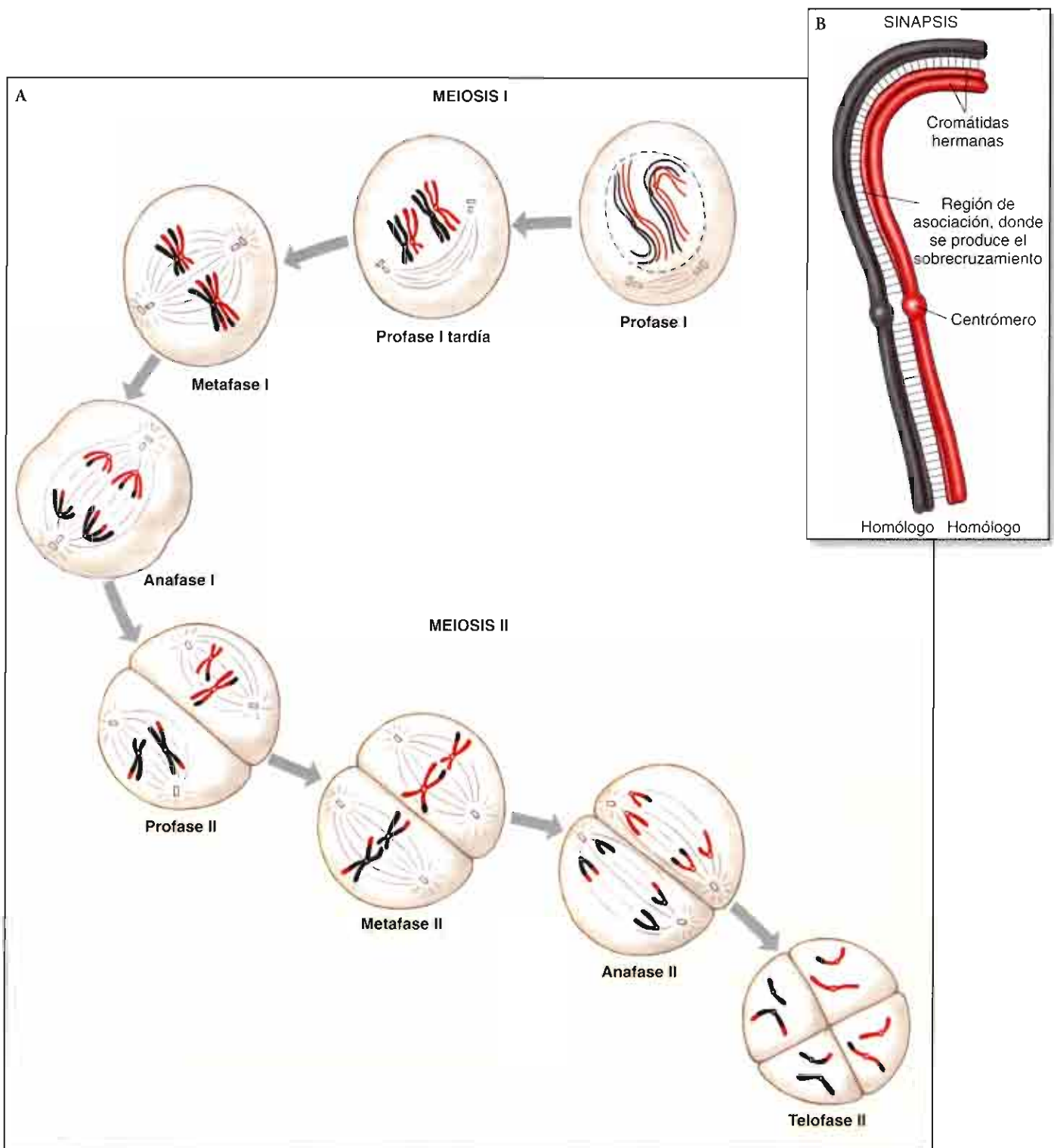


Figura 5-2

A, Meiosis en una célula sexual con dos pares de cromosomas. Profase I, los cromosomas homólogos se emparejan (sinapsis) formando bivalentes. Al final de la profase I, los bivalentes están formados por dos pares de cromátidas. Metafase I, los bivalentes se sitúan en el ecuador del huso. Anafase I, las diadas de los antiguos bivalentes se desplazan hacia polos opuestos. Profase II, las células hijas contienen un cromosoma de cada par de homólogos (haploide) pero cada cromosoma se ha replicado (dos cromátidas unidas por el centrómero). Metafase II, las diadas se sitúan en el ecuador del huso. Anafase II, se separan las cromátidas de cada diada. Telofase II, se forman cuatro células haploides (gametos), cada una con los cromosomas sin replicar (una cromátida por cromosoma). B, La sinapsis se produce en la profase I, en la que los cromosomas homólogos se pueden romper e intercambiar porciones equivalentes. Las cromátidas hermanas emparejadas y la región de asociación cercana se extienden a lo largo de todo el bivalente.

a continuación se producen dos divisiones celulares consecutivas (Figura 5-2). El resultado es un grupo de cuatro células hijas, cada una de las cuales sólo tiene un miembro de cada pareja de cromosomas homólogos. Los cromosomas presentes en cada célula hija tras la meiosis se denominan, en conjunto, dotación cromosómica sencilla. El número de cromosomas de una dotación sencilla, que varía con las especies, se denomina número **haploide** (n) de cromosomas. Cuando un par de gametos se unen en el momento de la fecundación, cada uno de ellos aporta su dotación cromosómica a la célula recién formada, llamada **zigoto**, que, por tanto, tendrá dos dotaciones cromosómicas completas. El número de cromosomas de estas dos dotaciones cromosómicas completas se denomina número **diploide** ($2n$). Los cigotos y las células somáticas en humanos normalmente tienen un número diploide de 46 cromosomas; los gametos tienen el número haploide (n), ó 23, y la meiosis reduce el número de cromosomas de diploide a haploide.

Cada una de las células del cuerpo tiene *dos* copias del gen responsable de la codificación de una característica concreta, una en cada uno de los cromosomas homólogos. Las formas alternativas de los genes para la misma característica se denominan formas **alélicas**, o **alelos**. A veces, solamente uno de estos alelos tiene efecto visible sobre el organismo, aunque en cada célula están los dos y, tanto uno como otro, pueden haber pasado a la descendencia como resultado de la meiosis y de la correspondiente fecundación.

Los alelos son formas alternativas del mismo gen que han surgido por mutación de una secuencia de DNA. Como un equipo de béisbol que tiene varios bateadores, sólo uno de los cuales a la vez puede ocupar el puesto de bateador en el campo, sólo un alelo puede ocupar un locus cromosómico (posición). Los alelos alternativos para el locus pueden estar en cromosomas homólogos de un mismo individuo, haciendo que dicho individuo sea heterocigótico para el gen en cuestión. Se pueden encontrar numerosas formas alélicas de un gen en diferentes individuos de una población

Durante el crecimiento de un individuo, todas las células que se están dividiendo mitóticamente contienen un juego doble de cromosomas (la mitosis se describe en la p. 59). En los órganos reproductores, los gametos (células germinales) se forman después de la meiosis, que *separa* los cromosomas de cada par de homólogos. Si no fuera por esta división reductora, la unión del óvulo y el espermatozoide produciría un individuo con el doble de los cromosomas que los progenitores. La continuación de este proceso en sólo unas pocas generaciones podría generar un número astronómico de cromosomas en cada célula.

La mayoría de las propiedades únicas de la meiosis tienen lugar durante la profase de la primera división

meiótica (Figura 5-2). Los dos miembros de cada par de cromosomas homólogos se ponen en contacto lateralmente (**sinapsis**) para formar un **bivalente**, lo que permite que se produzca la recombinación génica entre los cromosomas homólogos pareados (p. 100). Cada cromosoma del bivalente ya se ha replicado para formar dos cromátidas, cada una de las cuales pasará a ser un nuevo cromosoma. Las dos cromátidas están unidas por un punto, el centrómero, de tal forma que cada bivalente está formado por dos pares de cromátidas (cada par es una **diada**), o *cuatro* futuros cromosomas y por tanto se denomina **tétrada**. La posición o localización de cualquier gen sobre un cromosoma se denomina el **locus** del gen (pl., **loci**) y en la sinapsis todos los loci de los genes de una cromátida normalmente se sitúan exactamente enfrentados a los loci correspondientes de la cromátida hermana y entre las cromátidas de los cromosomas homólogos. Hacia el final de la profase, los cromosomas se acortan y engrosan y entonces empieza la primera división meiótica. Al contrario que en la mitosis, los centrómeros que mantienen juntas a las cromátidas *no se dividen* en la anafase. Como resultado, cada una de las diadas es empujada hacia cada polo por los microtúbulos del huso acromático. Por tanto, al final de la primera división meiótica, las células hijas contienen *un* cromosoma de *cada* par de homólogos de las células progenitoras, por lo que el número total de cromosomas se ha reducido hasta ser haploide. Sin embargo, debido a que cada cromosoma está formado por dos cromátidas unidas por el centrómero, cada célula contiene una cantidad $2n$ de DNA.

La segunda división meiótica recuerda más a los procesos que tienen lugar en la mitosis. Las diadas se separan al principio de la anafase por la división de sus centrómeros y los cromosomas de una sola cromátida se desplazan hacia cada polo. Así, al final de la segunda división meiótica, las células tienen un número haploide de cromosomas y una cantidad n de DNA. Cada cromátida de la tétrada original termina en un núcleo separado. Se forman cuatro productos, cada uno de los cuales presenta un juego haploide completo de cromosomas y sólo un alelo de cada gen. Solamente uno de los cuatro productos en la gametogénesis femenina será un gameto funcional (p. 159).

Determinación del sexo

Antes de que se pusiera de manifiesto la importancia de los cromosomas en la herencia, a principios del siglo xx, se desconocía por completo el control genético del sexo. La primera pista científica sobre la determinación cromosómica del sexo se produjo en 1902, cuando C. McClung observó cómo las chinches (Hemiptera) producían dos tipos de espermatozoides aproximadamente en igual número. Un tipo contenía, entre su juego normal de cromosomas, un cromosoma denominado accesorio que faltaba en el otro tipo de espermatozoides. Ya que todos los óvulos de estas especies tenían el mismo número haploide de cromosomas, la mitad de los espermatozoides ten-

drían el mismo número de cromosomas que los óvulos y la otra mitad tendrían un cromosoma menos. Cuando un óvulo se fecundaba con un espermatozoide que llevaba el cromosoma accesorio (sexual), la descendencia resultante era una hembra; cuando era fecundado por un espermatozoide sin cromosoma accesorio, la descendencia era un macho. Por tanto se realizó una distinción entre cromosomas sexuales, que determinaban el sexo (y los caracteres ligados al sexo), y los **autosomas**, el resto de cromosomas que no influía en el sexo. Este particular tipo de determinación del sexo se denomina a veces como tipo XX-X0, lo que indica que las hembras tienen dos cromosomas X y los machos sólo tienen un cromosoma X (el 0 denota ausencia de cromosoma). El método XX-X0 de determinación del sexo se representa en la Figura 5-3.

La especulación de cómo se producía la determinación del sexo en los animales dio lugar a teorías increíbles como, por ejemplo, que los dos testículos del macho contenían distintos tipos de semen, uno que produciría machos y el otro hembras. No es difícil imaginar el abuso y mutilación a la que se sometieron a los animales domésticos cuando se realizaban intentos de alterar las proporciones de machos y hembras en el ganado. Otra conjetura afirmaba que el sexo de la descendencia estaba determinado por el progenitor más «potentemente» sexuado. Un padre especialmente masculino debería producir hijos y un padre afeminado sólo hijas. Estas ideas erróneas han persistido hasta hace poco tiempo.

Más tarde se descubrieron otros tipos de determinación del sexo. En el hombre y en otros muchos animales, ambos sexos presentan el mismo número de cromosomas; sin embargo, los cromosomas sexuales son iguales en las hembras (XX) y distintos en los machos (XY). Por esta razón el óvulo humano tiene 22 autosomas + 1 cromosoma X. Los espermatozoides son de dos tipos: la mitad lleva 22 autosomas + 1 cromosoma X y la otra mitad lleva 22 autosomas + 1 cromosoma Y. El cromosoma Y es mucho más pequeño que el X y contiene muy poca información genética. En la fecundación, cuando se juntan 2 cromosomas X, la descendencia es una hembra; cuando se juntan uno X y uno Y la descendencia es un macho. El tipo XX-XY de determinación del sexo se muestra en la Figura 5-4.

Un tercer tipo de determinación del sexo se encuentra en las aves, las polillas, las mariposas y algunos peces, en los que el macho tiene 2 cromosomas X (que se denominan a veces ZZ) y la hembra uno X y uno Y (o ZW). Finalmente, existen algunos invertebrados (p. 508) y vertebrados (p. 652) en los que el sexo viene determinado por las condiciones ambientales o del comportamiento más que por los cromosomas sexuales, o por loci

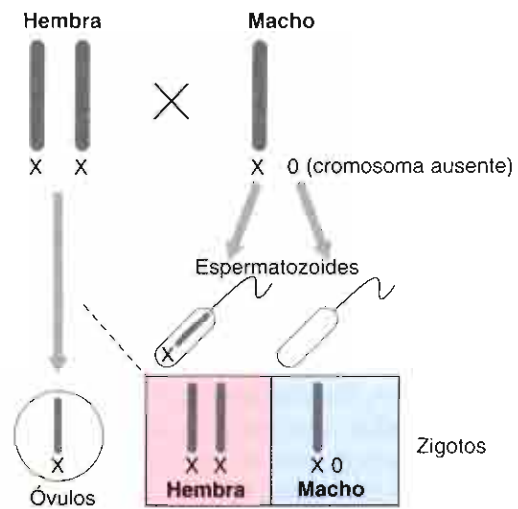


Figura 5-3

Determinación del sexo, tipo XX-X0.

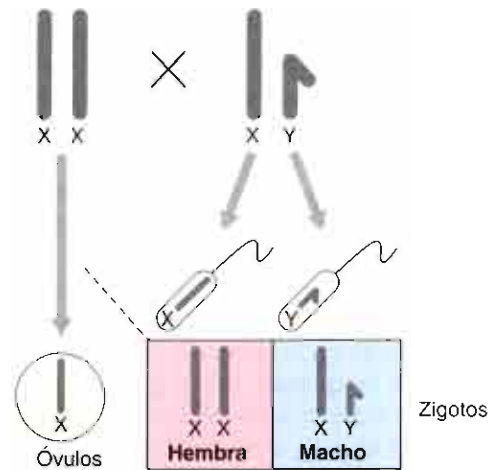


Figura 5-4

Determinación del sexo, tipo XX-XY.

genéticos cuya variación no se asocia con una diferencia visible en la estructura cromosómica.

En el caso de los cromosomas X e Y, los cromosomas homólogos son distintos en forma y tamaño. Por tanto, no llevan los mismos genes. Los genes del cromosoma X con frecuencia no tienen sus correspondientes alelos en el diminuto cromosoma Y. Este hecho es muy importante en la herencia ligada al sexo (p. 98).

LEYES MENDELIANAS DE LA HERENCIA

Primera Ley de Mendel

La **ley de la segregación** de Mendel establece que *en la formación de los gametos, los factores pares que especifican fenotipos alternativos (caracteres visibles) se segregan*

de forma independiente. En uno de sus experimentos originales, Mendel polinizó plantas altas de raza pura con el polen de plantas enanas de raza pura. Por tanto, los caracteres visibles, o **fenotipos**, eran alto y enano. Encontró que toda la progenie en la primera generación (F_1) era tan alta como los progenitores altos del cruce. El cruce recíproco —plantas enanas polinizadas con plantas altas— produjo el mismo resultado. Esto siempre ocurría con independencia de la forma de realizar el cruce. Obviamente, este tipo de herencia no era una mezcla de dos caracteres, ya que ningún individuo de la progenie resultó de tamaño intermedio.

A continuación, Mendel autofecundó las plantas altas de la F_1 y se produjo una progenie de varios cientos de individuos, la segunda generación (F_2). Esta vez aparecieron plantas tanto altas como enanas. De nuevo no había mezcla (no había plantas de tamaño intermedio), pero la aparición de plantas enanas a partir de plantas parentales altas era sorprendente. El carácter enano, presente en los abuelos pero no en los padres, había reaparecido. Cuando contó el número real de plantas altas y enanas de la generación F_2 , descubrió que había casi exactamente tres veces más plantas altas que enanas.

Mendel repitió entonces este experimento con los otros seis caracteres contrastados que había escogido y, en cada caso, obtuvo proporciones muy próximas a 3:1 (Figura 5-1). En este punto debió quedar claro para Mendel que estaba tratando con determinantes hereditarios para los caracteres opuestos que no se mezclaban al juntarse. Incluso aunque el carácter enano desapareció en la generación F_1 , reapareció íntegramente en la F_2 . Concluyó que las plantas de la generación F_1 llevaban determinantes (que él llamó «factores») de ambos progenitores, altos y enanos, a pesar de que sólo el carácter alto se expresó en la generación F_1 .

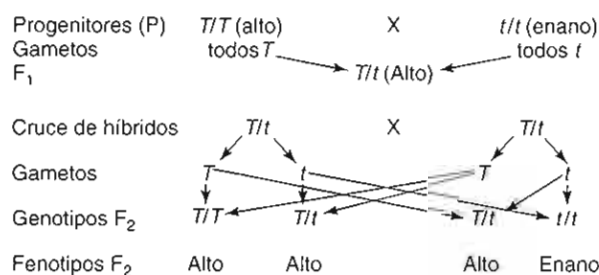
Mendel llamó al factor alto **dominante** y al bajo **recesivo**. De forma similar, los demás pares de caracteres que estudió mostraron dominancia y recesividad. Allí donde se presente un factor dominante, el recesivo no se puede apreciar. El factor recesivo aparecerá solamente cuando ambos factores sean recesivos o, en otras palabras, en condiciones puras.

Al representar sus cruces, Mendel utilizó letras como símbolos: una letra mayúscula representa un carácter dominante y la correspondiente letra minúscula el correspondiente carácter recesivo. Los genetistas modernos todavía siguen esta costumbre. Así, los factores para plantas altas puras se podrían representar por T/T , los recesivos puros por t/t y los mixtos o híbridos de las dos plantas por T/t . La barra indica que los alelos están en cromosomas homólogos. El cigoto lleva la constitución genética completa del organismo. Todos los gametos producidos por T/T deben ser necesariamente T , mientras que aquellos producidos por t/t deben ser t . Así, un cigoto producido por la unión de los dos debe ser T/t , un **heterocigoto**. Por otra parte, las plantas altas puras (T/T) y las plantas enanas puras (t/t) son **homocigotas**, lo que significa que

los pares de factores (alelos) son iguales en los cromosomas homólogos. Un cruce que implique sólo a un par de caracteres opuestos se denomina **cruce monohíbrido**.

En el cruce de plantas altas con plantas enanas había dos fenotipos: alto y enano. De acuerdo con las fórmulas genéticas hay tres tipos *hereditarios*: T/T , T/t y t/t . Estos son los llamados **genotipos**. Un genotipo es una combinación alélica (T/T , T/t o t/t) y el fenotipo es el correspondiente aspecto del organismo (alto o enano).

Uno de los cruces originales de Mendel (plantas altas con plantas enanas) se podría representar como sigue:



Todas las combinaciones posibles de gametos F_1 en los cigotos de la F_2 producirán una proporción fenotípica 3:1 y una proporción genotípica 1:2:1. Es conveniente en tales cruces utilizar el método del cuadro diseñado por Punnett para representar las distintas combinaciones que resultan de un cruce. El siguiente esquema se podría aplicar en los cruces de la generación F_2 :

		Óvulos	
Polen	$\frac{1}{2} T$	$\frac{1}{4} T/T$ (homocigoto alto)	$\frac{1}{4} T/t$ (híbrido alto)
	$\frac{1}{2} t$	$\frac{1}{4} T/t$ (híbrido alto)	$\frac{1}{4} t/t$ (homocigoto enano)

Razón: 3 altos por 1 enano

El siguiente paso fue muy importante, ya que capacitó a Mendel para probar su hipótesis de que todas las plantas contenían factores no miscibles procedentes de ambos progenitores. Autofecundó las plantas de la generación F_2 , esto es, fecundó el estigma de una flor con el polen de esa misma flor. Los resultados mostraron que las plantas enanas de la F_2 autopolinizadas producían solamente plantas enanas, mientras que un tercio de las plantas altas de la F_2 producían plantas altas y los otros dos tercios daban lugar a plantas tanto altas como enanas con una razón de 3:1, exactamente como lo habían hecho las plantas de la F_1 . Los genotipos y los fenotipos fueron como sigue:

Plantas F_2 : $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} T/T \xrightarrow{\text{Autofecundación}} \text{Todas } T/T \text{ (homocigotas altas)} \\ \frac{1}{2} T/t \xrightarrow{\text{Autofecundación}} 1 T/T : 2 T/t : 1 t/t \text{ (3 altas : 1 enanas)} \\ \frac{1}{4} t/t \xrightarrow{\text{Autofecundación}} \text{Todas } t/t \text{ (homocigotas enanas)} \end{array} \right.$

Este experimento mostró que las plantas enanas eran puras, ya que siempre daban lugar a plantas enanas cuando se autofecundaban; las plantas altas eran tanto altas puras como altas híbridas. También demostró que el carácter enano, aunque desaparecía primero en las plantas de la F_1 , donde todas eran altas, aparecía de nuevo en las plantas de la F_2 .

Mendel razonó que los factores para la altura y el enanismo eran unidades que no se mezclaban cuando se manifestaban juntas en un ejemplar híbrido. La generación F_1 contenía ambas unidades o factores, pero cuando estas plantas formaban sus células germinales, los factores se separaban de forma que cada célula germinal sólo poseía un factor. En una planta pura ambos factores eran iguales y en una híbrida eran diferentes. Mendel concluyó que las células germinales individuales eran siempre puras con respecto a un par de factores opuestos, incluso aunque las células germinales se formaran a partir de individuos híbridos que tuvieran ambos caracteres opuestos.

Esta idea constituyó la base para su ley de la segregación, que establece que siempre que dos factores aparecen juntos en un híbrido, se segregan en gametos distintos que son a su vez producidos por dicho híbrido. Cada uno de los factores puros o alelos que posee el progenitor pasa con igual frecuencia a los gametos. Hoy comprendemos que los factores se segregan porque hay dos alelos para el carácter, uno en cada cromosoma de un par homólogo, pero los gametos sólo reciben uno de cada en la meiosis. Por tanto, el uso actual de la ley de la segregación se refiere a la separación de los cromosomas homólogos durante la meiosis.

La gran contribución de Mendel fue su visión cuantitativa de la herencia. Esto marca realmente el nacimiento de la Genética, ya que antes de Mendel se asumía que los caracteres se mezclaban como dos colores de pintura, un concepto que desafortunadamente persiste todavía en la mente de muchos y que constituyó un problema para la teoría de la Selección Natural de Darwin cuando éste la propuso por primera vez (p. 18). Si los caracteres se mezclaran, la variabilidad se habría perdido en la hibridación. Con la herencia independiente, los diferentes alelos se mantienen intactos a través del proceso de la herencia y se pueden combinar como las piezas de un juego de construcción.

Al no reseñar hallazgos conflictivos, que probablemente deben haber surgido como lo hacen en cualquier investigación original, Mendel ha sido acusado de «preparar» o amañar sus resultados. El hecho es, sin embargo, que él evitó cuidadosamente el material ambiguo y se concentró en el mensaje central, lo que todavía hoy se considera como un logro ejemplar en el análisis experimental.

Cruces prueba

Cuando uno de los alelos es dominante, los individuos heterocigóticos poseen el alelo que hace que su fenotipo sea idéntico al de los individuos homocigóticos para el alelo dominante. Por lo tanto, no se puede determinar el genotipo de estos individuos sólo con observar su fenotipo. Por ejemplo, en el experimento de Mendel de los caracteres alto y enano, es imposible determinar la constitución genética de las plantas altas de la generación F_2 mediante una mera inspección de las plantas. Las tres cuartas partes de esta generación son plantas altas, pero ¿cuáles son heterocigóticas?

Para averiguarlo, como Mendel razonó, se cruzan los individuos problema con recesivos puros. Si las plantas altas son homocigóticas, todas las plantas en dicho cruce prueba resultarán altas, así:

Progenitores		T/T (alto) \times t/t (enano)	
Polen	Óvulos	T	T
	t	T/t (híbrido alto)	T/t (híbrido alto)
	t	T/t (híbrido alto)	T/t (híbrido alto)

Toda la descendencia es T/t (híbrido alto). Si, por otra parte, las plantas altas son heterocigóticas, la mitad de la descendencia es alta y la otra mitad enana, así:

Progenitores		T/t (híbrido alto) \times t/t (enano)	
Polen	Óvulo	T	t
	t	T/t (híbrido alto)	t/t (homocigoto enano)
	t	T/t (híbrido alto)	t/t (homocigoto enano)

El **cruce prueba** se usa con frecuencia en la Genética moderna para conocer la constitución genética de la descendencia y como un medio rápido para producir conjuntos de individuos homocigóticos de animales y plantas.

Herencia intermedia

En algunos casos ningún alelo es completamente dominante sobre el otro y el fenotipo del heterocigoto muestra características intermedias entre las de los progenitores, o bastante diferentes. Esto se denomina **herencia intermedia** o **dominancia incompleta**. En las flores del dondiego de noche (*Mirabilis*), dos variantes alélicas determinan flores rojas frente a rosas o blancas; los homocigotos son de flores rojas o blancas, mientras que los

heterocigotos poseen flores rosas. En cierta raza de gallinas, un cruce entre individuos con plumas de color negro y otros con plumas blanco-moteadas produce una descendencia que presenta un color que no es gris, sino un color distintivo llamado azul Andaluza (Figura 5-5). En cada caso, si se cruzan las F_1 , las F_2 tienen una proporción de 1:2:1 por colores, ó 1 rojo: 2 rosa: 1 blanco para el dondiego de noche y 1 negro: 2 azul: 1 blanco para las gallinas andaluzas. Esto se puede esquematizar, en el caso de las gallinas, como sigue:

Progenitores	B/B (plumas negras)	X	B'/B' (plumas blancas)	
Gametos	todos B		todos B'	
F_1	B/B' (todos azules)			
Cruce de híbridos	B/B'	X	B/B'	
Gametos	B, B'		B, B'	
Genotipos F_2	B/B	B/B'	B/B'	B'/B'
Fenotipos F_2	Negro	Azul	Azul	Blanco

Cuando ninguno de los alelos es recesivo, es costumbre representarlos con letras mayúsculas y distinguirlos mediante la adición de un signo «prima» (B) o por letras en superíndice, por ejemplo, B' (para plumas negras) y B'' (para plumas blancas).

En este tipo de cruzamiento el fenotipo heterocigótico es sin duda una mezcla de los caracteres de ambos progenitores. Es fácil ver cómo observaciones de este tipo podrían reforzar el concepto de «mezcla» en la herencia. Sin embargo, en el cruce de gallinas negras y blancas, o en el de las flores blancas y rojas, *sólo* el híbrido es una mezcla fenotípica; las razas homocigóticas presentan fenotipos idénticos a los fenotipos parentales.

Segunda ley de Mendel

Según la **ley de la segregación independiente** de Mendel, los genes localizados en diferentes pares de cromosomas homólogos se segregan independientemente durante la meiosis. Así, la ley trata de genes para dos caracteres diferentes situados en dos pares distintos de cromosomas. Mendel llevó a cabo experimentos cruzando razas de guisantes que se diferenciaban unas de otras por dos o más caracteres fenotípicos debidos a la variación de genes diferentes.

Mendel ya había establecido que las plantas altas eran dominantes sobre las enanas. También notó que los cruces entre plantas con semillas amarillas y plantas con semillas verdes producían otras con semillas amarillas en la generación F_1 ; por tanto, el amarillo era dominante sobre el verde. El siguiente paso fue realizar un cruce entre plantas que se diferenciaban en estos dos caracteres. Cuando una planta alta con semillas amarillas ($T/T Y/Y$) se cruzó con una planta enana con semillas verdes ($t/t y/y$),

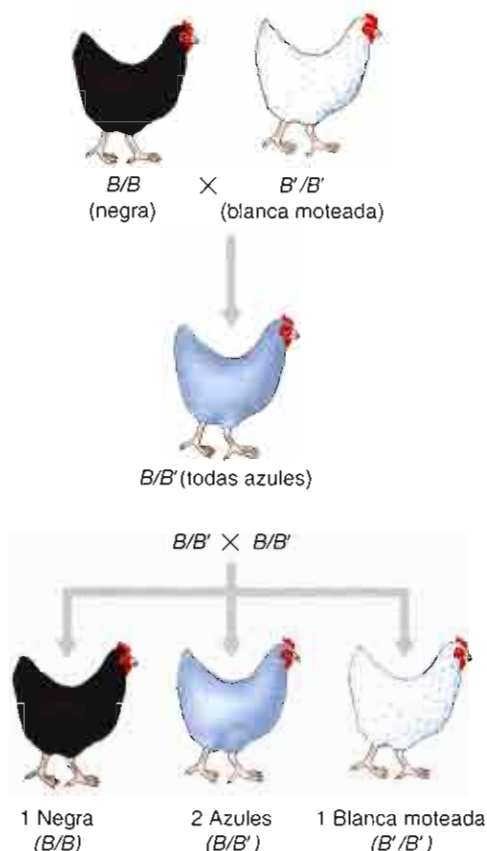


Figura 5-5

Cruce entre gallinas con plumas negras y gallinas con plumas blanco moteadas. Negro y blanco son homocigotos; azul Andaluza es heterocigoto.

y/y), las plantas de la F_1 fueron altas y amarillas, tal y como se esperaba ($T/t Y/y$).

Después los híbridos de la F_1 se autofecundaron, con los resultados de la F_2 que se muestran en la Figura 5-6.

Progenitores	$T/T Y/Y$	x	$t/t y/y$
	(altas, amarillas)		(enanas, verdes)
Gametos	todos TY		todos ty
F_1	$T/t Y/y$ (altas, amarillas)		

Mendel ya sabía que un cruce entre dos plantas con un único par de alelos del genotipo T/t daría una razón 3:1. De forma similar, un cruce entre dos plantas con los genotipos Y/y produciría la misma proporción 3:1. Si examinamos *sólo* los fenotipos esperados en el resultado del experimento dihíbrido, totalizan 12 altos y 4 enanos, lo que se reduce a una proporción 3:1. Por otra parte, un total de 12 plantas tienen semillas amarillas por cada 4 plantas que las tienen verdes, de nuevo una razón 3:1. Así, la proporción monohíbrida permanece para ambos caracteres cuando se consideran independientemente. La razón 9:3:3:1 no es más que una combinación de las dos razones 3:1.

$$3:1 \times 3:1 = 9:3:3:1$$




















Progenitores		Altas amarillas × Enanas verdes $T/T Y/Y$ $t/t y/y$		
F ₁	Todas altas amarillas  $T/t Y/y \times T/t Y/y$			
F ₂	TY	Ty	tY	ty
	 $T/T Y/Y$	 $T/T Y/y$	 $T/t Y/Y$	 $T/t Y/y$
	 $T/T Y/y$	 $T/T y/y$	 $T/t Y/y$	 $T/t y/y$
	 $T/t Y/Y$	 $T/t Y/y$	 $t/t Y/Y$	 $t/t Y/y$
	 $T/t Y/y$	 $T/t y/y$	 $t/t Y/y$	 $t/t y/y$
Razón: 9 altas amarillas : 3 altas verdes : 3 enanas amarillas : 1 enana verde				

Figura 5-6

Método del cuadro de Punnett para la determinación de los genotipos y los fenotipos esperados en un cruce dihibrido para genes de segregación independiente.

Cuando se desconoce uno de los alelos, éste se puede designar por un guión ($T/-$). Esta notación también se utiliza cuando es indistinto que el genotipo sea homocigótico o heterocigótico, así como cuando se contabiliza la totalidad de un cierto fenotipo. El guión puede representar tanto a T como a t .

Los genotipos y fenotipos de la F_2 son como sigue:

1	T/T	Y/Y	} 9 $T/- Y/-$	9 altas amarillas
2	T/t	Y/Y		
2	T/T	Y/y		
4	T/t	Y/y		
1	T/T	y/y	} 3 $T/- y/y$	3 altas verdes
2	T/t	y/y		
1	t/t	Y/Y	} 3 $t/t Y/-$	3 enanas amarillas
2	t/t	Y/y		
1	t/t	y/y	1 $t/t y/y$	1 enana verde

Los resultados de este experimento muestran que la segregación de alelos para la altura de la planta es independiente por completo de la segregación de alelos para el color de la semilla. Por tanto, otra forma de establecer la ley de Mendel de la segregación independiente es que *variantes alélicas de genes diferentes sobre cromosomas distintos se segregan independientemente una de la otra*. La razón es que durante la meiosis la transmisión a un gameto de uno de los homólogos de un par cualquiera es independiente de la de los miembros de las demás parejas. Por supuesto, si los genes estuvieran en el mismo cromosoma se segregarían juntos (estarían ligados) a no ser que se produjera sobrecruzamiento. Los genes ligados se discuten en la página 99.

Una forma de estimar las proporciones de la prole que se espera tengan un determinado genotipo o fenotipo es construir un cuadro de Punnett. Esto es fácil con un cruce monohíbrido; con un cruce dihíbrido el cuadro de Punnett es bastante laborioso; y con un cruce trihíbrido es absolutamente tedioso. Podemos conseguir tales estimaciones de forma mucho más sencilla con simples cálculos de probabilidad. El supuesto básico es que los genotipos de los gametos de un sexo tienen unas probabilidades de unirse a todos los genotipos de los gametos del otro sexo, en proporción al número en que se presenta cada uno. Esto se cumple, generalmente, cuando el tamaño de la muestra es suficientemente grande y los números reales observados están muy cerca de los predichos por las leyes de la probabilidad.

Podemos definir la probabilidad de la forma siguiente:

$$\text{Probabilidad (p)} = \frac{\text{Número de veces que ocurre el suceso}}{\text{Número total de ensayos o posibilidades de que el suceso ocurra}}$$

Por ejemplo, la probabilidad (p) de que al lanzar al aire una moneda caiga de cara es $1/2$ porque la moneda tiene dos caras. La probabilidad de obtener un 3 en una tirada de dado es $1/6$ porque el dado tiene seis caras.

La probabilidad de que sucesos independientes se produzcan juntos (sucesos ordenados) se obtiene por la **regla del producto**, que es simplemente el producto de sus probabilidades individuales. Cuando se lanzan al aire dos monedas, la probabilidad de obtener dos caras es $1/2 \times 1/2 = 1/4$, o una oportunidad de cada cuatro. La probabilidad de obtener dos veces 3 tirando dos dados a la vez es:

$$\text{Probabilidad de obtener dos veces 3} = 1/6 \times 1/6 = 1/36$$

Debe notarse, sin embargo, que una muestra de pequeño tamaño puede proporcionar un resultado bastante diferente al predicho. Así, si tiramos una moneda al aire tres veces y cae las tres de cara, no debemos sorprendernos demasiado. Ahora, si tiramos la moneda mil veces y el número de ocasiones en las que cae de cara difiere mucho de 500, podemos sospechar seriamente que hay algo extraño en la moneda. No obstante, la probabilidad no tienen «memoria». La probabilidad de que al lanzar una moneda caiga de cara sigue siendo de $1/2$ independientemente de las veces que se haya lanzado y de los resultados obtenidos previamente.

Podemos utilizar la regla del producto para predecir las proporciones hereditarias en cruces monohíbridos o dihíbridos (o mayores) si los genes se distribuyen independientemente en los gametos (como ocurría en todos los experimentos de Mendel) (Tabla 5.1).

Alelos múltiples

En la página 90 hemos definido los alelos como formas alternativas de un gen. Aunque un individuo no puede tener más de dos alelos para un locus dado (uno en cada cromosoma del par de homólogos, p. 88), pueden existir muchos más alelos distintos en la población. Un ejemplo es el conjunto de alelos múltiples que afectan al color del pelaje de los conejos. Los diferentes alelos son C (color normal), c^{ch} (color chinchilla), c^h (color himalaya) y c (albino). Los cuatro alelos forman una serie de dominancia, con C dominando sobre cualquier otro. El alelo dominante se escribe siempre a la izquierda y el recesivo a la derecha:

$$\begin{aligned} C/C &= \text{Color normal} \\ c^{ch}/c^h &= \text{Color chinchilla} \\ c^h/c &= \text{Color himalaya} \\ c/c &= \text{Color albino} \end{aligned}$$

Los alelos múltiples surgen a través de mutaciones en el mismo locus del gen durante largos períodos de tiempo. Si existe tiempo suficiente, cualquier gen puede mu-

tar (p. 113) y dar lugar así a muchos alelos diferentes en el mismo locus.

Interacción génica

Los tipos de cruces previamente descritos son simples en el sentido de que los caracteres implicados se deben a la acción de un único gen, pero se conocen muchos casos en los que la variación del carácter se debe a dos o más genes. Mendel probablemente no llegó a comprender el significado real del genotipo, en contraste con el carácter visible, el fenotipo. Ahora sabemos que muchos genotipos distintos pueden afectar a un único fenotipo (**herencia poligénica**).

Además, muchos genes tienen más de un único efecto sobre los fenotipos del organismo, fenómeno denominado **pleiotropía**. Por ejemplo, un gen cuya variación influye sobre el color de ojos puede, al mismo tiempo, influir también en el desarrollo de otros caracteres. Un alelo en un locus puede enmascarar o impedir la expresión de un alelo en otro locus que actúe sobre el mismo carácter, fenómeno que se denomina **epistasia**. Otro caso de interacción génica se da cuando varios conjuntos de alelos pueden producir un efecto acumulativo sobre el mismo carácter.

Varios caracteres del hombre son poligénicos. En tales casos, los caracteres, en vez de tener fenotipos alternativos discretos, muestran una variación continua entre dos extremos. Esto a veces se llama **herencia mezclada**

o **herencia cuantitativa**. En este tipo de herencia, los hijos son a menudo más o menos intermedios con respecto a los dos padres.

Un ejemplo de este tipo es el grado de pigmentación en cruzamientos entre las razas humanas blanca y negra. Los genes acumulativos en tales cruces tienen una expresión cuantitativa. Probablemente en la pigmentación cutánea están implicados tres o cuatro genes, pero simplificaremos nuestra explicación suponiendo que sólo hay dos pares de genes de segregación independiente. Así, una persona con pigmento muy oscuro tiene dos genes para la pigmentación en cromosomas separados ($A/A B/B$). Cada alelo dominante contribuye con una unidad de pigmento. Una persona con pigmento muy claro tiene alelos ($a/a b/b$) que no producen color. (Las pecas que aparecen comúnmente en la piel de personas muy blancas representan un pigmento producido por genes completamente diferentes.) La descendencia de padres muy oscuros y muy claros debería tener un color de piel intermedio ($A/a B/b$).

Los hijos de padres de color de piel intermedio muestran variedad de color, dependiendo del número de genes para la pigmentación que han heredado. El color de su piel varía desde muy oscuro ($A/A B/B$) a oscuro ($A/A B/b$ ó $A/a B/B$), intermedio ($A/A b/b$ ó $A/a B/b$ ó $a/a B/B$), claro ($A/a b/b$ ó $a/a B/b$) o muy claro ($a/a b/b$). Así, es posible que padres heterocigotos para el color de la piel tengan hijos de color más oscuro o más claro que ellos mismos.

TABLA 5.1

Utilización de la regla del producto para determinar las proporciones fenotípicas y genotípicas en un cruce dihíbrido para genes de segregación independiente

Genotipos parentales	$T/t Y/y$	x	$T/t Y/y$
Cruces equivalentes de los monohíbridos	$T/t \times T/t$	y	$Y/y \times Y/y$
Proporciones genotípicas de las F_1 de los cruces monohíbridos	$1/4 T/T$ $2/4 T/t$ $1/4 t/t$		$1/4 Y/Y$ $2/4 Y/y$ $1/4 y/y$
Combinación de las dos proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones genotípicas del dihíbrido	$1/4 T/T$ $2/4 T/t$ $1/4 t/t$	x	$\left\{ \begin{array}{l} 1/4 Y/Y = 1/16 T/T Y/Y \\ 2/4 Y/y = 2/16 T/T Y/y \\ 1/4 y/y = 1/16 T/T y/y \\ 1/4 Y/Y = 2/16 T/t Y/Y \\ 2/4 Y/y = 4/16 T/t Y/y \\ 1/4 y/y = 2/16 T/t y/y \\ 1/4 Y/Y = 1/16 t/t Y/Y \\ 2/4 Y/y = 2/16 t/t Y/y \\ 1/4 y/y = 1/16 t/t y/y \end{array} \right.$
Proporciones fenotípicas de las F_2 de los cruces monohíbridos			$3/4 T/-$ —(alta), $1/4 t/t$ (enana) $3/4 Y/-$ —(amarilla), $1/4 y/y$ (verde)
Combinación de las dos proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones fenotípicas	$3/4 T/-$ $1/4 t/t$	x	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 Y/- = 9/16 T/- Y/-$ —(alta, amarilla) $1/4 y/y = 3/16 T/- y/y$ —(alta, verde) $3/4 Y/- = 3/16 t/t Y/-$ —(enana, amarilla) $1/4 y/y = 1/16 t/t y/y$ —(enana, verde) \end{array} \right.

Por tanto, las proporciones de los fenotipos son = 9 altas, amarillas: 3 altas, verdes: 3 enanas, amarillas: 1 enana, verde

La herencia del color de ojos en el hombre es otro ejemplo de interacción génica. Un alelo (B) determina la presencia de pigmento en la capa frontal del iris. Este alelo es dominante sobre el alelo para la ausencia de pigmento (b). Los genotipos B/B y B/b producen generalmente ojos pardos y el b/b origina ojos azules. Sin embargo, estos fenotipos están muy afectados por muchos genes modificadores que influyen, por ejemplo, sobre la cantidad de pigmento presente, el tono del pigmento y su distribución. Así, una persona con B/b puede incluso tener ojos azules, si los genes modificadores determinan una carencia de pigmento, explicando así los casos raros de hijos con ojos pardos de padres con ojos azules.

Herencia ligada al sexo

Se conoce que la herencia de algunos caracteres depende del sexo del progenitor que lleve el gen y del sexo de la descendencia. Uno de los caracteres ligados al sexo mejor conocido en el hombre es la hemofilia (Capítulo 31,

p. 775). Otro ejemplo es el daltonismo, en el cual los colores rojo y verde son indistinguibles en grado variable. Los hombres daltónicos son mucho más numerosos que las mujeres daltónicas. Cuando aparece en una mujer el daltonismo, sus padres son daltónicos. Además, si una mujer de visión normal y portadora del daltonismo (un **portador** es heterocigótico para el gen y es fenotípicamente normal) tiene hijos, la mitad de ellos serán probablemente daltónicos, independientemente de que el padre tenga la visión alterada o no ¿cómo se explica esto?

El daltonismo y la hemofilia son caracteres recesivos situados sobre el cromosoma X, que se expresan fenotípicamente tanto cuando ambos genes son defectuosos en la hembra como cuando en los machos se presenta un solo gen defectuoso. El patrón hereditario de estas anomalías se muestra, para el caso del daltonismo, en la Figura 5-7. Cuando la madre es portadora y el padre normal, la mitad de los hijos, pero ninguna de las hijas, son daltónicos. Sin embargo, si el padre es daltónico y la madre portadora, la mitad de los hijos y la mitad de las hijas son ciegos para los colores (de media y en una muestra muy amplia). Es fácil comprender entonces por qué tales anomalías son mucho más abundantes en los

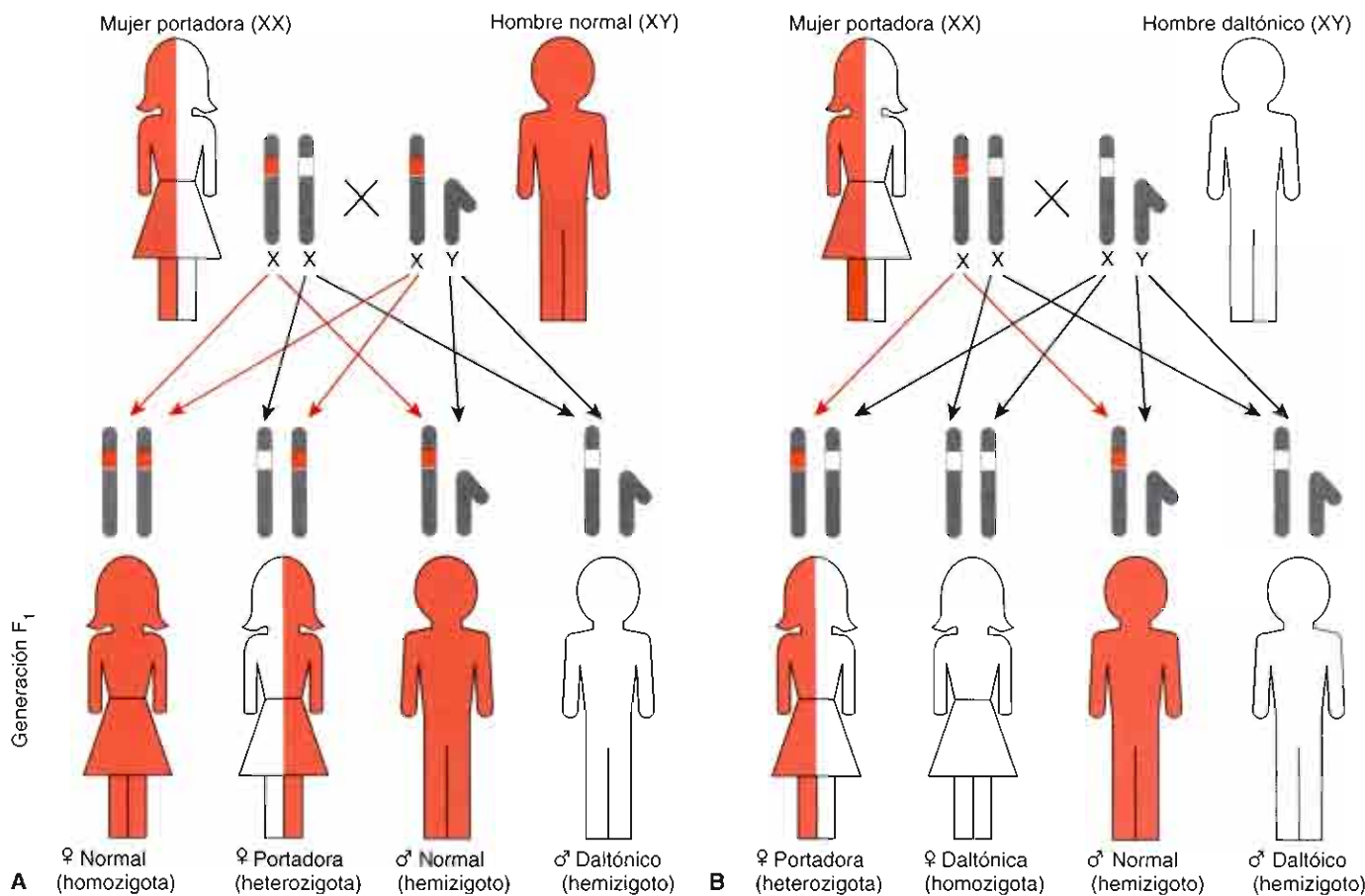


Figura 5-7

Herencia ligada al sexo para el daltonismo en el hombre. **A**, Una madre portadora y un padre normal producen daltonismo en la mitad de sus hijos, pero las hijas son normales. **B**, La mitad de los hijos e hijas de una madre portadora y un padre daltónico son daltónicos.



A Ojos blancos y rojos de *D. melanogaster*

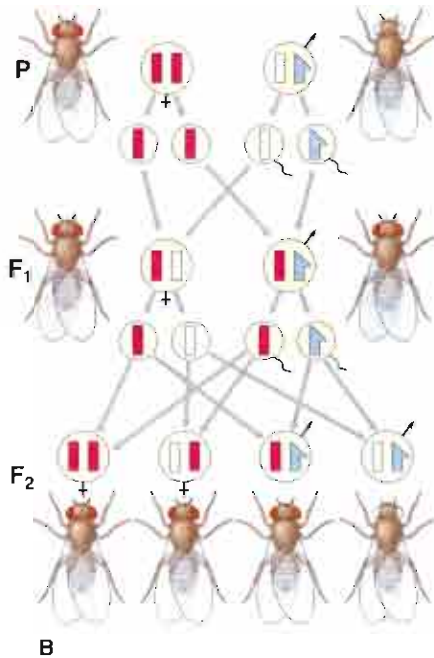


Figura 5-8

Herencia ligada al sexo para el color de ojos en la mosca *Drosophila melanogaster*. A, Ojos blancos y rojos de *D. melanogaster*. B, Los genes para el color de ojos están situados en el cromosoma X; el Y no lleva genes para el color de ojos. El rojo normal es dominante sobre el blanco. Una hembra homocigótica de ojos rojos cruzada con un macho de ojos blancos produce en la F_1 una descendencia toda de ojos rojos. Las proporciones en la F_2 , de cruzar entre sí la F_1 , son: una hembra homocigótica de ojos rojos y una hembra heterocigótica de ojos rojos frente a un macho de ojos rojos y un macho de ojos blancos.

hombres: un único gen recesivo ligado al sexo tiene un efecto visible en los varones ya que éstos sólo tienen un cromosoma X ¿Cómo sería la descendencia de la unión entre una mujer normal homocigótica y un hombre daltonico?

Otro ejemplo de un carácter ligado al sexo fue descubierto por Thomas Hunt Morgan (1910) en *Drosophila*. El color normal de los ojos en esta mosca es rojo, pero existen mutaciones que producen ojos blancos (Figura 5-8). Un gen para el color de los ojos se encuentra en el cromosoma X. Si un macho de raza pura de ojos blancos se cruza con una hembra de ojos rojos, toda la descendencia de la F_1 tiene ojos rojos, ya que este carácter es dominante (Figura 5-8). Si esta generación F_1 se cruza entre sí, todas las hembras de la F_2 tienen ojos rojos, la mitad de los machos tienen ojos rojos y la otra mitad ojos blancos. En esta generación no se encuentran hembras de ojos blancos, solamente los machos poseen el carácter recesivo (ojos blancos). El alelo para los ojos blancos es recesivo y debería aparecer en estado homocigótico. Sin embargo, ya que los machos tienen un único cromosoma X (el cromosoma Y no lleva un gen para el color de ojos), los ojos blancos aparecen allí donde el cromosoma X lle-

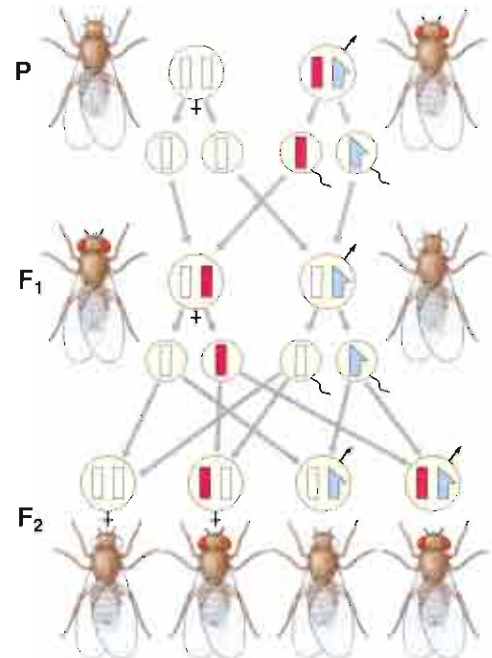


Figura 5-9

Los cruces recíprocos de la Figura 5-8 (hembra homocigótica de ojos blancos con un macho de ojos rojos) producen en la F_1 machos de ojos blancos y hembras de ojos rojos. La F_2 muestra números equivalentes de hembras de ojos rojos y ojos blancos y de machos de ojos rojos y ojos blancos.

ve el alelo para este carácter. Se dice que los machos son **hemizigóticos** (sólo tienen una copia de un locus genético) para los caracteres que se encuentran en el cromosoma X.

Si se realiza el cruce recíproco, en el que las hembras son de ojos blancos y los machos de ojos rojos, todas las hembras de la F_1 son de ojos rojos y los machos de ojos blancos (Figura 5-9). Si esta generación F_1 se cruza entre sí, la generación F_2 muestra igual número de animales de ojos rojos que de ojos blancos, sean machos o hembras.

Ligamiento autosómico y sobre cruzamiento

Ligamiento

Desde que se redescubrieron las leyes de Mendel en 1900, se ha hecho evidente que, en contradicción aparente con la segunda ley de Mendel, no todos los factores se segregan independientemente. De hecho, muchos caracteres se heredan juntos. Como el número de cromosomas de cualquier organismo es relativamente pequeño comparado con el número de caracteres, cada cromosoma debe contener muchos genes. Todos los genes presentes en el mismo cromosoma se dice que están **ligados**. El ligamiento simplemente significa que los genes están sobre el mismo cromosoma y todos los genes pre-

sentes en cromosomas homólogos pertenecen a los mismos grupos de ligamiento. Por tanto, debe haber tantos grupos de ligamiento como pares de cromosomas.

Los genetistas utilizan normalmente la palabra «ligamiento» en dos sentidos bastante diferentes. El ligamiento al sexo se refiere a la herencia de un carácter situado en los cromosomas sexuales y, por tanto, su expresión fenotípica depende del sexo del organismo y de los factores ya citados. El ligamiento autosómico, o simplemente ligamiento, se refiere a la herencia de los genes presentes en un cromosoma autosómico concreto. Las letras que se utilizan para representar dichos genes se escriben, normalmente, sin barra entre ellas, lo que indica que se encuentran en el mismo cromosoma. Por ejemplo, *AB/ab* significa que los genes *A* y *B* están en el mismo cromosoma, mientras que *a* y *b* están en el cromosoma homólogo. Curiosamente, Mendel estudió siete caracteres del guisante de jardín, que se segregaban independientemente debido a que se encontraban en siete cromosomas distintos. Si hubiera estudiado ocho caracteres, no habría encontrado segregación independiente en dos de los caracteres ya que el guisante de jardín solamente tiene siete pares de cromosomas homólogos.

En *Drosophila*, donde este fenómeno se ha estudiado ampliamente, hay cuatro grupos de ligamiento que corresponden a los cuatro pares de cromosomas que presentan estas moscas de la fruta. Normalmente, los cromosomas pequeños tienen grupos pequeños de ligamiento y los cromosomas grandes tienen grupos grandes.

Sobrecruzamiento

El ligamiento, sin embargo, normalmente no es completo. Si llevamos a cabo un experimento en el que cruzamos animales como *Drosophila*, encontramos que los caracteres ligados se separan en cierto porcentaje en la descendencia. La separación de los alelos situados sobre el mismo cromosoma se produce debido al **sobrecruzamiento**.

Durante la prolongada profase de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se rompen e intercambian porciones equivalentes; los genes «cruzan» de un cromosoma a su homólogo y viceversa (Figura 5-10). Cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas que se mantienen juntas por medio de una estructura proteínica que se denomina **complejo sinaptonémico**. Las roturas e intercambios se producen en los puntos correspondientes de cromátidas no hermanas. (También ocurren roturas e intercambios entre cromátidas hermanas, pero normalmente no tienen significado genético, ya que las cromátidas hermanas son idénticas.) El sobrecruzamiento es un medio de intercambiar genes

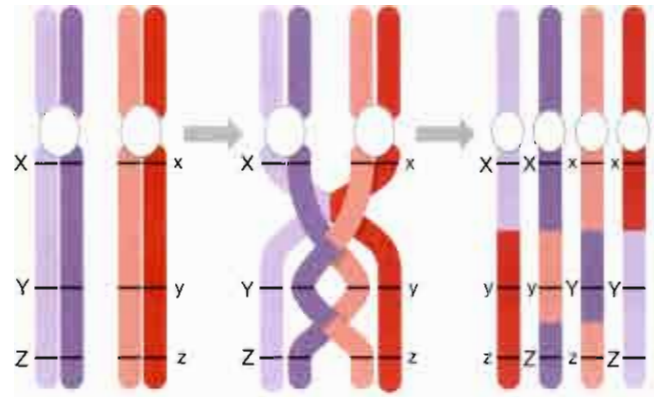


Figura 5-10

Sobrecruzamiento durante la meiosis. Las cromátidas no hermanas intercambian segmentos de tal forma que ninguno de los gametos resultantes es genéticamente igual a los demás. El gen *X* está más lejos del gen *Y* que el *Y* del *Z*, por tanto, el gen *X* se separa con más frecuencia del gen *Y* en el sobrecruzamiento que el *Y* del *Z*.

entre cromosomas homólogos y, por tanto, incrementa la cantidad de recombinación génica. La frecuencia de sobrecruzamiento varía dependiendo de la especie, pero generalmente, cada vez que los cromosomas se emparejan se produce al menos un sobrecruzamiento y, a menudo, son varios los que ocurren.

Debido a que la frecuencia de recombinación es proporcional a la distancia entre los loci, se puede determinar la posición lineal comparativa de cada locus. Los genes situados muy separados en cromosomas muy grandes se pueden segregar independientemente ya que la probabilidad de que se produzca un sobrecruzamiento entre ellos en cada meiosis es cercana al 100%. Se sabe que dichos genes se encuentran en el mismo cromosoma sólo porque cada uno de ellos está genéticamente ligado a genes adicionales que se localizan físicamente entre ellos en el cromosoma. Durante muchos años de laboriosos experimentos genéticos se han establecido mapas genéticos que indican la posición de más de 500 genes distribuidos sobre los cuatro cromosomas de *Drosophila melanogaster*.

Aberraciones cromosómicas

Las desviaciones de la norma, estructurales y numéricas, que afectan a muchos genes a la vez, se denominan aberraciones cromosómicas. Algunas veces se les denomina mutaciones cromosómicas, pero la mayoría de los citogenetistas prefieren utilizar el término «mutación» para referirse a los cambios cualitativos dentro de un gen; las mutaciones génicas se discutirán en la p. 113.

A pesar de la increíble precisión de la meiosis, se producen aberraciones cromosómicas y son más comunes de lo que uno podría imaginar. Éstas suponen un gran beneficio económico para la agricultura. Desafortunadamente, también son responsables de muchas mal-

formaciones genéticas en el hombre. Se estima que cinco de cada 1000 personas nacen con defectos genéticos serios, atribuibles a anomalías cromosómicas. Se producen abortos espontáneos de embriones con defectos cromosómicos en un número mucho mayor que el de los embriones con defectos que llegan a término.

Un cambio en el número de cromosomas se denomina **euploidía**, cuando se produce una adición o delección de grupos completos de cromosomas, y **aneuploidía**, cuando un único cromosoma se añade o sustrae de un juego diploide. Un «juego» de cromosomas contiene un cromosoma de cada par de homólogos, como se presentaría en el núcleo de un gameto. El tipo más común de euploidía es la **poliploidía**, la posesión de uno o más juegos adicionales de cromosomas. Tales aberraciones son mucho más comunes en las plantas que en los animales. Los animales son mucho menos tolerantes a las aberraciones cromosómicas, sobre todo aquellos en los que la determinación del sexo requiere un delicado equilibrio entre el número de cromosomas sexuales y el de autosomas. Muchas especies de plantas domésticas son poliploides (el algodón, el trigo, los manzanos, la avena, el tabaco y otras) y quizás el 40% de las plantas con flores se pueden haber originado de esta forma. Los horticultores prefieren las plantas poliploides y, a menudo, intentan desarrollarlas debido a que tienen flores de colores más intensos y un crecimiento vegetativo más vigoroso.

La aneuploidía se produce normalmente por un fallo en la separación de los cromosomas durante la meiosis (separación **no disjunta**). Si un par de cromosomas no se separa durante la primera o la segunda división meiótica, ambos miembros migran a un polo y ninguno al opuesto. Esto produce un gameto con $n - 1$ cromosomas y otro con $n + 1$ cromosomas. Si el gameto con $n - 1$ cromosomas es fecundado por un gameto n normal, el resultado es un animal **monosómico**. La supervivencia es rara, ya que la falta de un cromosoma produce un desequilibrio de instrucciones genéticas. La **trisomía**, el resultado de la unión de un gameto normal n y un gameto $n + 1$, es mucho más común y se conocen en el hombre varios tipos de condiciones trisómicas. Quizás la más familiar sea la **trisomía 21** o **síndrome de Down**. Como su nombre indica, implica un cromosoma 21 extra combinado con el par 21 de cromosomas y se produce por una no disyunción de ese par durante la meiosis. Se produce espontáneamente, y es poco frecuente si no hay antecedentes familiares de la anomalía. Sin embargo, el riesgo de su aparición aumenta dramáticamente al incrementarse la edad de la madre; se presenta con una frecuencia 40 veces mayor en mujeres con más de 40 años que en mujeres con edades comprendidas entre los 20 y los 30. En los casos donde la edad de la madre no constituye un factor de riesgo, del 20 al 25% de los casos de trisomía 21 se deben a la no disyunción durante la espermatogénesis; en su origen es paterna y aparentemente es independiente de la edad del padre.

Un **síndrome** es un conjunto de síntomas asociado a una enfermedad o anomalía particular, aunque no necesariamente cada paciente con esa enfermedad muestra todos los síntomas. En 1866, un médico inglés, John Langdon Down, describió el síndrome que hoy sabemos que está producido por trisomía 21. Debido a la creencia de Down de que los rasgos faciales de los individuos afectados eran en apariencia mongoloides, esta anomalía se ha conocido como mongolismo. Las semejanzas son sin embargo superficiales y los nombres aceptados actualmente son trisomía 21 y síndrome de Down. Entre las numerosas características de la enfermedad, la más discapacitadora es un retraso mental grave. Ésta, así como otras enfermedades producidas por aberraciones cromosómicas, se pueden diagnosticar prenatalmente mediante un procedimiento que implica **amniocentesis**. El médico introduce una aguja hipodérmica a través de la pared abdominal de la madre hasta los líquidos que rodean al feto (*no dentro* del feto) y extrae algo de fluido, el cual contiene algunas células fetales. Estas células se cultivan, se examinan sus cromosomas y además se realizan otras pruebas. Si se encuentra un defecto importante, la madre tiene la opción de abortar. Como un «premio extra», se averigua el sexo del feto tras la amniocentesis ¿sabría cómo? Otra opción es determinar la concentración de determinadas sustancias en el suero materno, procedimiento menos invasivo que la amniocentesis, con el que se puede detectar sobre un 60% de los fetos con síndrome de Down. La ecografía puede tener una eficacia de más del 80%.

En todas las especies diploides, para que el desarrollo sea normal son necesarios los dos autosomas de cada pareja (los cromosomas sexuales son la excepción). Una separación no disjunta puede producir una trisomía en otros cromosomas, pero debido a que provoca un desequilibrio de los productos de los genes, casi siempre produce la muerte antes de que ocurra el nacimiento o inmediatamente después. No obstante, cada célula sólo necesita un cromosoma X funcional (el otro está desactivado en las hembras). La separación no disjunta de los cromosomas sexuales se tolera mejor pero generalmente produce anomalías en los órganos sexuales e infertilidad. Por ejemplo, un humano XXY (síndrome de Klinefelter) fenotípicamente es un macho, pero normalmente presenta algunas características sexuales femeninas y es estéril. La presencia de un solo cromosoma X (ausencia del cromosoma Y) generalmente es letal para el embrión, pero en algunas ocasiones el recién nacido presenta un fenotipo femenino con diferentes grados de anomalías del desarrollo (síndrome de Turner).

Las aberraciones estructurales afectan a grupos completos de genes dentro de un cromosoma. Una porción cromosómica puede invertirse, colocando la disposición lineal de los genes en orden inverso (**inversión**); los

cromosomas no homólogos pueden intercambiar secciones (**translocación**); se pueden perder bloques completos de genes (**delección**) lo que generalmente va acompañado de graves defectos del desarrollo; o una sección cromosómica extra se puede unir a un cromosoma normal (**uplicación**). Estos cambios estructurales, normalmente, producen cambios fenotípicos. La duplicaciones, aunque raras, son importantes para la evolución, ya que proporcionan información genética adicional que puede llevar a cabo nuevas funciones.

TEORÍA DEL GEN

Concepto de gen

El término «gen» (del G. *genos* origen) fue acuñado por W. Johannsen en 1909 para referirse a los factores hereditarios de Mendel. Inicialmente, se consideraron como unidades indivisibles de los cromosomas en los que estaban localizados. Estudios posteriores con alelos múltiples mutantes demostraron que los alelos son, de hecho, divisibles por recombinación; es decir, se pueden separar *partes* de un gen. Además, en los eucariontes muchos genes tienen partes separadas por secciones de DNA que no tienen ningún efecto sobre el producto final (**intrones**).

Como unidad fundamental de información genética, los genes codifican productos esenciales para la arquitectura básica de cada célula, la naturaleza y la síntesis de proteínas específicas, la formación de las enzimas, la reproducción de la célula y, directa o indirectamente, su función metabólica completa. Debido a su capacidad para mutar, variar y ser barajados en distintas combinaciones, los genes se han convertido en la base de nuestra interpretación moderna de la evolución. Los genes son unidades de información molecular que pueden mantener su identidad a través de muchas generaciones, pueden autoduplicarse en cada generación y pueden controlar procesos permitiendo que se copien sus instrucciones específicas.

La hipótesis: «un gen-una enzima»

Ya que los genes actúan para producir fenotipos diferentes, podemos deducir que su acción sigue el esquema: gen → producto génico → expresión fenotípica. Además, podemos sospechar que el producto génico es normalmente una proteína, porque las proteínas actúan como enzimas, anticuerpos, hormonas y elementos estructurales en todo el cuerpo.

El primer estudio claro y bien documentado que ligaba a los genes con las enzimas lo llevaron a cabo Beadle y Tatum a principios de los 40 con el moho del pan *Neurospora*. Este organismo se prestaba inmejorablemente para un estudio de las funciones de los genes por varias razones: estos mohos eran mucho más sencillos de manipular que las moscas de la fruta, crecían rápidamente en medios químicamente definidos y son organismos

haploides que, en consecuencia, no están afectados por fenómenos de dominancia alélica. Además, las mutaciones se provocan fácilmente mediante irradiaciones con luz ultravioleta. Los mutantes inducidos por luz ultravioleta, criados y controlados en medios nutritivos específicos, presentaban mutaciones heredables de un solo gen. Cada cepa mutante resultó carecer de una enzima, que impedía a la cepa sintetizar una o más moléculas complejas. La capacidad de sintetizar una determinada molécula estaba controlada por un solo gen.

A partir de estos experimentos, Beadle y Tatum enunciaron una importante y sorprendente formulación: **un gen produce una enzima**. Fueron galardonados por este trabajo con el Premio Nobel de fisiología y medicina en 1958. La nueva hipótesis se confirmó pronto por las investigaciones de otros autores, que estudiaron otras vías biosintéticas. Cientos de defectos heredados, incluidas decenas de enfermedades hereditarias del hombre, están producidos por mutaciones únicas, que producen la pérdida de una enzima específica. Hoy sabemos que una determinada proteína puede estar compuesta por varias cadenas de aminoácidos (polipéptidos), cada una de las cuales puede estar codificada por un gen diferente y que no todas las proteínas codificadas por genes son enzimas (por ejemplo, proteínas estructurales, anticuerpos, proteínas de transporte y hormonas). Además, los genes que dirigen la síntesis de varios tipos de RNA no estaban incluidos en la formulación de Beadle y Tatum. Así, ahora podemos definir más lógicamente un gen como una **secuencia de ácido nucleico (normalmente DNA) que codifica un polipéptido funcional o una secuencia de RNA**.

ALMACENAMIENTO Y TRANSMISIÓN DE LA INFORMACIÓN GENÉTICA

Ácidos nucleicos: base molecular de la herencia

Las células contienen dos clases de ácidos nucleicos: ácido desoxirribonucleico (DNA), que es el material genético, y ácido ribonucleico (RNA), que participa en la síntesis de proteínas. Tanto el DNA como el RNA son polímeros compuestos por unidades repetidas denominadas **nucleótidos**. Cada nucleótido tiene tres partes: un **azúcar**, una **base nitrogenada** y un **grupo fosfato**. El azúcar es una pentosa (5 carbonos); en el DNA es **desoxirribosa** y en el RNA es **ribosa** (Figura 5-11).

Las bases nitrogenadas de los nucleótidos también son de dos tipos: pirimidinas, que consisten en un único anillo de seis unidades, y purinas, compuestas por dos anillos fusionados. Ambos tipos de compuestos contienen nitrógeno y carbono en sus anillos, por lo que reciben el nombre de bases «nitrogenadas». Las purinas, tanto en el RNA como en el DNA, son la adenina y la guanina

(Tabla 5.2). Las pirimidinas del DNA son la timina y la citosina, y en el RNA son el uracilo y la citosina. Los átomos de carbono en las bases están numerados (para su identificación) según la notación bioquímica estándar (Figura 5-12). Los carbonos en la ribosa y la desoxirribosa también están numerados, pero para distinguirlos de los de las bases, los números para los carbonos en los azúcares llevan el signo prima (Figura 5-11).

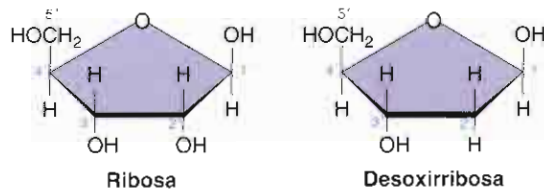


Figura 5-11

Ribosa y desoxirribosa, los azúcares (pentosas) de los ácidos nucleicos. Un átomo de carbono está situado en cada uno de los cuatro ángulos del pentágono (señalados del 1' al 4'). La ribosa tiene un grupo hidroxilo (—OH) y un hidrógeno en el carbono número 2'; la desoxirribosa tiene dos hidrógenos en esta posición.

TABLA 5.2		
Componentes químicos del DNA y RNA		
	ADN	RNA
Purinas	Adenina Guanina	Adenina Guanina
Pirimidinas	Citosina Timina	Citosina Uracilo
Azúcar	2-Desoxirribosa	Ribosa
Fosfato	Ácido fosfórico	Ácido fosfórico

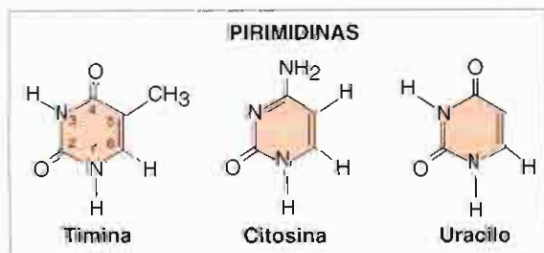
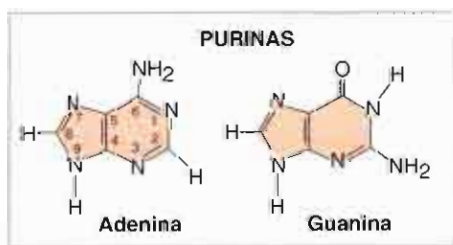
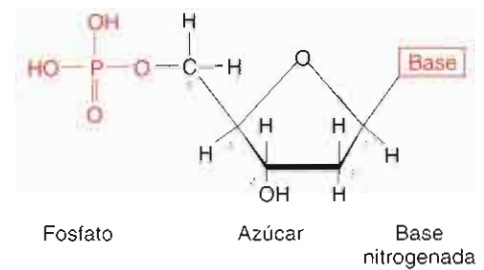


Figura 5-12

Purinas y pirimidinas del DNA y RNA.

El azúcar, el grupo fosfato y la base nitrogenada están unidos como se muestra en el esquema general de un nucleótido:



En el DNA, el «esqueleto» de la molécula está constituido por el ácido fosfórico y la desoxirribosa; a este esqueleto se unen las bases nitrogenadas (Figura 5-13). El

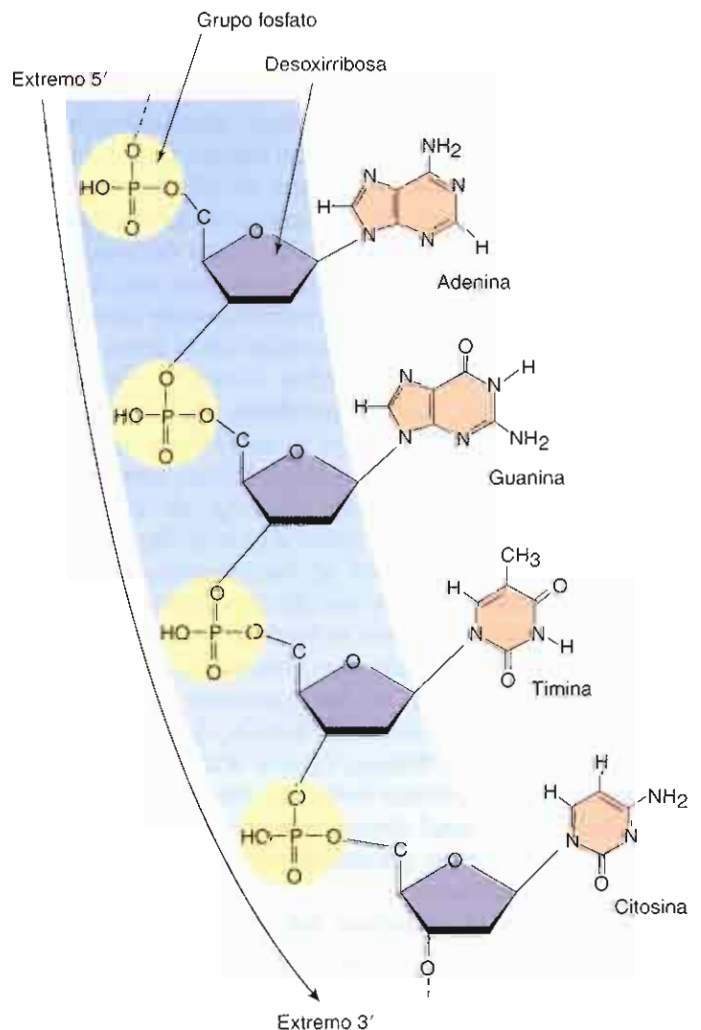
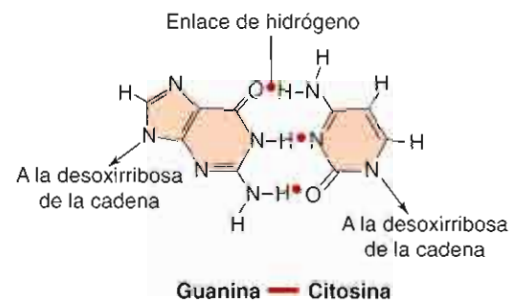
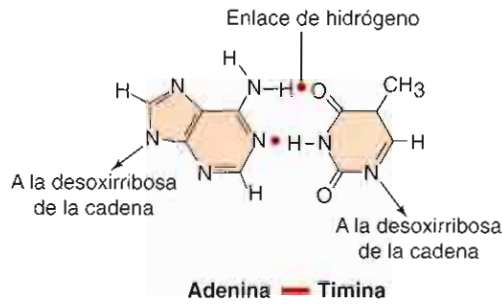


Figura 5-13

Fragmento de una cadena de DNA. La cadena de nucleótidos está formada por un «esqueleto» de ácido fosfórico y moléculas de azúcar desoxirribosa. Cada azúcar lleva una base nitrogenada. De arriba hacia abajo se muestran la adenina, la guanina, la timina y la citosina.

Figura 5-14

Posiciones, en el DNA, de los enlaces de hidrógeno entre la timina y la adenina y entre la citosina y la guanina



extremo 5' del esqueleto tiene un grupo fosfato libre en el carbono **5'** de la ribosa y el **extremo 3'** tiene un grupo hidroxilo libre en el carbono **3'**. Sin embargo, uno de los descubrimientos más importantes e interesantes sobre los ácidos nucleicos es que el DNA no es una única cadena de polinucleótidos, sino que consiste en *dos* cadenas complementarias entrelazadas con precisión por enlaces de hidrógeno específicos entre las bases púricas y pirimidínicas. El número de timinas es igual al número de adeninas y el de guaninas igual al de citosinas. Este hecho sugirió un apareamiento de las bases: adenina con timina (AT) y guanina con citosina (GC) (Figuras 1-6 y 5-14).

El resultado es una estructura en escalera (Figura 5-15). Los largueros son los esqueletos de azúcar fosfato y los travesaños de conexión son los pares de bases nitrogenadas, AT ó GC. Sin embargo, la escalera está retorcida en una **doble hélice**, con aproximadamente unos 10 pares de bases por cada giro completo de la hélice (Figura 5-16). Las dos cadenas de DNA corren en direcciones opuestas, es decir, son **antiparalelas** y el extremo 5' de una cadena se enfrenta con el extremo 3' de la otra (Figura 5-16). Las dos cadenas son también **complementarias**: la secuencia de bases a lo largo de una de ellas especifica la secuencia de bases a lo largo de la otra.

La estructura del DNA se ha considerado como el descubrimiento biológico aislado más importante del siglo xx. Esta determinación se basó en los estudios de difracción de rayos-X realizados por Maurice H. F. Wilkins y Rosalind Franklin y en las ingeniosas propuestas de Francis H. C. Crick y James D. Watson, que se publicaron en 1953. Más tarde, Watson, Crick y Wilkins fueron galardonados con el Premio Nobel de fisiología o medicina por su trascendental descubrimiento. Rosalind Franklin no fue incluida en el premio debido a que había muerto antes de la concesión.

El RNA es de estructura similar al DNA excepto en que consiste en una *única* cadena de polinucleótidos (excepto en algunos virus), tiene ribosa en lugar de desoxirribosa y uracilo en vez de timina. Los RNA ribosómico, de transferencia y mensajero, son los más abundantes y mejor conocidos (sus funciones se describen en las pp. 105-107), pero también se conocen otros tipos de RNA, como los micro RNA.

Cada vez que una célula se divide, la estructura del DNA debe ser copiada con precisión en las células hijas.

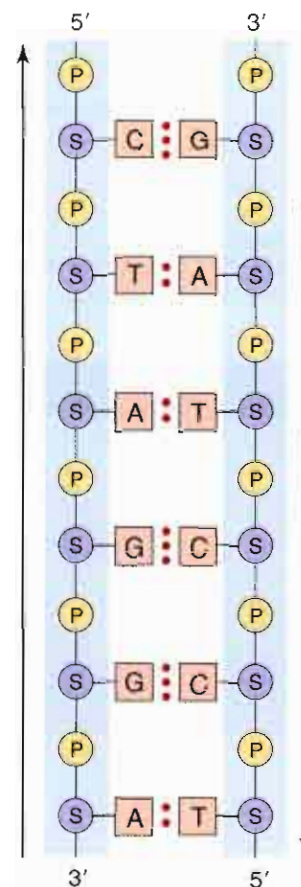


Figura 5-15

DNA que muestra cómo el emparejamiento de bases complementarias entre los «esqueletos» de azúcar-fosfato mantienen la doble hélice con un diámetro constante a lo largo de toda la molécula. Los puntos representan los tres enlaces de hidrógeno existentes entre cada citosina y guanina y los dos enlaces de hidrógeno entre cada adenina y timina.

Esto se denomina **replicación** (Figura 5-17). Durante la replicación, las dos cadenas de la doble hélice se separan y cada una de ellas sirve como **molde** para que se sintetice una cadena complementaria. Una enzima (la DNA-polimerasa) cataliza la formación de una nueva cadena de polinucleótidos con un grupo timina frente al grupo adenina de la cadena molde, un grupo guanina frente al grupo citosina y las correspondientes parejas inversas. La

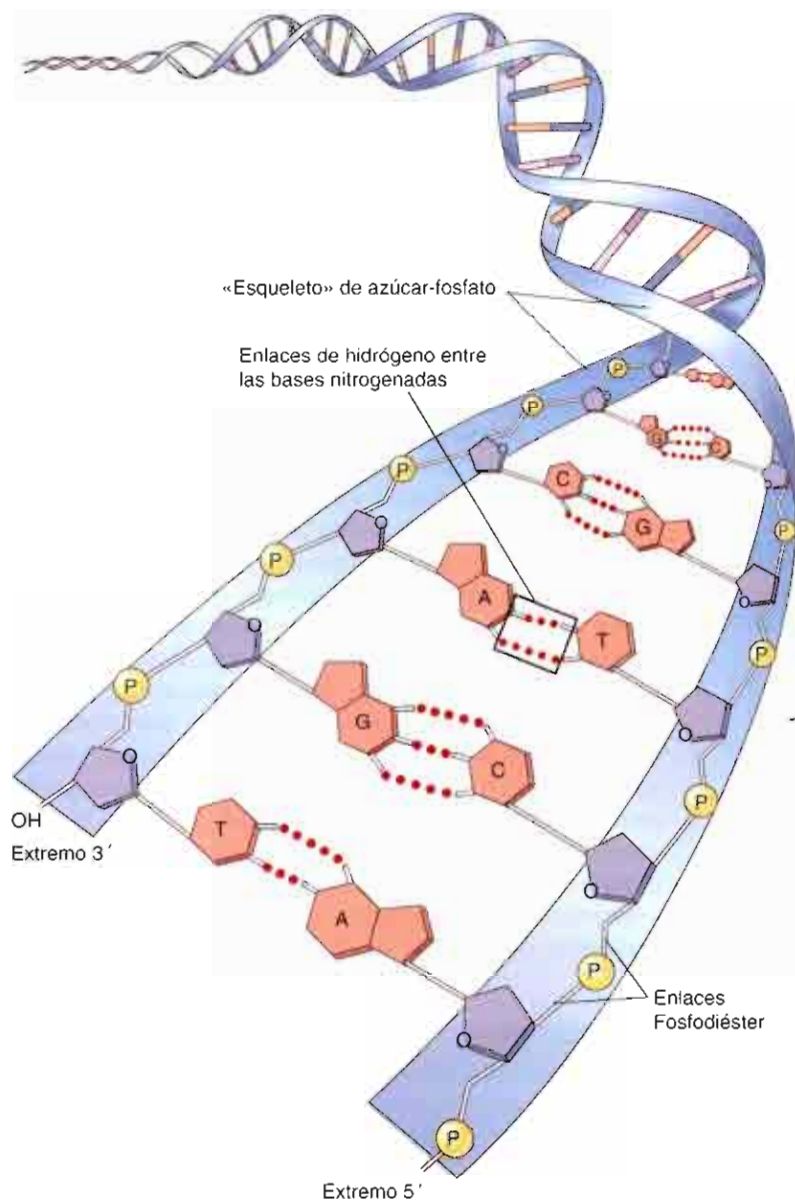


Figura 5-16
Molécula de DNA.

DNA polimerasa sólo sintetiza las nuevas cadenas en dirección 5'→3'. Ya que las cadenas del DNA original son antiparalelas, una de ellas va en la dirección 5'→3' y la otra en dirección 3'→5', la síntesis a lo largo de una de estas cadenas se produce de manera continua, pero en la otra ocurre en forma de una serie de fragmentos, cada uno de los cuales empieza en 5' y termina en 3' (Figura 5-17)

Codificación del DNA por la secuencia de bases

Ya que el DNA es el material genético y está compuesto por una secuencia lineal de pares de bases, una consecuencia obvia del modelo de Watson-Crick es que la secuencia de pares de bases del DNA codifica la secuencia

de aminoácidos de una proteína y es colineal con ella. La hipótesis del código debía explicar la forma en que un conjunto de cuatro bases diferentes (un alfabeto de cuatro letras) podía dictar la secuencia de 20 aminoácidos distintos.

En la codificación, obviamente, no puede existir una correspondencia 1:1 entre cuatro bases y 20 aminoácidos. Si una unidad de codificación (a menudo denominada palabra, o **codón**) está formada por dos bases, solamente se pueden formar 16 palabras (4^2), lo que no es suficiente para especificar 20 aminoácidos. En consecuencia, el codón debe estar formado por al menos tres bases o letras, ya que se pueden formar 64 palabras posibles (4^3) con cuatro bases cuando se toman en tripletes. Un código a base de tripletes permite una considerable redundancia de tripletes (codones), ya que el DNA codifica sólo 20 aminoácidos. Trabajos posteriores confirmaron que casi todos los aminoácidos están especificados por más de un triplete (Tabla 5.3).

El DNA muestra una estabilidad sorprendente, tanto en los procariontes como en los eucariontes. Es interesante que pueda resultar dañado por sustancias químicas nocivas del ambiente y por radiación. Tal alteración normalmente no es permanente debido a que las células poseen un eficaz sistema de reparación. Se conocen varios tipos de daño y de reparación, uno de los cuales se denomina **reparación por escisión**. La radiación ultravioleta provoca a menudo daños en el DNA ya que pirimidinas adyacentes se unen por enlaces covalentes (forman dímeros), impidiendo la transcripción y la replicación. Una serie de varias enzimas «reconocen» los daños de la cadena y escinde el par de pirimidinas dimerizadas y varias bases siguientes. La DNA polimerasa sintetiza entonces la cadena perdida a lo largo de la que queda, de acuerdo con las reglas de apareamiento de bases, y la enzima **DNA ligasa** une el extremo de la nueva cadena a la antigua.

Transcripción y papel del RNA mensajero

La información está codificada en el DNA, pero el DNA no participa directamente en la síntesis proteica. El intermediario es otro ácido nucleico llamado **RNA mensajero (mRNA)**. Los códigos de los tripletes en el DNA se **transcriben** en el mRNA, con el uracilo sustituyendo a la timina (Tabla 5.3).

Los RNA ribosómico, de transferencia y mensajero, se transcriben directamente del DNA donde cada uno está codificado por diferentes grupos de genes. El RNA se forma como una copia complementaria de la secuencia de

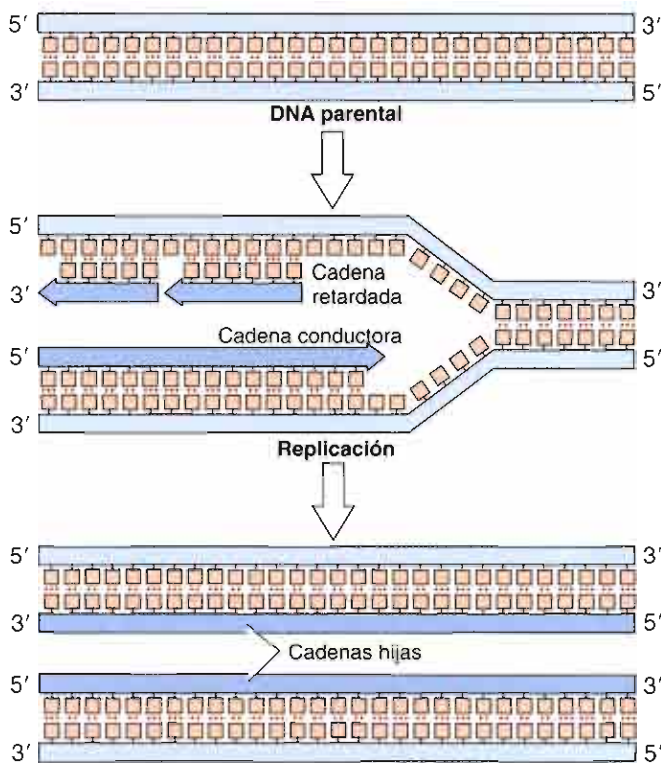


Figura 5-17

Replicación del DNA. Las cadenas originales del DNA se separan y la DNA polimerasa sintetiza las nuevas cadenas usando la secuencia de bases de las cadenas originales como molde. Debido a que la síntesis siempre se produce en dirección 5'-3', la síntesis de una de las cadenas es continua y la otra se debe sintetizar como una serie de fragmentos.

una cadena o gen de DNA con la intervención de una enzima llamada **RNA polimerasa**. (De hecho, en los eucariontes, cada tipo de RNA [ribosómico, de transferencia y mensajero] está transcrito por un tipo específico de RNA polimerasa). El RNA contiene una secuencia de bases que es complementaria a la de las bases de una de las dos cadenas de DNA, de la misma forma que las cadenas de DNA se complementan entre sí. Así, A en la cadena de DNA es sustituida por U en el RNA; G es reemplazada por C; y A toma el lugar de T. Sólo una de las dos cadenas se utiliza como molde para la síntesis de RNA (Figura 5-18). Un codón es una secuencia de bases en la molécula del mRNA (Tabla 5.3), que es complementaria y antiparalela con relación a la cadena molde de DNA (a veces llamada cadena «codificante») a partir de la cual se ha sintetizado. La cadena de DNA que no se utiliza como molde durante la transcripción de un gen se denomina cadena «no codificante».

Los genes de las bacterias están codificados en una hebra continua de DNA, que se transcribe en mRNA y después se traduce (ver la sección siguiente). Se creyó que así ocurriría también en los genes eucarióticos, hasta el sorprendente descubrimiento de que hay trozos de DNA transcritos a RNA en el núcleo que no se encuentran en el correspondiente mRNA del citoplasma. En otras palabras, se han eliminado partes de mRNA nuclear en el núcleo antes de que el mRNA procesado sea transportado al citoplasma (Figura 5-19). Se ha descubierto, posteriormente, que muchos genes están divididos, interrumpidos por secuencias de bases que no codifican un

TABLA 5.3

El código genético: aminoácidos especificados por codones de RNA mensajero

		Segunda letra					
		U	C	A	G		
Primera letra	U	UUU } Fenilalanina	UCU } Serina	UAU } Tirosina	UGU } Cisteína	U	Tercera letra
		UUC } Leucina	UCC } Serina	UAC } Final de cadena	UGC } Final de cadena	C	
		UUA } Leucina	UCA } Serina	UAA } Final de cadena	UGA } Triptófano	A	
		UUG } Leucina	UCG } Serina	UAG } Final de cadena	UGG } Triptófano	G	
	C	CUU } Leucina	CCU } Prolina	CAU } Histidina	CGU } Arginina	U	
		CUC } Leucina	CCC } Prolina	CAC } Glutamina	CGC } Arginina	C	
		CUA } Leucina	CCA } Prolina	CAA } Glutamina	CGA } Arginina	A	
		CUG } Leucina	CCG } Prolina	CAG } Glutamina	CGG } Arginina	G	
	A	AUU } Isoleucina	ACU } Treonina	AAU } Asparagina	AGU } Serina	U	
		AUC } Isoleucina	ACC } Treonina	AAC } Asparagina	AGC } Arginina	C	
		AUA } Metionina*	ACA } Treonina	AAA } Lisina	AGA } Arginina	A	
		AUG } Metionina*	ACG } Treonina	AAG } Lisina	AGG } Arginina	G	
	G	GUU } Valina	GCU } Alanina	GAU } Ácido aspártico	GGU } Glicina	U	
		GUC } Valina	GCC } Alanina	GAC } Ácido aspártico	GGC } Glicina	C	
		GUA } Valina	GCA } Alanina	GAA } Ácido glutámico	GGA } Glicina	A	
		GUG } Valina	GCG } Alanina	GAG } Ácido glutámico	GGG } Glicina	G	

*Comienzo de cadena

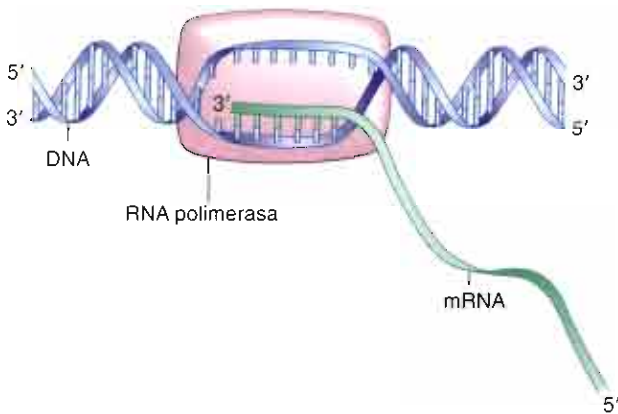


Figura 5-18

Transcripción del mRNA a partir de un molde de DNA. La transcripción es similar para el mRNA, rRNA y el tRNA excepto por que cada clase de RNA necesita que intervenga una enzima RNA polimerasa diferente. En este esquema se ha representado la transcripción a mitad del proceso. La transcripción comienza al desenrollarse la hélice del DNA, lo que permite el acoplamiento de un cebador de RNA en el filamento molde de DNA, y que el cebador se extienda hacia su extremo 3' a medida que se van añadiendo nucleótidos (no representados) complementarios a la secuencia de bases del filamento de DNA molde. El cebador queda en el extremo 5' del mRNA, que continúa creciendo en longitud según se siguen agregando nucleótidos en su extremo 3'. Cuando acaba la transcripción el mRNA se separará totalmente del DNA molde.

producto final y que el mRNA transcrito a partir de ellos se debe «procesar» o «madurar» antes de la traducción en el citoplasma. Los segmentos de mRNA nuclear que no codifican reciben actualmente el nombre de **intrones**, mientras que aquellos que codifican partes del RNA maduro y que se traducen en proteínas se denominan **exones**. Antes de que el mRNA abandone el núcleo, se añade en el extremo 5' una «cabeza» de metilguanina y, normalmente, en el extremo 3' se une una «cola» de nucleótidos de adenina (poli-A) (Figura 5-19). La «cabeza» y la «cola» poli-A son características de las moléculas de mRNA.

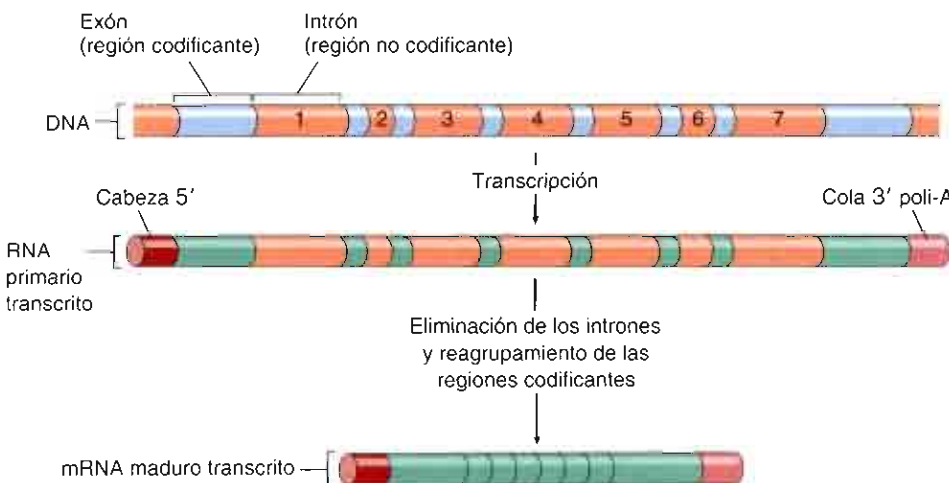


Figura 5-19

Expresión del gen de la ovoalbúmina en la gallina. El gen completo, de 7700 pares de bases, se transcribe para formar el mRNA primario, al que se añaden la cabeza 5' de metilguanina y la cola 3' de poliadenilato. Después se eliminan los intrones y el mRNA maduro pasa al citoplasma.

En los mamíferos, los genes que codifican las histonas y el interferón están en segmentos continuos de DNA. Sin embargo, sabemos que los genes que codifican muchas proteínas están divididos. En la diferenciación de los linfocitos, las partes de los genes divididos que codifican las inmunoglobulinas, en realidad se *reorganizan* durante el desarrollo, de forma que se obtienen diferentes proteínas de la transcripción y traducción subsiguientes. Esta reorganización explica en parte la enorme diversidad de anticuerpos fabricada por las estirpes de linfocitos (p. 874).

En algunos intrones existen secuencias de bases que son complementarias de otras dentro del mismo intrón, lo que sugiere que el intrón se podría plegar para que las secuencias complementarias se pudiesen emparejar. Este plegamiento podría ser necesario para el apropiado alineamiento de las uniones del intrón antes de ser procesado. Más sorprendente aún ha sido el descubrimiento de que, al menos en algunos casos, el RNA puede «autocatalizar» la escisión de intrones. Los extremos del intrón se unen, se forma así un pequeño círculo de RNA y los exones quedan empalmados juntos. Este proceso no encaja con la clásica definición de una enzima u otro catalizador ya que la propia molécula cambia en la reacción.

Traducción: etapa final en la transferencia de la información

El proceso de **traducción** tiene lugar en los **ribosomas**, estructuras granulares compuestas de proteína y **RNA ribosómico (rRNA)**. El RNA ribosómico está formado por una subunidad grande y una pequeña. La subunidad pequeña se sitúa en una depresión que tiene la subunidad grande, formando así el ribosoma funcional (Figura 5-20). Las moléculas de mRNA se fijan a los ribosomas para formar el complejo mRNA-ribosoma. Como solamente un corto segmento de una molécula de mRNA entra en contacto con un solo ribosoma, el mRNA normalmente tiene al mismo tiempo varios ribosomas fijos a lo largo de su

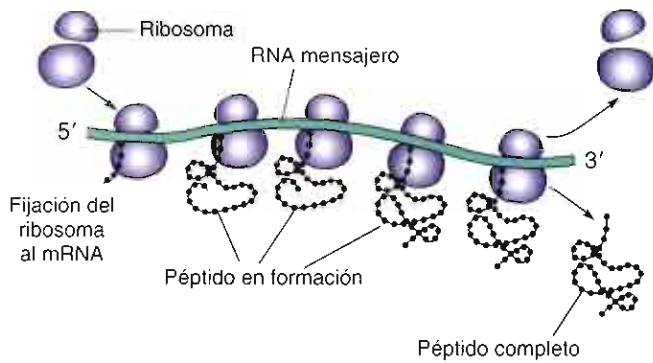


Figura 5-20

Formación de la cadena de un polipéptido. A medida que los ribosomas se mueven a lo largo del RNA mensajero en dirección 5'-3', se añaden uno a uno los aminoácidos para formar la cadena polipeptídica.

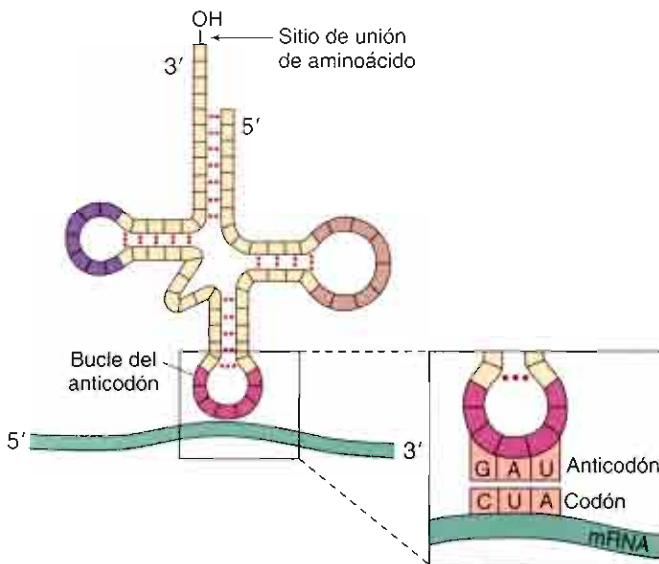


Figura 5-21

Esquema de una molécula de tRNA. El bucle del anticodón lleva las bases complementarias a aquellas presentes en el codón del mRNA. Los otros dos bucles intervienen en la unión con los ribosomas durante la síntesis de polipéptidos. El aminoácido se une en el extremo 3' libre, actuando la tRNA sintetasas.

cadena, cada uno de ellos en un estado diferente de síntesis del polipéptido codificado. El complejo total, denominado **polirribosoma** o **polisoma**, permite que varias moléculas del mismo tipo de polipéptido se sintetizen a la vez, una en cada ribosoma del polisoma (Figura 5-20).

El ensamblaje de los polipéptidos en el complejo mRNA-ribosoma requiere la acción de otra clase de RNA, llamado **RNA de transferencia (tRNA)**. El tRNA tiene una compleja estructura secundaria a base de pliegues y asas, por lo que generalmente se representa en forma de hoja de trébol (Figura 5-21), aunque su verdadera forma tridimensional algunas veces es diferente. Las moléculas de tRNA recogen aminoácidos libres del citoplasma y los llevan al polisoma, donde se ensamblan en un polipépti-

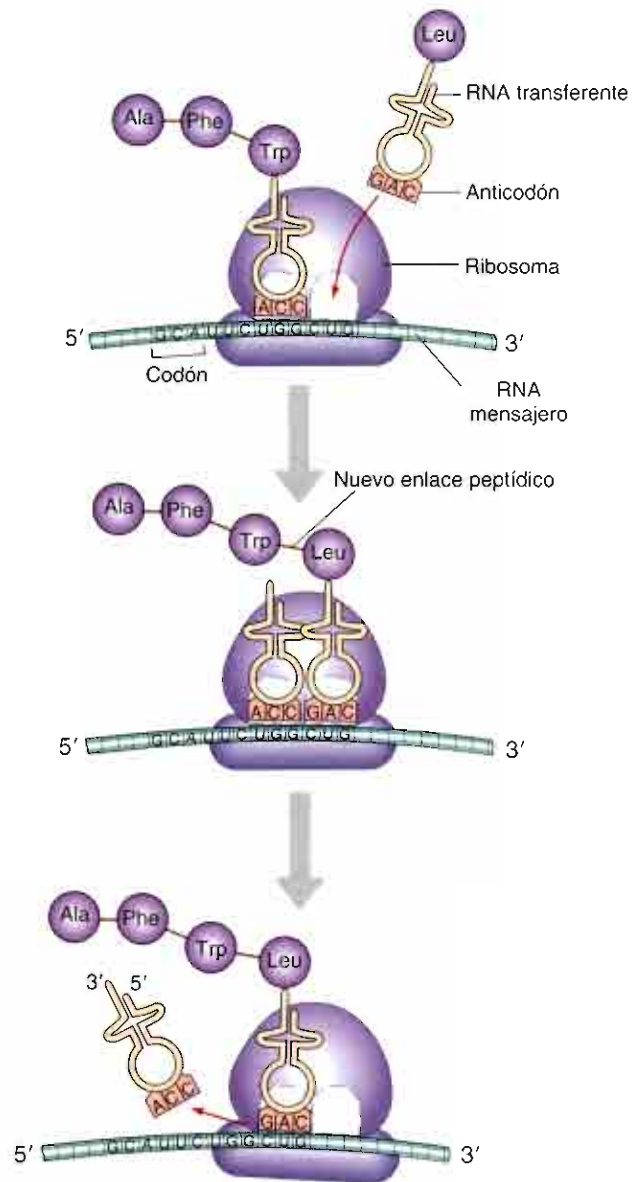


Figura 5-22

Formación de la cadena polipeptídica a partir del RNA mensajero. A medida que el ribosoma se desplaza por la molécula de RNA mensajero, entran en el ribosoma moléculas de RNA transferente con aminoácidos unidos (*arriba*). Los aminoácidos se unen a la cadena polipeptídica y las moléculas de RNA transferente dejan el ribosoma (*abajo*).

do. Existe una molécula especial de tRNA para cada aminoácido. Además, cada tRNA está acompañado por una tRNA-sintetasa específica. Las tRNA sintetisas son enzimas que añaden el aminoácido correcto al lugar de unión en el extremo 3' de cada tRNA mediante un proceso denominado **carga**.

En la molécula en hoja de trébol del tRNA queda expuesta una secuencia especial de tres bases (el **anticodón**) de la forma precisa para formar pares de bases con las bases complementarias (el **codón**) en el mRNA. La dirección de lectura de los codones y de ensamblaje de los polipépti-

dos en el mRNA ocurre en dirección 5'–3'. El anticodón de cada tRNA es la clave para la secuenciación correcta de aminoácidos en el polipéptido que se está ensamblando.

Por ejemplo, la alanina se ensambla en el polipéptido cuando aparece el codón GCG en un mRNA. Esta traducción se lleva a cabo por el tRNA de alanina, en el cual el anticodón es CGC. El tRNA de alanina primero se carga con alanina por medio de su tRNA sintetasa. El complejo tRNA-alanina se incorpora al ribosoma, donde se sitúa exactamente en el lugar correcto de la cadena de mRNA. Entonces el siguiente tRNA cargado, especificado por el código del mRNA (por ejemplo, tRNA-glicina), se incorpora al ribosoma y se fija junto al tRNA de alanina. Los dos aminoácidos se unen mediante un enlace peptídico y el tRNA de alanina se desprende del ribosoma. El proceso continúa paso a paso según se construye la cadena del polipéptido (Figura 5-22). Un polipéptido de 500 aminoácidos se puede ensamblar en menos de 30 segundos.

Regulación de la expresión génica

En el Capítulo 8 veremos cómo la diferenciación ordenada de un organismo desde el óvulo fecundado hasta el adulto requiere de la expresión del material genético en cada etapa del desarrollo. Los embriólogos han proporcionado pruebas evidentes de que cada una de las células de un embrión en desarrollo son genéticamente equivalentes. Queda así claro que al diferenciarse los tejidos (cambio en el desarrollo), cada uno sólo utiliza una parte de las instrucciones genéticas presentes en cada célula. Los genes se expresan sólo en ciertos momentos y no en otros. De hecho, hay razones para creer que, en cada célula o tejido concretos, la mayor parte de los genes están inactivos en un momento dado. El problema en el desarrollo es explicar cómo, si cada célula tiene una dotación de genes completa, ciertos genes se «activan» y producen proteínas que se necesitan para una determinada etapa, mientras que otros genes permanecen en silencio.

En realidad, aunque el proceso del desarrollo ha puesto sobre la mesa el problema de la activación génica, la regulación de los genes es necesaria a lo largo de toda la existencia de un organismo. Los sistemas enzimáticos celulares que controlan todos los procesos funcionales obviamente requieren regulación génica, ya que las enzimas tienen efectos poderosos incluso en cantidades mínimas. La síntesis enzimática debe responder a las influencias de la oferta y la demanda.

Regulación génica en los eucariontes

Hay muchos estados metabólicos diferentes en las células eucarióticas que pueden servir como puntos de control para la expresión de los genes. Los de la transcripción y los de la traducción son los principales controles de la expresión génica en los animales, aunque en algunos casos también interviene la reorganización génica.

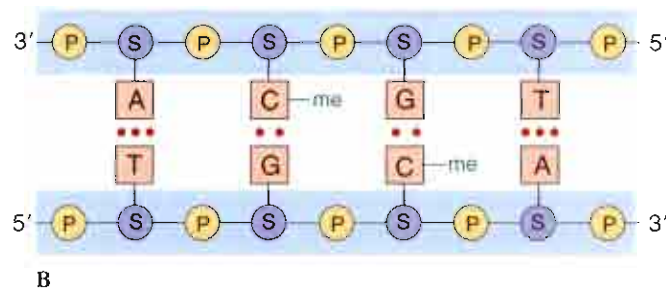
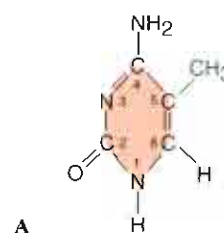


Figura 5-23

Algunos genes de los eucariontes se desactivan por metilación de algunos residuos de citosina en la cadena. **A**, Estructura de la 5-metil citosina. **B**, Los residuos de citosina situados junto a una guanina son los que están metilados en una cadena, lo que permite que ambas cadenas se metilen simétricamente.

Control de la transcripción Quizás éste sea el mecanismo más importante de regulación de la expresión génica. Los **factores de transcripción** son moléculas que pueden tener un efecto positivo o negativo sobre la transcripción en RNA del DNA de los genes diana. Los factores pueden actuar dentro de las células que los producen o ser transportados a diferentes partes del cuerpo antes de actuar. Los receptores esteroideos cuando se unen a una hormona esteroidea son ejemplos de factores de transcripción positivos. Las hormonas esteroideas producidas por las glándulas endocrinas de otra parte del cuerpo penetran en la célula diana y se unen a una proteína receptora en el núcleo. El complejo receptor-esteroide se une entonces con DNA cerca del gen diana (p. 852). La progesterona, por ejemplo, se une con un receptor nuclear en las células del oviducto de las gallinas; el complejo hormona-receptor activa así la transcripción de genes que codifican la albúmina de huevo y otras sustancias.

Un mecanismo importante para desactivar genes parece ser la metilación de los restos de citosina, es decir, añadiendo un grupo metilo (CH_3) al carbono en la posición 5 del anillo de citosina (Figura 5-23A). Normalmente esto ocurre cuando la citosina está a continuación de un resto de guanina; entonces, las bases en la cadena complementaria de DNA serán también una citosina y una guanina (Figura 5-23B). Cuando se replica el DNA, una enzima reconoce la secuencia CG y metila rápidamente la cadena hija, manteniendo el gen en estado inactivo.

Control de la traducción Los genes pueden ser transcritos y el mRNA secuestrado de forma que se retrase la traducción. En el desarrollo de los óvulos de muchos animales con frecuencia se utiliza este mecanismo. Durante su desarrollo, los ovocitos acumulan grandes cantidades de RNA mensajero y, después, la fecundación activa el metabolismo y se inicia la traducción del mRNA materno.

Reorganización génica Los vertebrados poseen células, denominadas linfocitos, que llevan los genes que codifican proteínas llamadas anticuerpos (p. 875). Cada tipo de anticuerpo puede tener la capacidad de unirse específicamente con una sustancia extraña determinada (antígeno). Debido a que el número de antígenos diferentes es enorme, la diversidad genética de los genes que codifican anticuerpos debe ser igualmente amplia. Una fuente de esta diversidad es la reorganización de las secuencias de DNA que codifican anticuerpos durante el desarrollo de los linfocitos.

Genética molecular

El progreso en nuestro conocimiento de los mecanismos genéticos a nivel molecular, como se ha visto en las páginas anteriores, ha sido vertiginoso en los últimos años. Se esperan muchos más descubrimientos en un futuro cercano. Este progreso se debe a las muchas técnicas bioquímicas que se emplean actualmente en biología mole-

cular. A continuación, describiremos brevemente las técnicas más importantes.

DNA recombinante

Una de las herramientas más importantes en estas técnicas es una serie de enzimas llamadas **endonucleasas restrictivas**. Cada una de estas enzimas, obtenidas de bacterias, rompe el DNA bicatenario en lugares concretos determinados por su secuencia de bases. Muchas de estas endonucleasas cortan las cadenas de DNA de forma que una de ellas tiene varias bases que sobresalen más allá de la otra cadena (Figura 5-24), dejando lo que se llama «extremos adhesivos». Cuando estos fragmentos de DNA se mezclan con otros que han sido escindidos por la misma endonucleasa, sus extremos ensamblables tienden a reensamblarse por las reglas de la complementariedad de bases. Los extremos se engarzan en su nueva posición mediante la enzima **DNA ligasa**, mediante un proceso llamado **ligazón**.

Además de sus propios cromosomas, la mayoría de los procariontes y, al menos, algunas de las células eucarióticas tienen pequeños anillos de DNA bicatenario llamados **plásmidos**. Aunque sólo forman del 1 al 3% del genoma total de una bacteria, pueden contener informaciones genéticas importantes, por ejemplo, la resistencia a un antibiótico. Los plastos de las células vegetales (por ejemplo, los cloroplastos) y las mitocondrias, que están presentes en la mayor parte de las células eucarióticas, se autorreplican y tienen su propio complemento de DNA en forma de pequeños anillos reminiscentes de los plásmidos. El DNA mitocondrial codifica algunas de las proteínas de las mitocondrias, mientras que otras proteínas, también de las mitocondrias, están codificadas en los genes del núcleo.

Si el DNA de una fuente extraña (por ejemplo, el de un mamífero) se une al de un plásmido (ver nota arriba), el producto es un **DNA recombinante**. Para utilizar el DNA recombinante, el plásmido modificado se debe clonar en bacterias. Las bacterias se tratan con cloruro de calcio diluido para hacerlas más susceptibles a la incorporación del DNA recombinante, pero los plásmidos no penetran en la mayor parte de las células presentes. Las células bacterianas que han incorporado el DNA recombinante se pueden identificar si el plásmido tiene un marcador, por ejemplo la resistencia a un antibiótico. Así, sólo las bacterias que crezcan en presencia del antibiótico serán las que han absorbido el DNA recombinante. También se han utilizado algunos bacteriófagos (virus de bacterias) como portadores de DNA recombinante. Los plásmidos y los bacteriófagos que llevan DNA recombinante se denominan **vectores**. Los vectores man-

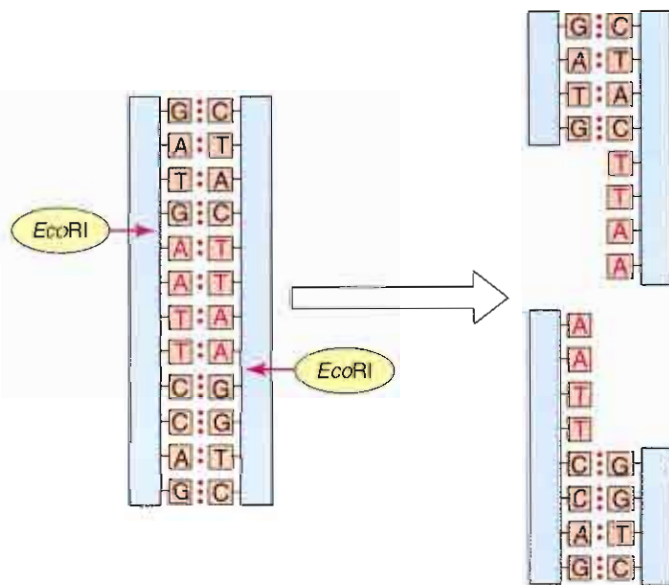


Figura 5-24

Acción de la endonucleasa restrictiva *EcoRI*. Esta enzima reconoce secuencias específicas de bases que son palindrómicas (un palíndromo es una palabra que se lee igual de izquierda a derecha que de derecha a izquierda). *EcoRI* deja «extremos adhesivos» que se emparejan con otros fragmentos escindidos por la misma enzima. Las cadenas se unen mediante la DNA ligasa.

tienen su capacidad de replicarse en las células bacterianas; por ello, el DNA recombinante insertado se produce en grandes cantidades, siguiendo un proceso llamado **amplificación**.

Un **clon** es un grupo de individuos o de células que proceden, por reproducción asexual, de un único individuo. Cuando hablamos de **clonar** un gen o un plásmido en las bacterias, queremos decir que aislamos una colonia o un grupo de bacterias, que derivan de un único antecesor en el cual se ha insertado el gen o el plásmido que se quiere clonar. La **clonación** se utiliza para obtener grandes cantidades de un gen que se ha insertado en un plásmido bacteriano.

Reacción en cadena de la polimerasa

Recientemente se ha conseguido clonar enzimáticamente un gen específico, de cualquier organismo, de una forma simple, siempre que se conozca parte de la secuencia de ese gen. La técnica se denomina **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)**, del inglés *Polymerase Chain Reaction*. Se sintetizan dos cadenas cortas de nucleótidos denominados cebadores (en inglés *primer*); los cebadores son complementarios a las diferentes secuencias conocidas del DNA en los extremos del gen que se quiere clonar. Se añade cada cebador en exceso a una muestra de DNA del organismo y la mezcla se calienta para separar la doble hélice en dos cadenas sencillas. Cuando se enfría la mezcla, hay una gran probabilidad de que cada cadena del gen problema se una a un cebador antes que a la otra cadena del gen, ya que el cebador está presente en una concentración mucho más elevada. Se añade una DNA polimerasa termoestable y los cuatro trifosfatos de desoxirribonucleótidos a la mezcla de reacción y la síntesis del DNA se realiza desde el extremo 3' de cada cebador, extendiéndose éste en dirección 5'–3'. Los cebadores se eligen de tal forma que el extremo 3' libre de cada uno de ellos se enfrente al gen cuya secuencia se desea clonar. Se sintetizarán cadenas complementarias nuevas completas y el número de copias del gen se habrá duplicado (Figura 5-25). Entonces, la mezcla de reacción se recalienta y enfría de nuevo para permitir que más cebadores se unan a copias nuevas y originales de cada cadena. Con cada ciclo de síntesis de DNA se dobla el número de copias. Como en cada ciclo se puede emplear menos de 5 minutos, el número de copias de un gen se puede incrementar, aproximadamente, de uno a un millón (en menos de 2 horas! La PCR permite clonar un gen conocido de un paciente concreto, la identificación de una gota de sangre seca en la escena de un crimen o clonar el DNA de un mamut lanudo de hace 40 000 años.

La tecnología del DNA recombinante y la PCR se usan actualmente en muchas áreas con un gran potencial y multitud de usos prácticos.

Las técnicas de la biología molecular han permitido a los científicos realizar proezas con las que, hace sólo una década, sólo unos pocos podrían haber soñado. Estos avances han aportado unos beneficios enormes a la humanidad, en cuanto a la mejora de la producción de alimentos y a los tratamientos de las enfermedades. El progreso con las plantas de interés agrícola ha sido tan rápido que el algodón, el arroz, el maíz, la remolacha azucarera, la soja, los tomates y la alfalfa tratados genéticamente ya se encuentran en los mercados de Estados Unidos. En Europa hay una cierta resistencia contra la comercialización de productos alterados genéticamente (transgénicos), aparentemente por el temor, muy extendido, de que tales plantas pueden afectar de alguna forma la salud de los consumidores.

El desarrollo de animales transgénicos potencialmente útiles no ha llegado tan lejos como el caso de las plantas. La terapia génica contra las enfermedades hereditarias presenta muchas dificultades, pero las investigaciones en este campo son intensas y ya se están realizando ensayos clínicos para ciertas enfermedades.

Genómica y proteómica

El campo científico de «mapeo», secuenciación y análisis de los genomas se conoce como **genómica**. Algunos investigadores dividen el análisis genómico en «genómica estructural» («mapeo y secuenciación») y «genómica funcional» (desarrollo experimental en los niveles del genoma o del organismo para entender la función génica).

En los años 70, Allan Maxam y Walter Gilbert en los Estados Unidos y Frederick Sanger en Inglaterra, desarrollaron técnicas prácticas para la determinación de la secuencia de bases en el DNA. Entre 1984 y 1985 los científicos propusieron secuenciar y construir el mapa de todo el genoma humano, un esfuerzo que pasó a ser conocido como el Proyecto del Genoma Humano. Era una empresa muy ambiciosa, teniendo en cuenta que se estimaba que el genoma tenía entre 50 000 y 100 000 genes y subunidades reguladoras codificadas en una secuencia lineal de unos 3 a 6 miles de millones de pares de bases. Utilizando las técnicas disponibles en 1988, podría haberse tardado hasta el año 2700 para secuenciar completamente el genoma, pero los biólogos esperaban entonces que las mejoras en las técnicas podrían hacerlo posible al finalizar el siglo XXI. De hecho, el desarrollo y la mejora de los secuenciadores automáticos, así como la competencia entre el Consorcio para la Secuenciación del Genoma Humano (*Human Genome Sequencing Consortium*), de financiación pública, y un gran número de científicos (*Celera Genomics* y colaboradores), con financiación privada, llevaron a la publicación de un borrador de la secuencia en el año 2001.

Considerar que la determinación del borrador de la secuencia era «el descubrimiento científico más grande de nuestro tiempo», como se señala en el libro de Davies (véase Bibliografía), es algo bastante discutible. Sin embar-

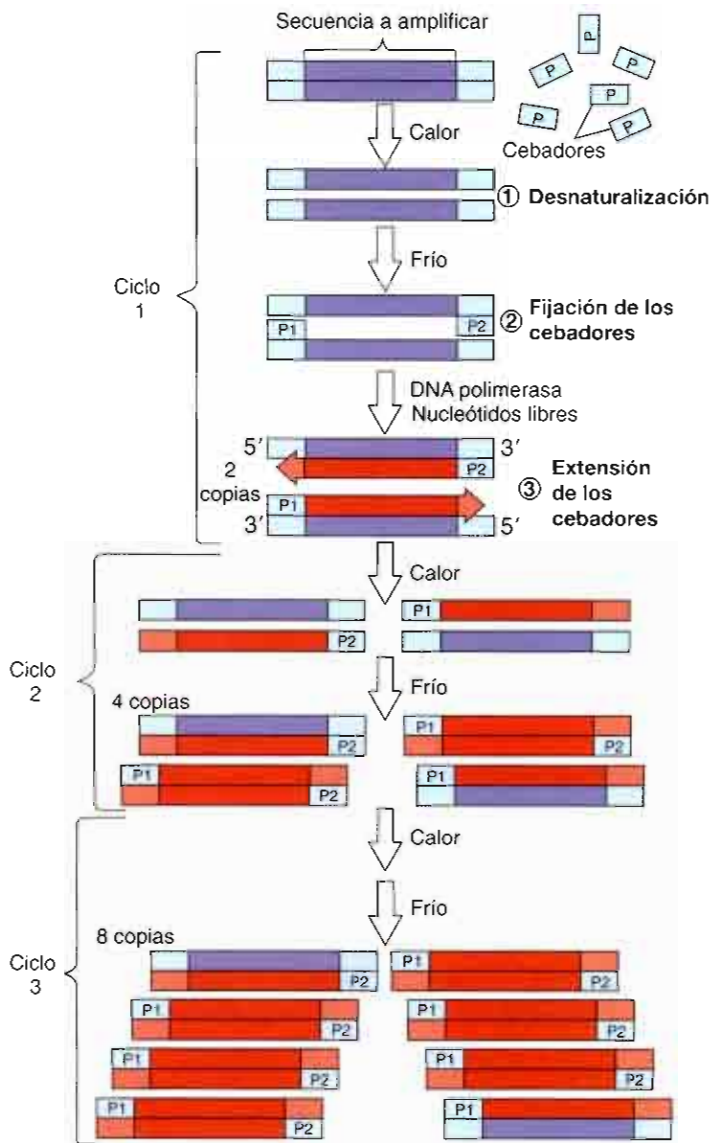


Figura S-25

Pasos en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Se necesitan dos cebadores, uno por cada extremo de la secuencia que se desea amplificar.

go, fue muy emocionante y produjo muchas sorpresas. Por ejemplo, el genoma humano es mucho más pequeño de lo que creía previamente, ya que ahora se estima que posee aproximadamente 30 000 genes de codificación de proteínas. Cerca de 740 genes codifican diversas formas de RNA. Aproximadamente, el 90% de las secuencias se encuentran en la **eucromatina** (porciones de los cromosomas ricas en genes), y en la **heterocromatina** (áreas donde hay pocos genes), se han determinado totalmente. Solamente el 5 del 28% del genoma que realmente se transcribe en RNA codifica alguna proteína. Más de la mitad del DNA presente está formado por secuencias repetidas de varios tipos, incluyendo un 45% de elementos parásitos de DNA. El DNA parásito (también llamado DNA «egoísta» y de «desperdicio») es DNA que parece no

servir para ninguna función celular ni del organismo, excepto para su propia propagación, pero puede tener alguna utilidad aún desconocida.

Un millar de enfermedades humanas, tales como la fibrosis quística y el corea de Huntington, se deben a defectos en un único gen. Se conocen casi 300 enfermedades asociadas a los genes. La información desarrollada a partir del conocimiento de las secuencias de los genes implicados pueden permitir nuevas pruebas de diagnóstico, tratamientos, posibles estrategias preventivas y avances en la comprensión molecular de las enfermedades genéticas. Sin embargo, para obtener estos beneficios no es suficiente saber simplemente la secuencia de los aminoácidos codificados por una secuencia de nucleótidos de un gen. El genoma humano tiene unos 30 000 genes responsables de centenares de millares de proteínas diferentes (**proteoma**) en una célula típica. El polipéptido codificado por un gen se puede separar en fragmentos funcionales independientes o asociarse a los polipéptidos cifrados por otros genes para producir las diversas funciones de la proteína. Muchos científicos se centran ahora en el difícil campo de la **proteómica**: la identificación de todas las proteínas de una célula, de un tejido, o de un organismo; la determinación de la forma en que las proteínas interactúan para lograr sus funciones y el conocimiento de las estructuras espaciales de las proteínas.

FUENTES DE VARIACIÓN FENOTÍPICA

La fuerza creativa de la evolución es la selección natural que actúa sobre la variabilidad biológica. Sin variabilidad en los individuos no existiría adaptación continua a un ambiente cambiante, ni evolución (Capítulo 6).

Hay varias fuentes de variabilidad biológica, algunas de las cuales ya se han descrito. La segregación independiente de los cromosomas durante la meiosis es un proceso al azar que produce nuevas recombinaciones de cromosomas en los gametos. Además, el sobrecruzamiento cromosómico durante la meiosis permite la recombinación de genes ligados entre cromosomas homólogos, aumentando aún más la variabilidad. La unión al azar de los gametos de ambos progenitores es otra fuente de variación adicional.

Se cuenta una historia acerca de que George Bernard Shaw una vez recibió una carta de una famosa actriz quien sugirió que ellos podrían concebir al niño perfecto que tendría la combinación de su belleza con la inteligencia de él. Shaw declinó la oferta puntualizando que el niño podría heredar el cerebro de ella y la belleza de él. Shaw tenía razón; la fusión de los gametos de los progenitores se produce al azar y es por tanto impredecible.

La reproducción sexual multiplica la variabilidad y proporciona la diversidad y plasticidad necesarias para que una especie sobreviva a cambios ambientales. La reproducción sexual, con su secuencia de segregación y recombinación de genes, generación tras generación, es, según el genetista T. Dobzhansky, «la adaptación maestra que hace que las otras adaptaciones evolutivas sean más fácilmente accesibles».

Aunque la reproducción sexual amplifica cualquier diversidad genética que exista en la población, debe haber formas de generar variación genética *nueva*, lo que sucede a través de las mutaciones génicas, por aberraciones cromosómicas y posiblemente por la intervención del DNA parásito.

Mutaciones génicas

Las mutaciones génicas son cambios fisicoquímicos en los genes que producen una alteración de la secuencia de bases en el DNA. Estas mutaciones se pueden estudiar directamente determinando la secuencia del DNA e indirectamente a través de sus efectos en el fenotipo del organismo, siempre que esos efectos se manifiestan. Una mutación puede suponer la sustitución de un codón, como por ejemplo en la enfermedad conocida como **anemia falciforme**. Los homocigotos con el alelo para el carácter falciforme normalmente mueren antes de los 30 años, debido a que la capacidad de sus glóbulos rojos para transportar oxígeno es muy baja, como resultado de la sustitución de un único aminoácido en la secuencia de los aminoácidos de su hemoglobina. Otras mutaciones pueden implicar la delección de una o más bases o la inserción de bases adicionales en la cadena de DNA. La traducción del mRNA cambiará, produciéndose codones que especifican aminoácidos incorrectos y generalmente conducen a que se produzca una proteína no funcional o con una funcionalidad más o menos afectada.

Una vez que un gen ha mutado, indefectiblemente se reproduce en su nueva forma tal como lo hacía antes de mutar. Muchas mutaciones son perjudiciales, muchas ni perjudican ni benefician y, a veces, las mutaciones son ventajosas. Estas últimas son de gran importancia para la evolución porque proporcionan nuevas posibilidades sobre las que trabaja la selección natural para formar adaptaciones. La selección natural determina qué nuevos alelos merecen sobrevivir; el ambiente impone un proceso de selección que conserva y acumula los alelos beneficiosos y elimina los dañinos.

Cuando un alelo de un gen muta a un nuevo alelo, la nueva forma tiende a ser recesiva y sus efectos suelen estar enmascarados por el otro alelo de la pareja. Solamente en la condición homocigótica tales alelos mutantes pueden expresarse en el fenotipo. Así, una población lleva una reserva de genes recesivos mutantes, algunos de los

cuales son letales en condición homocigótica, pero raramente se presentan en dicha condición. La endogamia favorece la formación de homocigotos y aumenta la probabilidad de que mutantes recesivos se expresen en el fenotipo.

La mayoría de las mutaciones están condenadas a una existencia breve. Sin embargo, hay casos en que las mutaciones pueden ser perjudiciales o neutras bajo un conjunto de condiciones ambientales y beneficiosas bajo otras condiciones distintas. Si se produce un cambio ambiental, se podría dar una nueva adaptación beneficiosa para la especie. El ambiente cambiante de la Tierra ha proporcionado numerosas oportunidades para nuevas combinaciones génicas y mutaciones, como pone en evidencia la gran diversidad actual de la vida animal.

Frecuencia de las mutaciones

Aunque las mutaciones se producen al azar, en loci diferentes prevalecen diferentes tasas de mutación. Es más probable que se produzcan algunos *tipos* de mutación que otros y los genes individuales difieren considerablemente en longitud. Un gen largo (más pares de bases) es más susceptible de sufrir una mutación que un gen corto. Así, es posible estimar tasas medias de mutación espontánea para diferentes organismos y caracteres.

En términos relativos, los genes son extremadamente estables. En la bien estudiada mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* hay, aproximadamente, una mutación detectable por cada 10 000 loci (tasa del 0.01% por locus y generación). La tasa en el hombre está entre un 1/10 000 a un 1/100 000 loci por generación. Si aceptamos esta última cifra, más conservadora, se espera que un único alelo normal pase por 100 000 generaciones antes de que sufra una mutación. Sin embargo, como los cromosomas humanos poseen, aproximadamente, 30 000 loci, alrededor de un tercio de las personas lleva una nueva mutación. De forma semejante, cada óvulo o espermatozoide que se produce contiene, en promedio, un alelo mutante.

Como la mayoría de las mutaciones son deletéreas, estas estadísticas son cualquier cosa menos optimistas. Afortunadamente, la mayor parte de los genes son recesivos y no se expresan en los heterocigotos. Sólo unos pocos se incrementan con la suficiente frecuencia en los homocigotos como para expresarse.

GENÉTICA MOLECULAR DEL CÁNCER

El principal defecto de las células cancerosas es que proliferan de forma incontrolada (**crecimiento neoplásico**). El mecanismo que controla la velocidad de división de las células normales se ha degradado de al-

guna manera y las células cancerosas se multiplican con mucha rapidez, invadiendo otros tejidos del cuerpo. Las células cancerosas se originan a partir de células normales que pierden su restricción en la división y se vuelven, en cierto modo, indiferenciadas (menos especializadas). Por ello, hay muchas clases de cáncer, según el origen de las células fundadoras del tumor. El cambio en muchas células cancerosas, quizás en todas, tiene una base genética y el estudio de las alteraciones genéticas que provocan el cáncer es hoy día uno de los objetivos principales de la investigación de esta enfermedad.

Oncogenes y genes supresores de tumor

Ahora se admite que el cáncer es el resultado de cambios genéticos específicos que tienen lugar en un clon particular de células. Estos cambios genéticos incluyen alteraciones en dos tipos de genes: los **oncogenes** y los **genes supresores de tumor**, y hoy se conocen numerosos genes específicos de cada tipo.

Los oncogenes (Gr., *onkos*, bulto, masa, + *genos*, origen) se encuentran normalmente en las células y en su forma normal se denominan **proto-oncogenes**. Uno de éstos codifica una proteína conocida como **Ras**. La proteína Ras es una guanosín trifosfatasa (GTPasa) que se encuentra justo bajo la membrana celular. Cuando un receptor de la superficie celular se une a un factor de crecimiento, la proteína Ras se activa y se inicia una cascada de reacciones que, por último, conducen a la división celular. La forma oncogénica codifica una proteína que inicia la cascada de la división celular incluso cuando el factor de crecimiento no se ha unido al receptor de la membrana.

De los muchos modos en que el DNA celular puede sufrir alteraciones, los tres más importantes son la radiación ionizante, la radiación ultravioleta y los agentes químicos mutagénicos. La alta energía de la radiación ionizante (rayos X y rayos gamma) provoca la expulsión de los electrones de los átomos en los que se encuentran, lo que produce átomos ionizados con electrones desapareados (radicales libres). Los radicales libres (principalmente los del agua) son muy reactivos químicamente y reaccionan con moléculas en la célula, incluyendo el DNA. Algún DNA alterado se repara, pero si la reparación no es adecuada, se produce una mutación. La radiación ultravioleta es de energía mucho menor que la radiación ionizante y no produce radicales libres. Las pirimidinas del DNA la absorben y provoca la formación de dobles enlaces covalentes entre pirimidinas adyacentes. Los mecanismos de reparación de las alteraciones UV pueden ser también incorrectos. Los mutágenos químicos reaccionan con las bases del DNA y provocan errores en el apareamiento durante la replicación.

Los productos génicos de genes supresores de tumor actúan como controladores de la proliferación celular. Uno de tales productos se denomina **p53** (de «proteína 53 kilodalton», una referencia a su peso molecular). Las mutaciones en el gen que codifica la p53 se presentan, aproximadamente, en la mitad de los 6.5 millones de casos de cáncer en el hombre que se diagnostican cada año. La p53 normal desempeña un número de funciones importantes, según las circunstancias de la célula. Puede desencadenar apoptosis, actuar como activador o represor de la transcripción (activar o desactivar genes), controlar el paso de la fase G₁ a la S en el ciclo celular y provocar la reparación del DNA dañado. Muchas de las mutaciones conocidas en la p53 están relacionadas con su unión al DNA y, por tanto, con su función.

RESUMEN

En los animales con reproducción sexual el material genético se transmite a la descendencia por medio de los gametos (óvulos y espermatozoides), producidos en la meiosis. Cada célula somática de un organismo tiene dos cromosomas de cada tipo (cromosomas homólogos) y por ello es diploide.

La meiosis separa los cromosomas homólogos, de tal forma que cada gameto tiene la mitad del número de cromosomas somáticos (es haploide). En la primera división meiótica, los centrómeros no se dividen, y cada célula hija recibe uno de cada par de los cromosomas homólogos replicados con las cromátidas hermanas todavía unidas al centrómero. Al principio de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se juntan lateralmente (sinapsis) formando un bivalente. Los loci de los genes en un juego de cromátidas se colocan en posición opuesta a los loci correspondientes en las cromátidas homólogas. Se pueden intercambiar porciones de cromátidas adyacentes (sobrecruzamiento) para producir nuevas combinaciones

genéticas. En la segunda división meiótica, los centrómeros se dividen, completando la reducción en el número de cromosomas y en la cantidad de DNA. El número diploide se restablece cuando los gametos masculino y femenino se unen para formar el cigoto.

El género se determina en la mayoría de los animales mediante los cromosomas sexuales; en el hombre, las moscas de la fruta y otros muchos animales, las hembras tienen dos cromosomas X y los machos un X y un Y.

Los genes son las entidades unitarias que determinan todas las características de un organismo y se heredan de los progenitores a la descendencia. Las variantes alélicas de los genes pueden ser dominantes, recesivas o intermedias; un alelo recesivo en un genotipo heterocigótico no se expresa en el fenotipo, sino que requiere la condición homocigótica para su expresión. En un cruce monohíbrido que afecte a un alelo dominante y a su alelo recesivo (ambos progenitores homocigóti-

cos), la generación F_1 será toda heterocigótica, mientras que los genotipos de la F_2 aparecerán en una proporción 1:2:1 y los fenotipos en una proporción 3:1. Este resultado demuestra la ley de Mendel de la segregación. En la herencia intermedia, los heterocigotos muestran fenotipos intermedios entre los fenotipos homocigóticos o, a veces, muestran un fenotipo diferente, con sus correspondientes alteraciones en la proporción fenotípica.

Los cruces dihibridos (en los cuales los genes de los dos caracteres se encuentran en pares distintos de cromosomas homólogos) demuestran la ley de Mendel de la segregación independiente y las proporciones fenotípicas serán 9:3:3:1 con alelos dominantes y recesivos para cada gen. Las proporciones para cruces monohíbridos y dihibridos se pueden determinar mediante la construcción de un cuadro de Punnett, pero las leyes de la probabilidad permiten mucho más fácilmente el cálculo de las proporciones en cruces de dos o más caracteres.

Los genes pueden tener dos o más alelos en una población, y las diferentes combinaciones de alelos pueden producir diferentes efectos fenotípicos. Los alelos de genes diferentes pueden interactuar para producir un fenotipo, como ocurre en la herencia poligénica y la epistasia, en las que un gen afecta a la expresión de otro gen.

Un gen en el cromosoma X muestra herencia ligada al sexo y producirá un efecto en el macho, incluso cuando el alelo recesivo está presente, debido a que el cromosoma Y no lleva el alelo correspondiente. Todos los genes de un cromosoma autosómico dado están ligados y sus variantes no se segregan independientemente a no ser que se encuentren muy distanciados entre sí sobre el cromosoma, de tal forma que se produce sobrecruzamiento entre ellos casi en cada meiosis. El sobrecruzamiento aumenta la cantidad de recombinación genética en una población.

Ocasionalmente, se produce en la meiosis la no disyunción de uno de los cromosomas homólogos y uno de los gametos acaba con un cromosoma de más y el otro con $n - 1$ cromosomas. Los cigotos resultantes normalmente no sobreviven: las personas con $2n + 1$ cromosomas pueden vivir, pero nacen con serias deficiencias, como en el caso del síndrome de Down.

Los ácidos nucleicos de las células son DNA y RNA, que son grandes polímeros de nucleótidos, cada uno de los cuales está compuesto por una base nitrogenada, un azúcar pentosa y un grupo fosfato. Las bases nitrogenadas en el DNA son la adenina (A), la guanina (G), la timina (T) y la citosina (C) y las del RNA son las mismas excepto que el uracilo (U) sustituye a la timina. El DNA es una molécula helicoidal de doble cadena, en la que las bases se dirigen unas hacia otras desde un esqueleto de azúcar-fosfato: A siempre se empareja con T y G lo hace siempre con C. Las cadenas son antiparalelas y complementarias, manteniéndose unidas mediante enlaces de hidrógeno entre las bases apareadas. En la replicación del DNA las cadenas se separan y la enzima DNA polimerasa sintetiza una nueva cadena a lo largo de cada cadena parental, utilizando la cadena parental como molde.

Un gen puede codificar un RNA ribosómico (rRNA), un RNA de transferencia (tRNA), o un RNA mensajero (mRNA); un

gen de este último tipo especifica una secuencia de aminoácidos en un polipéptido (hipótesis un gen un polipéptido). En el mRNA cada triplete de tres bases especifica un aminoácido concreto.

Las proteínas se sintetizan por transcripción de DNA en la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero (mRNA), que funciona junto con los ribosomas (que contienen RNA ribosómico [rRNA] y proteínas) y RNA de transferencia (tRNA). Los ribosomas se unen a la cadena de mRNA y se mueven a lo largo de ella, ensamblando la secuencia de aminoácidos de la proteína. Cada aminoácido es colocado en posición para su ensamblaje por una molécula de tRNA, que lleva a su vez una secuencia de bases (anticodón) complementaria de los codones correspondientes en el mRNA. En el DNA nuclear eucariótico la secuencia de bases de DNA que codifica los aminoácidos de una proteína (exones) están interrumpidos por secuencias intercaladas (intrones). Los intrones se eliminan del mRNA primario antes de que abandone el núcleo y la proteína se sintetiza en el citoplasma.

Los genes, y la síntesis de los productos de los que son responsables, deben estar regulados: activados o inhibidos en respuesta a condiciones ambientales cambiantes o a la diferenciación celular. La regulación génica en los eucariotes es compleja y el control de la transcripción es particularmente importante como medio de regulación.

Los métodos modernos en genética molecular han hecho posible avances espectaculares. Las endonucleasas restrictivas escinden el DNA en secuencias específicas de bases y estos DNA troceados de diferentes fuentes se pueden reensamblar para formar DNA recombinante. Combinando DNA de mamífero con DNA vírico o de plásmidos, se puede introducir un gen de mamífero dentro de células bacterianas que multiplican y producen muchas copias del gen del mamífero. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se puede utilizar para clonar genes específicos siempre que se conozca la secuencia de bases de pequeños fragmentos del DNA a ambos lados de ese gen. Los esfuerzos realizados por un consorcio de financiación pública y un grupo de científicos financiado por capital privado han llevado a la publicación de un borrador de la secuencia del genoma humano en el año 2001. Entre los muchos resultados interesantes que se han obtenido en estas investigaciones, se puede destacar que ahora se calcula que unos 30 000 genes que codifican proteínas, un número sensiblemente inferior al previamente estimado de 100 000 genes. Estos genes son los responsables de los cientos de miles de proteínas presentes en una célula típica.

Una mutación es una alteración fisicoquímica en las bases del DNA, que puede cambiar el efecto fenotípico del gen. Aunque raras y normalmente dañinas para la supervivencia o la reproducción de un organismo, las mutaciones son ocasionalmente beneficiosas y pueden ir acumulándose en las poblaciones por selección natural.

El cáncer (crecimiento neoplásico) se debe a una serie de alteraciones genéticas en un clon de células que permiten una proliferación incontrolada de dichas células. Los oncogenes (como el gen que codifica la proteína Ras) y la inactivación de genes supresores de tumor (como el que codifica la proteína p53) son responsables de muchos tipos de cáncer.

CUESTIONARIO

1. ¿Cuál es la relación entre cromosomas homólogos y alelos?
2. Describa o esquematice la secuencia de sucesos de la meiosis (en ambas divisiones).
3. ¿Cómo se designan los cromosomas sexuales en los machos de las chinches, en el hombre y en las mariposas?
4. ¿Cómo se distinguen los mecanismos cromosómicos de determinación del sexo en los tres taxones de la pregunta 3?
5. Construya, mediante cuadros de Punnett, un cruce entre individuos con los siguientes genotipos: $A/a \times A/a$, $A/a \times B/b \times A/a \times B/b$.
6. Definir concisamente las leyes de Mendel de la segregación y de la segregación independiente.
7. Suponiendo que los ojos pardos (P) son dominantes sobre los ojos azules (p), determine el genotipo de los individuos que se citan a continuación: el hijo, de ojos azules, de una pareja de ojos pardos, se casa con una mujer de ojos pardos cuya madre es de ojos pardos y cuyo padre tiene ojos azules. El hijo de ambos es de ojos azules.
8. Recuerdese que el color rojo (R) en las flores del dondiego de noche actúa con dominancia incompleta sobre el blanco (r). En los siguientes cruces, señale el genotipo de los gametos producidos por cada progenitor y el color de las flores de la descendencia: $R/R' \times R/R'$, $R'/R' \times R/R'$, $R/R \times R/R'$, $R/R \times R/R'$.
9. Un ratón pardo macho se cruza con dos hembras negras. Tras varias camadas, la primera hembra ha producido 48 ratones negros y la segunda 14 negros y 11 pardos. ¿Podría deducir el patrón hereditario para el color del pelaje y los genotipos de los padres?
10. El pelaje rizado (R) es dominante sobre el pelaje liso (r) en las cobayas y el pelaje negro (N) es dominante sobre el blanco (n). Si una cobaya homocigótica de pelaje negro rizado se cruza con una homocigótica de pelaje blanco liso, deduzca el aspecto de lo siguiente: la F_1 , la F_2 , la descendencia de la F_1 cruzada con un progenitor de pelaje negro rizado.
11. Supongamos que en el hombre la condición de ser diestro (D) es genéticamente dominante sobre la de ser zurdo (d) y que los ojos pardos (P) son genéticamente dominantes sobre los azules (p). Un hombre diestro y con los ojos azules se casa con una mujer diestra de ojos pardos. Sus dos hijos son (1) diestro con ojos azules y (2) zurdo de ojos pardos. El hombre se casa de nuevo y esta vez la mujer es diestra y de ojos pardos. Tienen diez hijos, todos diestros y de ojos pardos. ¿Cuáles son los genotipos del hombre y de las dos mujeres?
12. En *Drosophila melanogaster*, los ojos rojos (R) son dominantes sobre los blancos (r) y el carácter recesivo está sobre el cromosoma X. Las alas vestigiales (v) son recesivas con respecto a las alas normales (V). ¿Cuál será el aspecto de los siguientes cruces: $X^R/X^r \cdot V/v \times X^R/Y \cdot v/v$; $X^r/X^r \cdot V/v \times X^R/Y \cdot V/v$.
13. Asumiendo que el daltonismo (ceguera para los colores) es un carácter recesivo situado en el cromosoma X. Un hombre y una mujer con visión normal tienen la siguiente descendencia: una hija con visión normal que tiene seis hijos de visión normal y un hijo daltónico que tiene una hija con visión normal. ¿Cuáles son los genotipos probables de todos los individuos?
14. Distinguir lo siguiente: euploidía, aneuploidía y poliploidía; monosomía y trisomía.
15. Nombre las purinas y las pirimidinas del DNA y explique cómo se emparejan entre sí en la doble hélice. ¿Cuáles son las purinas y las pirimidinas del RNA y cuáles son sus complementarias en el DNA?
16. Explique cómo se replica el DNA.
17. ¿Por qué no es posible que un codón esté formado por sólo dos bases?
18. Explique la transcripción y el procesamiento del mRNA en el núcleo.
19. Explique el papel del mRNA, del tRNA y del rRNA en la síntesis de los polipéptidos.
20. Explique cuatro formas de regulación de los genes en los eucariontes.
21. En la genética molecular moderna, ¿qué es el DNA recombinante y cómo se prepara?
22. Cite tres fuentes de variación fenotípica.
23. Diferencie proto-oncogen y oncogen. Explique dos mecanismos por los que el cáncer podría estar producido por cambios genéticos.
24. ¿Qué son las proteínas Ras y p53? ¿Cómo podrían contribuir al desarrollo de cáncer mutaciones en los genes que codifican estas proteínas?
25. Señale los pasos esenciales del método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).
26. Se ha publicado un borrador de la secuencia del genoma humano. ¿Qué observaciones interesantes se pueden extraer de los resultados? ¿Qué posibles beneficios se pueden obtener? ¿Qué es el proteoma?

BIBLIOGRAFÍA

- Conery, J. S., and M. Lynch. 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* **290**:1151-1155. *Las duplicaciones de los genes son una fuente importante de la variación genética.*
- Davies, K. 2001. Cracking the genome: inside the race to unlock human DNA. Craig Venter, Francis Collins, James Watson, and the story of the greatest scientific discovery of our time. New York, The Free Press. *Historia de la fascinante competencia entre Human Genome Sequencing Project y Celera Genomics de Craig Venter. Por supuesto, el genoma no será «pirateado» hasta que se descifre su significado, y estamos lejos de ello.*
- Dhand, R. 2000. Functional genomics. *Nature* **405**:819. *Introducción a un número con artículos sobre genómica funcional.*
- Ezzell, C. 2002. Proteins rule. *Sci. Am.* **286**:40-47 (April). *Una explicación excelente del estado actual y los problemas del proteómica.*
- Futreal, P. A., A. Kasperzyk, E. Birney, J. C. Mullikin, R. Wooster, and M. R. Stratton. 2001. Cancer and genomics. *Nature* **409**:850-852. *Buena lista de los genes del cáncer.*

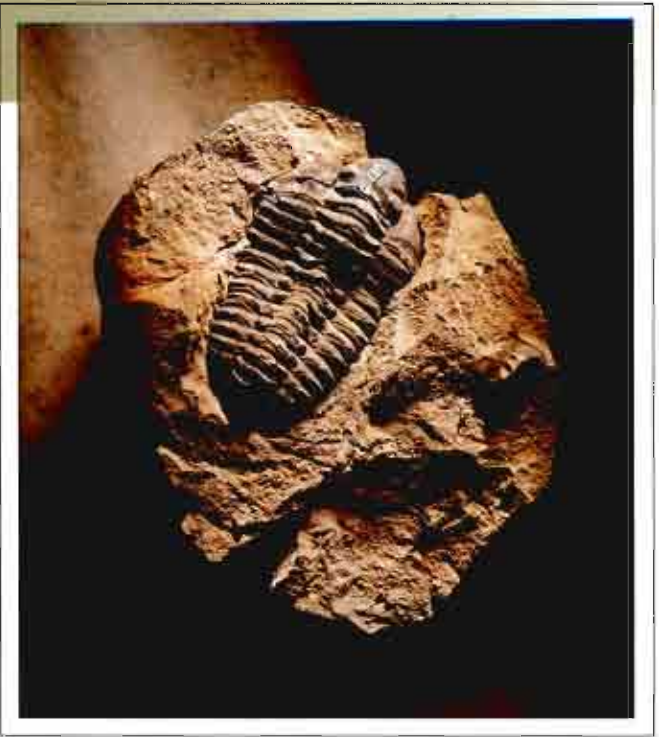
- Griffiths, A. J., W. M. Gelbart, R. C., Lewontin, and J. H. Miller. 2002. Modern genetic analysis, ed. 2. New York, W. H. Freeman & Company. *Un tratado de genética general bueno y actualizado.*
- Hartwell, L. H., L. Hood, M. L. Goldberg, A. E. Reynolds, L. M. Silver, and R. C. Veres. 2004. Genetics: from genes to genomes, ed. 2. Boston, Massachusetts, McGraw-Hill Higher Education. *Un tratado de genética y de genómica bueno y actualizado.*
- Jiménez-Sánchez, G., B. Childs, and D. Valle. 2001. Human disease genes. *Nature* **409**:853-855. *Encontraron una llamativa correlación entre la función del producto de un gen y las características de la enfermedad...**
- Lewin, B. 2004. Genes VIII. Upper Saddle River, New Jersey, Pearson/Prentice Hall. *Cubre de forma cuidadosa y actualizada la biología molecular de los genes.*
- Mange, E. J., and A. P. Mange. 1994. Basic human genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto de introducción, de lectura sencilla, que se concentra en la genética de las especies animales de mayor interés para la mayoría de nosotros.*
- Mullis, K.B. 1990. The unusual origin of the polymerase chain reaction. *Sci. Am.* **262**:56-65 (Apr.) *Cómo el autor tuvo la idea de la producción simple de copias ilimitadas de DNA mientras conducía por las montañas de California.*
- Pennisi, E. 2000. Genomics comes of age. *Science* **290**:2220-2221. *La determinación de los genomas de diversos organismos fue el descubrimiento del año*.*
- Roberts, L. 2001. A history of the Human Genome Project. *Science* **291**:chart. *Todos los descubrimientos importantes desde la bética doble al genoma completo (1953-2001). Tiene un glosario.*
- The International Human Genome Mapping Consortium. 2001. A physical map of the human genome. *Nature* **409**:934-941. *El borrador de la secuencia publicado por el consorcio de financiación pública.*
- Venter, J. C., M. D. Adams, E. W. Myers, P. W. Li, R. J. Mural, and 265 others. 2001. The sequence of the human genome. *Science* **291**:1304-1351. *El borrador de la secuencia publicado por Celera Genomics y colaboradores.*
- Watson, J. D., and A. Berry. 2003. DNA: the secret of life. New York, Alfred A. Knopf. *Una emocionante relato de la historia y los usos de la genética.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Genetics
 Mendelian Genetics
 Meiosis and Sexual Reproduction
 Molecular Basis of Genetics
 Protein Synthesis
 Gene Control and Expression
 Recombinant Technology
 Cloning
 Plant Tissue Culture and Transgenic Crops
 Human Genome Project

Evolución orgánica



Un trilobites fósil en una roca del Paleozoico.

Un legado de cambio

La historia de la vida es un legado de cambio perpetuo. A pesar de la aparente permanencia del mundo natural, el estado de cambio caracteriza a todas las cosas, en la Tierra y en el Universo. Los estratos geológicos registran el cambio histórico irreversible que denominamos evolución. Innumerables clases de animales y plantas han florecido y desaparecido, dejando tras de ellas un imperfecto registro fósil de su existencia. Muchas, pero no todas, han dejado descendientes que se les asemejan en cierta medida.

Los cambios vitales se perciben y miden de muchas maneras. En una escala temporal a corto plazo, vemos cambios en las frecuencias de las variantes genéticas dentro de las poblaciones. Los cambios evolutivos en las frecuencias relativas de mariposas claras y oscuras se observaron dentro del lapso de tiempo de una vida humana, en entornos contaminados de la Inglaterra industrializada. La formación de nuevas especies y los cambios dramáticos en el aspecto de los organis-

mos en escalas de tiempo más amplias, como se observa en la diversificación evolutiva de las aves de Hawái, precisan de escalas temporales más amplias, que cubren entre 100 000 y 1 millón de años. Las principales tendencias evolutivas y las extinciones masivas periódicas se aprecian en escalas temporales aún mayores, que abarcan decenas de millones de años. El registro fósil de los caballos a lo largo de los pasados 50 millones de años muestra una serie de especies diferentes que remplazan a otras más antiguas a través del tiempo, para finalizar con los caballos que conocemos hoy en día. El registro fósil de los invertebrados marinos nos muestra una serie de extinciones en masa separadas por intervalos de aproximadamente 26 millones de años.

Ya que cada rasgo de la vida, tal como lo conocemos hoy, es el producto de un proceso evolutivo, los biólogos consideran la evolución orgánica como la piedra angular de todo conocimiento biológico.



Figura 6-1

Fundadores de la teoría de la Selección Natural. A, Charles Robert Darwin (1809 a 1882) en 1881, un año antes de su muerte. B, Alfred Russell Wallace (1823 a 1913) en 1895. Darwin y Wallace llegaron independientemente a la misma teoría. Una carta y un ensayo que Wallace envió a Darwin en 1858 impulsaron a éste a escribir *El Origen de las Especies*, publicado en 1859.

En el Capítulo 1 se presentó la teoría evolutiva de Darwin como el paradigma dominante que guía la biología. Charles Robert Darwin y Alfred Russell Wallace (Figura 6-1) fueron los primeros en establecer la evolución como una poderosa teoría científica. Hoy en día, la realidad de la evolución orgánica sólo puede negarse si se traspasan los límites de la razón. Como escribió el notable biólogo inglés Sir Julian Huxley, «Charles Darwin llevó a cabo la mayor de las revoluciones del pensamiento humano, mayor que la de Einstein, la de Freud o incluso la de Newton, al establecer el hecho de la evolución orgánica y descubrir simultáneamente su mecanismo.» La teoría de Darwin nos permite comprender tanto la genética de las poblaciones como el registro fósil. Sin embargo, Darwin y Wallace no fueron los primeros en considerar la idea básica de la evolución orgánica, que tiene una historia mucho más antigua. Revisaremos el desarrollo histórico de las ideas sobre la evolución tal y como condujeron al darwinismo, las pruebas que lo confirman y los cambios teóricos que han desembocado en nuestra moderna teoría sintética de la evolución.

ORÍGENES DE LA TEORÍA EVOLUTIVA DE DARWIN

Ideas Evolutivas Predarwinistas

Antes del siglo XVIII, las especulaciones sobre el origen de las especies estaban basadas en mitos y supersticiones, sin nada parecido a una teoría científicamente probable. Los mitos creacionistas contemplaban el mun-

do como una entidad invariable tras su creación. No obstante, algunos pensadores se aproximaron a la idea de que la naturaleza tiene una larga historia de cambio perpetuo e irreversible.

Los primeros filósofos griegos, principalmente Xenófanes, Empedocles y Aristóteles, desarrollaron una idea primaria de cambio evolutivo. Reconocieron los fósiles como evidencias de una vida anterior, que creyeron destruida por una catástrofe natural. A pesar de su espíritu de inquietud intelectual, los griegos no establecieron un concepto evolutivo, y la idea fue declinando ya antes del advenimiento de la cristiandad. Las oportunidades para el pensamiento evolutivo se vieron aún más restringidas al imponerse la versión bíblica de la creación del mundo como dogma de fe. El arzobispo James Ussher, a mediados del s. XVII, fijó el año 4004 a.C. como origen de la vida. Los puntos de vista evolutivos fueron considerados como revolucionarios y heréticos, y aún hoy persiste cierta controversia. El naturalista francés Georges Louis Buffon (1707 a 1788) remarcó la influencia del ambiente en las modificaciones de los tipos animales. También extendió la edad de la Tierra hasta 70 000 años.

El lamarckismo: la primera explicación científica de la evolución

La primera explicación coherente de la evolución se debe al naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck (1744 a 1829; Figura 6-2) en 1809, el año del nacimiento de Darwin. Estableció el primer marco convincente para la idea de que los fósiles eran los restos de animales extintos. El mecanismo evolutivo propuesto por Lamarck, la **herencia de los caracteres adquiridos**, era sorprendentemente simple: los organismos, al tratar de ajustarse a las exigencias de su entorno, adquieren adaptaciones que transmiten genéticamente a su descendencia. De acuerdo con Lamarck, la jirafa desarrolló su largo cuello porque sus antecesores lo fueron alargando al estirarse para obtener alimento, legando consecuentemente a su descendencia cuellos cada vez más largos. A lo largo de muchas generaciones, estos cambios se fueron acumulando hasta producir el cuello de las jirafas actuales.

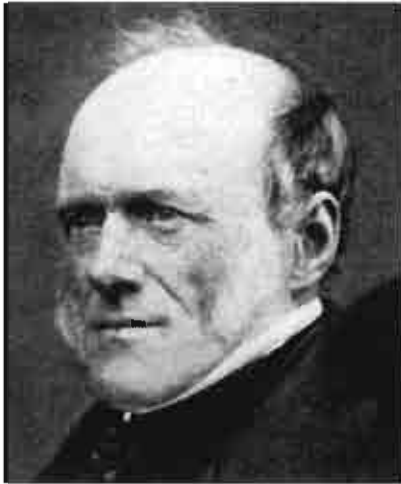


Figura 6-2

Jean Baptiste de Lamarck (1744 a 1829), naturalista francés que desarrolló las primeras ideas razonadas sobre la evolución. La hipótesis de Lamarck de que la evolución procede mediante la herencia de los caracteres adquiridos ha sido rechazada.

Figura 6-3

Sir Charles Lyell (1797 a 1875), geólogo inglés y amigo de Darwin. Su libro *Principios de Geología* tuvo gran influencia sobre Darwin en su formación. Esta fotografía se realizó hacia 1856.



Actualmente, el concepto de Lamarck de la evolución se califica de **transformista**, ya que supone que los organismos individuales cambian o transforman su apariencia para evolucionar. Hoy en día se rechazan las teorías transformistas ya que los estudios genéticos demuestran que los rasgos adquiridos por un organismo durante su vida, como una musculatura más fuerte, no pasan a su descendencia. La teoría evolutiva de Darwin difiere de la de Lamarck en que está basada en la **variedad**, y se fundamenta en la distribución de la variación genética en las poblaciones. El cambio evolutivo se produce por las distintas capacidades de supervivencia y reproducción de organismos con rasgos hereditarios diferentes, no por la transmisión genética de caracteres adquiridos.

Charles Lyell y el uniformismo

El geólogo Sir Charles Lyell (1797 a 1875; Figura 6-3) estableció en sus *Principios de Geología* (1830 a 1833) el principio del **uniformismo**. El uniformismo comprende dos importantes principios que guían el estudio científico de la naturaleza: (1) que las leyes físicas y químicas permanecen invariables a lo largo de la historia de la Tierra, y (2) que los sucesos geológicos pasados se produjeron por fenómenos naturales que podemos observar en acción hoy en día. Lyell mostró que las fuerzas naturales, actuando durante inmensos períodos de tiempo, podían explicar la formación de rocas fosilíferas. Sus estudios geológicos le condujeron a la conclusión de que la edad de la Tierra debía contarse en millones de años. Estos principios resultaron fundamentales para desacreditar las explicaciones milagrosas y sobrenaturales sobre la historia de la naturaleza y sustituirlas con argumentaciones científicas. Lyell también puso de manifiesto el carácter gradual de los cambios geológicos a lo largo del tiempo, y además argumentó que tales cambios geológicos no tienen una tendencia inherente a producirse en una dirección determinada. Ambas ideas dejaron profundas huellas en la teoría evolutiva de Darwin.

El gran viaje de Darwin

«Tras dos intentos fallidos por fuertes galernas del sudoeste, el navío de su Majestad *Beagle*, un bergantín de diez cañones bajo el mando del capitán FitzRoy, de la Royal Navy, partió de Devonport el 27 de diciembre de

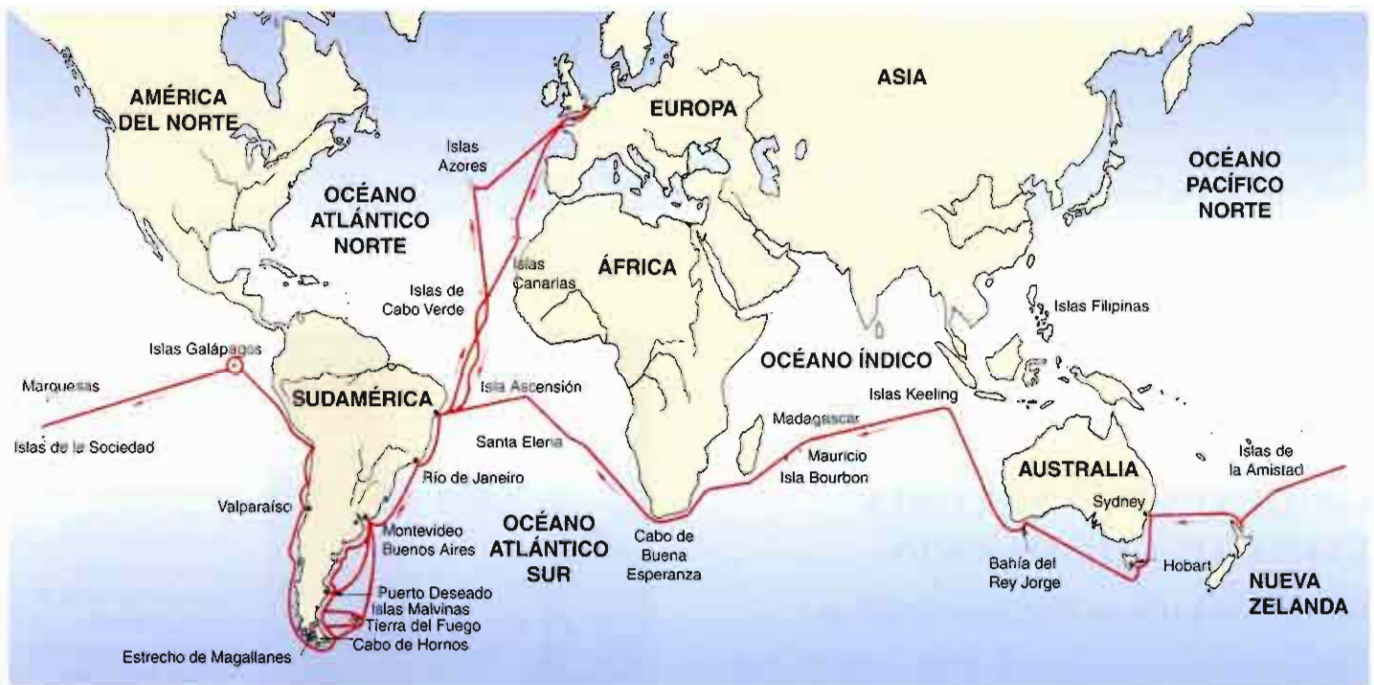


Figura 6-4

El viaje, de cinco años, del H.M.S. *Beagle*.



A



B

Figura 6-5

Charles Darwin y el H.M.S. *Beagle*. A, Darwin en 1840, cuatro años después de que el *Beagle* volviera a Inglaterra y uno tras su matrimonio con su prima, Emma Wedgwood. B, El H.M.S. *Beagle* navega en el Canal del Beagle, Tierra del Fuego, en el extremo sur de Sudamérica en 1833. La acuarela fue pintada por Conrad Martens, uno de los dos artistas oficiales durante el viaje del *Beagle*.

1831. Así comienza el relato de Charles Darwin de su viaje de cinco años en el *Beagle* alrededor del mundo (Figura 6-4). Se había pedido a Darwin, que todavía no había cumplido los 23 años de edad, que acompañara al capitán FitzRoy a bordo del *Beagle*, un pequeño barco de sólo 90 pies (unos 30 m) de longitud que iba a partir hacia un extenso viaje de exploración por Sudamérica y el océano Pacífico (Figura 6-5). Fue el comienzo de uno de los viajes más importantes del siglo XIX.

Durante el viaje (1831 a 1836), Darwin soportó constantes mareos y la variable compañía del autoritario capitán FitzRoy. Sin embargo, su juvenil fuerza física y su previo adiestramiento como naturalista le hacían estar bien preparado para su trabajo. El *Beagle* hizo repetidas paradas a lo largo de los puertos y costas de Sudamérica y regiones adyacentes, donde Darwin recogió abundantes muestras e hizo numerosas observaciones sobre la fauna y flora de estas regiones. Desenterró muchos fósiles de animales extinguidos hace mucho tiempo y se percató de la semejanza entre los fósiles de las pampas de Sudamérica y los conocidos fósiles norteamericanos. En los Andes encontró conchas marinas en rocas a más de 4000 m de altitud. Sufrió la experiencia de un fuerte terremoto y contempló los torrentes de montaña que inexorablemente desnudaban la tierra. Estas observaciones reforzaron su convicción de que las fuerzas naturales eran las responsables de las características geográficas de la Tierra.

A mediados de septiembre de 1835, el *Beagle* llegó a las Islas Galápagos, un archipiélago volcánico situado sobre el ecuador a 600 millas al oeste de Ecuador (Figura 6-6). La fama de las islas radica en su infinita rareza; son distintas de cualquier otra isla de la Tierra. Hoy en día, muchos visitantes sienten una mezcla de temor y sorpresa; otros, un sentimiento depresivo y de rechazo. Rodeadas por corrientes caprichosas, con costas de lava



Figura 6-6

Las islas Galápagos vistas desde el borde del cráter de un volcán.

retorcida y arbustos esqueléticos achicharrados por el sol ecuatorial, casi desprovistas de vegetación, habitadas por extraños reptiles y convictos del gobierno de Ecuador, las islas tenían pocos admiradores entre los marineros. A mediados del siglo XVII, ya eran conocidas por los españoles como Islas Galápagos. Las tortugas gigantes, utilizadas como alimento primero por los bucaneros y más tarde por balleneros y barcos mercantes y de guerra tanto ingleses como estadounidenses, constituían la principal atracción de las islas. Cuando Darwin visitó las Galápagos, las tortugas ya habían sido fuertemente explotadas.

Durante la visita de cinco semanas del *Beagle* a las Galápagos, Darwin comenzó a desarrollar sus puntos de vista sobre la evolución de la vida en la Tierra. Sus observaciones originales sobre las tortugas gigantes, las iguanas marinas, los sinsontes y los pinzones contribuyeron en gran medida al giro del pensamiento de Darwin.

Darwin se vio sorprendido por el hecho de que, aunque las islas Galápagos y las islas de Cabo Verde (visitadas previamente durante el viaje del *Beagle*) tenían clima y topografía similares, su fauna y su flora eran completamente diferentes. Observó que las plantas y animales de las Galápagos estaban relacionados con los del continente americano, aunque diferían en su ecología y rasgos adaptativos. Cada isla albergaba a menudo una especie característica, relacionada con las formas de otras islas. En resumen, la vida de las Galápagos debía haberse originado en el continente sudamericano y después haber sufrido modificaciones en las diversas condiciones ambientales de las distintas islas. Concluyó que las formas de vida no eran ni creadas por el poder divino ni inmutables; de hecho, eran resultado de un proceso de evolución. Aunque Darwin dedica solamente unas páginas a la fauna de las Galápagos en su obra monumental *Sobre el origen de las especies*, publicada más de dos décadas después, sus observaciones sobre el carácter único de sus animales y plantas fueron, según sus propias palabras, «el origen de todas mis ideas.»

El 2 de Octubre de 1836 el *Beagle* volvió a Inglaterra, donde Darwin llevó a cabo el resto de su trabajo científico (Figura 6-7). La mayor parte del cuantioso material recogido por Darwin le había precedido, al igual que casi todas sus anotaciones y diarios durante la travesía. El diario de Darwin fue publicado a los 3 años del regreso del *Beagle*. Constituyó un éxito inmediato, que necesitó dos reimpresiones adicionales durante el primer año. En versiones posteriores, Darwin introdujo grandes cambios y tituló su libro *El viaje del Beagle*. El fascinante relato de sus observaciones, escrito en un estilo simple y expresivo, ha hecho de la obra uno de los más populares libros de viajes de todos los tiempos.

Curiosamente, el principal producto del viaje de Darwin, su teoría de la evolución, no apareció en papel impreso hasta más de 20 años después del regreso del

Beagle. En 1838 «comenzó a leer por entretenimiento» un ensayo sobre poblaciones de T. R. Malthus (1766 a 1834), que establecía que las poblaciones de animales y plantas, incluidas las humanas, tendían a aumentar más allá de la capacidad del entorno para mantenerlas. Darwin ya había recopilado información sobre la selección artificial de animales domésticos por el hombre. Tras leer el artículo de Malthus, Darwin comprendió que un proceso de selección en la naturaleza, una «lucha por la existencia» debida a la sobrepoblación, podía ser una fuerza poderosa para la evolución de las especies salvajes.

Dejó que la idea se desarrollase en su mente hasta que la plasmó en un ensayo en 1844, aún sin publicar. Finalmente, en 1856 comenzó a reagrupar su enorme cantidad de datos en un trabajo sobre el origen de las especies. Esperaba escribir cuatro volúmenes, una obra muy grande, «tan perfecta como sea capaz.» Sin embargo, sus planes iban a dar un giro inesperado.

En 1858, recibió un manuscrito de Alfred Russel Wallace (1823 a 1913), un naturalista inglés afincado en Malasia con el que mantenía correspondencia. Darwin quedó sorprendido al ver que, en unas pocas páginas, Wallace resumía los principales puntos de la teoría de la selección natural en la que él llevaba trabajando más de dos décadas. En lugar de retener su propio trabajo en favor de Wallace, como tenía intención de hacer, Darwin fue persuadido por dos íntimos amigos, el geólogo Lyell y el botánico Hooker, para publicar sus opiniones en una breve comunicación que aparecería junto con el trabajo de Wallace en el *Journal of the Linnaean Society*. Parte de ambos trabajos fueron leídos ante una escéptica audiencia el 1 de Julio de 1858.

Durante el año siguiente, Darwin trabajó intensamente en la preparación de un «resumen» de la obra original en cuatro volúmenes. Éste se publicó en Noviembre de 1859, con el título *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*. ¡Las 1250 copias de la primera tirada se vendieron el primer día! El libro generó de forma instantánea una tormenta que nunca se ha calmado por completo. Las ideas de Darwin iban a tener extraordinarias consecuencias sobre las creencias científicas y religiosas, y permanecen entre los mayores logros intelectuales de todos los tiempos.

«Allí donde me he equivocado, o donde mi trabajo ha resultado imperfecto, y cuando he sido ardientemente criticado, incluso cuando me han adulado, todo lo cual me mortifica, mi mayor consuelo ha sido decirme a mí mismo miles de veces que "he trabajado tan duramente y tan bien como he sido capaz, y nadie puede hacer más que eso".» Charles Darwin, en su autobiografía. 1876.



Figura 6-7

Estudio de Darwin en Down House, Kent (Inglaterra). Hoy se conserva casi exactamente como estaba cuando Darwin escribió el *Origen de las Especies*.

Una vez desechada la cautela de Darwin con la publicación del *Origen de las especies*, comenzó un período increíblemente productivo de desarrollo del pensamiento

evolutivo durante los siguientes 23 años, produciendo libro tras libro. Darwin murió el 19 de abril de 1882 y fue enterrado en la abadía de Westminster. El pequeño *Beagle* ya había desaparecido; fue retirado en 1870 y vendido como chatarra.

LAS EVIDENCIAS DE LA TEORÍA EVOLUTIVA DE DARWIN

Cambio perpetuo

La principal premisa que subyace a la evolución darwiniana es que el mundo vivo no es ni constante ni perpetuamente cíclico, sino que está siempre cambiando. El cambio perpetuo en la forma y en la diversidad de la vida animal a lo largo de sus 600 ó 700 millones de años de historia se puede ver de forma directa en el registro fósil. Un **fósil** es un resto de vida pasada descubierto en la corteza terrestre (Figura 6-8). Algunos fósiles son restos completos (mamuts e insectos en ámbar), partes duras (dientes o huesos), o partes esqueléticas petrificadas, infiltradas por sílice u otros minerales (ostracodermos y moluscos). Otros fósiles están constituidos por moldes, impresiones, huellas y excrementos (coprolitos). Además de documentar la evolución de los organismos, los fósiles revelan profundos cambios en el ambiente terrestre, incluyendo las principales variaciones en la distribución de mares y continentes. Un registro completo del pasado queda fuera de nuestro alcance debido a que muchos organismos no fosilizan, pero a pesar de ello, el descubrimiento de nuevos restos y la reinterpretación de los ya conocidos incrementan nuestro conocimiento de cómo la forma y la diversidad animales han cambiado a lo largo del tiempo geológico.

Los restos fósiles pueden incluir en raras ocasiones tejidos blandos tan bien conservados que se pueden observar incluso orgánulos celulares reconocibles ¡con el microscopio electrónico! Frecuentemente, los insectos se pueden encontrar en ámbar, la resina fosilizada de ciertos árboles. Un estudio de una mosca conservada en ámbar de hace 40 millones de años reveló estructuras correspondientes a fibras musculares, núcleos, ribosomas, gotas de lípidos, retículo endoplásmico y mitocondrias (Figura 6-8D). Este caso extremo de conservación se ha producido probablemente porque se difundieron sustancias químicas de la savia de la planta en los tejidos del insecto embalsamado.

Interpretando el registro fósil

El registro fósil es incompleto porque la conservación es selectiva. Partes del esqueleto de los vertebrados y conchas u otras estructuras duras de los invertebrados dejan los mejores restos (Figura 6-8). Los animales de cuerpo blando, como las medusas y la mayoría de los gusanos, fosilizan sólo bajo condiciones muy especiales, como las que formaron los depósitos de esquistos de Burgess en la Columbia británica (Figura 6-9). Condiciones excepcionalmente favorables para la fosilización dieron lugar al lecho fosilífero precámbrico del sur de Australia, los pozos de asfalto de Rancho La Brea (Hancock Park, Los Angeles), los grandes yacimientos de dinosaurios (Alberta, Canadá, y Jensen, Utah; Figura 6-10), la Garganta de Olduvai en Tanzania y las provincias chinas de Yunnan y Lianoning.

Los fósiles se disponen en capas estratificadas, con nuevos depósitos formándose sobre los más antiguos. Si no sufren alteraciones, lo que es raro, se produce una secuencia en la que la edad de los fósiles es proporcional a



A



B



C



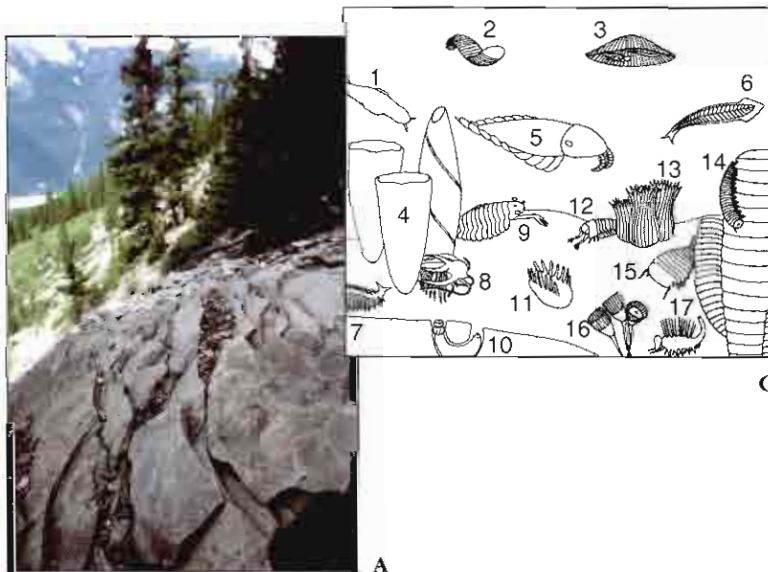
D

Figura 6-8

Cuatro ejemplos de materiales fósiles. **A**, Pez fósil procedente de rocas de la Green River Formation, Wyoming. Estos peces vivieron durante el Eoceno, en el periodo Terciario, hace aproximadamente unos 55 millones de años. **B**, Crinoideos pedunculados (Clase Crinoidea, p. 541), en rocas cretácicas de hace 85 millones de años. El registro fósil de estos animales muestra que alcanzaron su clímax millones de años antes, comenzando desde entonces un lento declinar hasta nuestros días. **C**, Insecto fósil atrapado en la resina de un árbol hace 40 millones de años; esta resina se ha endurecido hasta constituir el ámbar. **D**, Micrografía electrónica de un tejido de mosca fosilizado como en C, se ha resaltado en rojo el núcleo de una célula.



B



A

C

Figura 6-9

A, Trilobites fósiles visibles en las rocas de Burgess Shale Quarry, Columbia Británica. B, Animales del período Cámbrico, hace aproximadamente 580 millones de años, reconstruidos a partir de fósiles conservados en Burgess Shale (Columbia Británica, Canadá.) Los planes corporales que aparecieron de forma bastante brusca en este tiempo sentaron el modelo general de animales que hoy en día nos son familiares. C, Clave del dibujo de Burgess Shale. *Amiskwia* (1), de un filo extinto; *Odontogriphus*, de un filo extinto; *Eldonia* (3), un posible equinodermo; *Halichondrites* (4), una esponja; *Anomalocaris canadensis* (5), de un filo extinto; *Pikaia* (6), un cordado primitivo; *Canadia* (7), un poliqueto; *Marrella splendens* (8), un extraño artrópodo; *Opabinia* (9), de un filo extinto; *Ottoia* (10), un priapulido; *Wiwaxia* (11), de un filo extinto; *Yohoia* (12) un extraño artrópodo; *Xiangyangia* (13), un animal semejante a las anémonas; *Aysheaia* (14), un onicóforo o un nuevo filo; *Sidneya* (15), un extraño artrópodo; *Dinomischus* (16), de un filo extinto; *Hallucigenia* (17), de un filo extinto.



Figura 6-10

Un esqueleto de dinosaurio extraído parcialmente de la roca en el Dinosaur Provincial Park, Alberta.

la profundidad del estrato en que se encuentran. Hay fósiles característicos que sirven para identificar determinadas capas. Ciertos invertebrados marinos fósiles, ampliamente distribuidos, como diversos foraminíferos (p. 271) y equinodermos (p. 525), son tan buenos indicadores de periodos geológicos específicos que se denominan «fósiles guía». Por desgracia, los estratos están muchas veces volcados, plegados o muestran roturas (fallas). Los depósitos antiguos, expuestos a la erosión, pueden cubrirse con nuevos estratos en un plano diferente. Cuando están expuestas a enormes presiones o al calor, las rocas sedimentarias estratificadas se metamorfosean en cuarcita, pizarra o mármol, lo que destruye los fósiles.

Tiempo geológico

Mucho antes de conocerse la edad de la Tierra, los geólogos tabularon su historia según una serie de sucesos basados en las capas ordenadas de las rocas sedimentarias. La «ley estratigráfica» produjo un sistema de datación con las capas más antiguas en la base de la secuencia y las más modernas en lo alto. El tiempo quedó dividido en eones, eras, periodos y épocas, como se muestra en la contracubierta final de este libro. El tiempo durante el último eón (Fanerozoico) se expresa en eras (por ejemplo, Cenozoico), periodos (por ejemplo, Terciario), épocas (por ejemplo, Paleoceno), y a veces, divisiones menores que las épocas.

A finales de los años cuarenta se desarrollaron los métodos radiométricos de datación, para determinar la edad absoluta en años de las formaciones rocosas. Actualmente, se utilizan varios métodos independientes, todos ellos basados en la transformación radiactiva de los elementos existentes naturalmente en otros elementos. Estos «relojes radiactivos» son independientes de los cambios de presión y temperatura, por lo que no resultan afectados por las actividades geológicas, a menudo violentas.

Un método, la datación por potasio-argón, está basado en la transformación del potasio-40 (^{40}K) en argón-40

(^{40}Ar) (12%) y calcio-40 (^{40}Ca) (88%). La vida media del potasio-40 es 1300 millones de años; esto significa que la mitad de los átomos originales se habrán transformado en 1300 millones de años, y la mitad de los restantes lo habrán hecho al final de los siguientes 1300 millones de años. Esta transformación continúa hasta que todos los átomos de potasio-40 radiactivo han desaparecido. Para medir la edad de la roca se calcula el cociente entre los átomos de potasio-40 que quedan y la cantidad de potasio-40 original (los mismos átomos de potasio-40 más los de argón-40 y calcio-40 en que se han ido transformando). Existen varios isótopos que funcionan de forma semejante para la datación, algunos incluso para datar la edad de la propia Tierra. Uno de los relojes radiactivos más útiles está basado en la transformación de uranio en plomo. Con este método se pueden datar rocas de más de 2000 millones de años de edad con un margen de error menor del 1%.

El registro fósil de los organismos macroscópicos comienza cerca del principio del periodo Cámbrico de la era Paleozoica, aproximadamente 600 millones de años atrás. El periodo anterior al Cámbrico se denomina era Precámbrica o eón Proterozoico. Aunque la era Precámbrica ocupa el 85% de todo el tiempo geológico, ha recibido mucha menor atención que periodos posteriores, en parte debido a que el petróleo, que proporciona el incentivo comercial para gran parte de la investigación geológica, se encuentra rara vez en formaciones precámbricas. Existe, sin embargo, evidencia de vida en la era Precámbrica: hay fósiles bien conservados de bacterias y algas, impresiones de medusas, espículas de esponjas, corales blandos, gusanos segmentados planos y rastros de otros animales. La mayoría, pero no todos, son fósiles microscópicos.

Tendencias evolutivas

El registro fósil nos permite contemplar los cambios evolutivos a través de la mayor escala temporal. Las especies aparecen y se extinguen repetidamente a lo largo del registro fósil. Una especie animal puede, por término medio, sobrevivir entre uno y diez millones de años, aunque con grandes variaciones. Al estudiar la sustitución de unas especies o taxones por otros a lo largo del tiempo, se observan tendencias. Las tendencias son cambios orientados en los rasgos característicos o en los modelos de diversidad en un grupo de organismos. Las tendencias fósiles demuestran claramente el principio de Darwin del cambio perpetuo.

Una tendencia bien estudiada es la evolución del caballo, desde el Eoceno hasta el presente. Si nos fijamos en el Eoceno, vemos muchos géneros y especies de caballos diferentes, que fueron sustituidos por otros a lo largo del tiempo (Figura 6-11). George Gaylord Simpson (p. 231) demostró que esta tendencia es compatible con la teoría evolutiva darwinista. Los tres caracteres que mejor muestran una tendencia en la evolución del caballo son el tamaño corporal, la estructura de las patas y la estructura de los dientes. Comparados con los caballos ac-

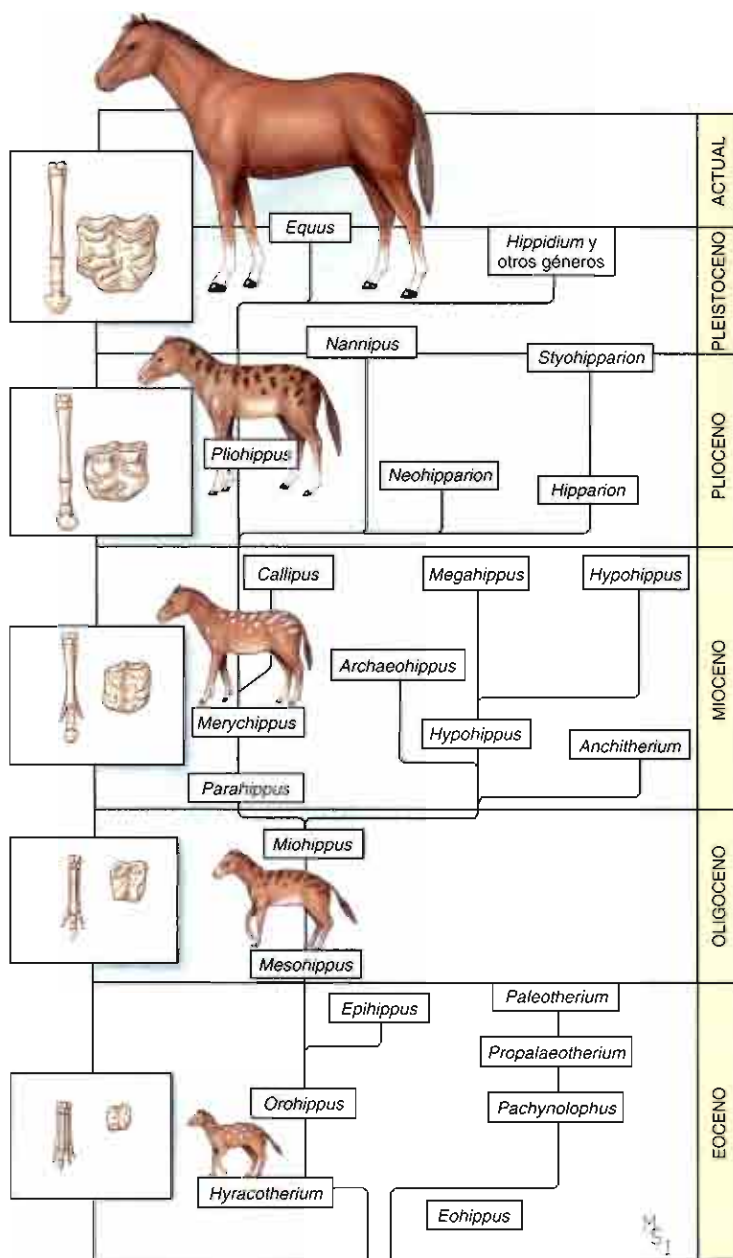


Figura 6-11

Reconstrucción de los géneros de caballos desde el Eoceno hasta la actualidad. Las tendencias evolutivas hacia el incremento en tamaño, la complejidad de los molares y la reducción del número de dedos se muestran junto con una genealogía hipotética de los géneros actuales y extintos.

tales, los de los géneros extintos eran pequeños, sus dientes tenían una superficie de abrasión relativamente reducida y sus patas tenían un número de dedos comparativamente alto (cuatro). A lo largo de los períodos siguientes, Oligoceno, Mioceno, Plioceno y Pleistoceno, se observa continuamente cómo aparecen nuevos géneros y se van extinguiendo los antiguos. En todos los casos se produce un claro incremento del tamaño corporal, un aumento de la superficie de abrasión de los dientes y la

reducción del número de dedos. Conforme el número de dedos disminuía, el dedo central se hacía cada vez mayor, hasta que fue el único que quedó.

No solamente se puede observar un cambio claro en las características de los caballos, sino también en el número de géneros (y en el número de especies) a través del tiempo. Los numerosos géneros de caballos de épocas pasadas han desaparecido, dejando un único superviviente, el género *Equus*. Del mismo modo, se han observado tendencias evolutivas relacionadas con la diversidad en muchos grupos de animales (Figura 6-12).

Las tendencias en la diversidad fósil están producidas por diferentes frecuencias de formación y extinción de especies a lo largo del tiempo. ¿Por qué algunas estirpes producen gran número de especies nuevas mientras que otras estirpes dan lugar a sólo unas pocas? ¿Por qué diferentes linajes tienen mayores o menores frecuencias de extinción (de especies, géneros o familias) a través del tiempo? Para responder a estos interrogantes, debemos volver a las otras cuatro teorías evolutivas de Darwin. Independientemente de cómo respondamos a estas preguntas, queda claro que las tendencias que se observan en la diversidad animal ilustran sin lugar a dudas el principio de Darwin del cambio perpetuo. Si tenemos en cuenta que las restantes cuatro teorías del darwinismo descansan en la teoría del cambio perpetuo, los hechos que apoyen tales teorías reforzarán ésta.

El Origen común

Darwin propuso que todos los animales y plantas descienden de una única forma a la que se infundió vida. La historia de la vida se representa como un árbol ramificado, llamado **filogenia**. Los evolucionistas predarwinianos, incluido Lamarck, abogaron por orígenes múltiples e independientes de la vida, cada uno de los cuales dio lugar a linajes que cambiaron a través del tiempo pero sin ramificarse demasiado. Como todas las buenas teorías científicas, la del origen común hace varias predicciones importantes, que pueden comprobarse y, potencialmente, utilizarse para rechazarla. De acuerdo con esta teoría, deberíamos ser capaces de seguir hacia atrás la genealogía de todas las especies modernas hasta que convergieran en linajes ancestrales que compartieran con otras especies, tanto vivas como extintas.

Deberíamos ser capaces de continuar este proceso cada vez más hacia atrás a través del tiempo evolutivo hasta alcanzar el primer antecesor de toda la vida sobre la tierra. Todas las formas de vida estarían conectadas a este árbol en algún punto, incluso las formas extintas, que representan ramas muertas. Aunque reconstruir la historia de la vida de esta forma puede parecer casi imposible, la investigación filogenética se ha llevado a cabo con un gran éxito. ¿Cómo se ha resuelto este difícil problema?

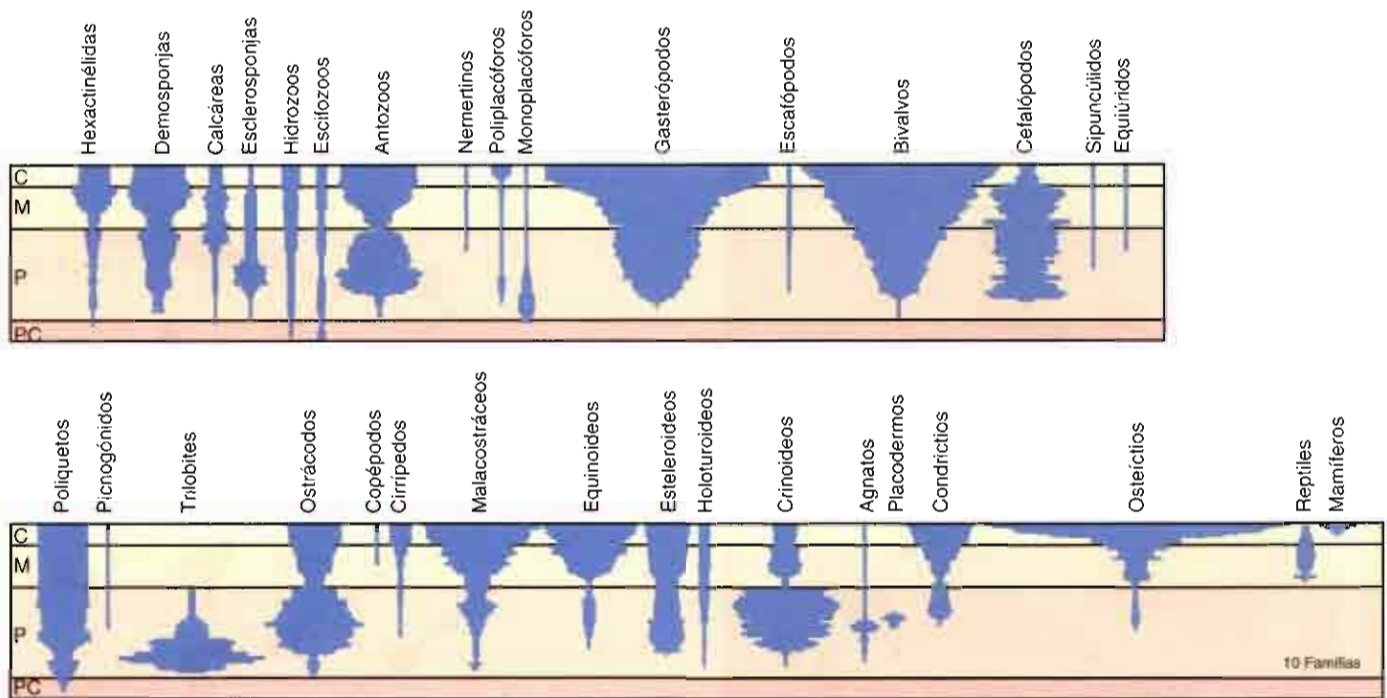


Figura 6-12

Perfiles de diversidad de diversas familias taxonómicas y diferentes grupos de animales en el registro fósil. La escala marca las eras Precámbrica, (PC), Paleozoica (P), Mesozoica (M) y Cenozoica (C). El número de familias queda indicado por el ancho de cada silueta.

Homología y reconstrucción filogenética

Darwin identificó la principal fuente de evidencia para demostrar el origen común en el concepto de **homología**. Su contemporáneo Richard Owen (1804-1892) utilizó este término para designar «el mismo órgano en diferentes organismos, bajo todas las variedades de forma y función». El clásico ejemplo de homología es el esqueleto de las extremidades de los vertebrados. Este esqueleto mantiene una estructura y unos patrones de conexión característicos a pesar de sus diversas modificaciones para distintos fines (Figura 6-13). De acuerdo con la teoría de Darwin del origen común, las estructuras que llamamos homología representan características heredadas, con alguna modificación, del correspondiente rasgo de un antecesor común.

Darwin dedicó un libro completo, *El origen del hombre y la selección en relación con el sexo*, a la idea de que el hombre comparte un origen común con los simios y otros animales. Esta idea era repulsiva para el mundo victoriano, que reaccionó con la esperada violencia (Figura 6-14). Darwin basó su argumentación fundamentalmente en comparaciones anatómicas entre el hombre y los simios. Para Darwin, las estrechas semejanzas entre los monos y el hombre sólo podían explicarse por un ancestro común.

A través de la historia evolutiva de todas las formas de vida, los procesos evolutivos generan nuevos caracteres que se transmiten a través de generaciones. Cada vez que surge un nuevo rasgo en un linaje estamos contem-



Figura 6-13

Las extremidades anteriores de cinco vertebrados muestran homología esquelética: **verde**, húmero; **amarillo**, radio y ulna; **púrpura**, «mano» (carpales, metacarpales y falanges). Los huesos y su disposición son claramente homólogos, a pesar de las modificaciones evolutivas para desarrollar distintas funciones.

plando la aparición de una nueva homología. Esta homología se transmite a todos los linajes descendientes a menos que desaparezca posteriormente. Los modelos formados por estas homología compartidas proporcionan la evidencia del origen común y nos permiten reconstruir la ramificada historia evolutiva de la vida. Podemos ilustrar todo esto con un árbol filogenético de un grupo de grandes aves que viven en el suelo (Figura 6-15). Una nueva homología esquelética surge en cada una de las estirpes ilustradas (no se incluyen las descripciones de



Figura 6-14

Anuncio de 1873 de un conocido linimento, ridiculizando la teoría de Darwin del origen común del hombre y los primates, que no fue universalmente aceptada en vida de Darwin.

las homologías por ser excesivamente técnicas). Los distintos grupos de especies situados en los extremos del árbol presentan diferentes combinaciones de estas homologías según sus ascendientes. Por ejemplo, los avestruces muestran las homologías 1 a 5 y 8, mientras que los kiwis tienen las homologías 1, 2, 13 y 15. Las ramas del árbol combinan estas especies en una **jerarquía inclusiva** de grupos dentro de otros grupos (véase el Capítulo 10). Los grupos más pequeños (especies reunidas en ramas terminales) están contenidos dentro de otros mayores (especies agrupadas por ramas mayores, lo que incluye al tronco del árbol). Si eliminamos la estructura del árbol pero mantenemos los patrones de homología observados en los grupos terminales, todavía seremos capaces de reconstruir la estructura ramificada de todo el árbol. Los evolucionistas comprueban la teoría del origen común mediante el estudio de los patrones de homología presentes en todos los grupos de organismos. El modelo formado por todas las homologías consideradas juntas debe producir una única estructura de árbol ramificado, que representa la genealogía evolutiva del grupo.

La estructura jerárquica de las homologías es tan persistente en el mundo vivo que constituye la base de nuestra clasificación sistemática de todas las formas de

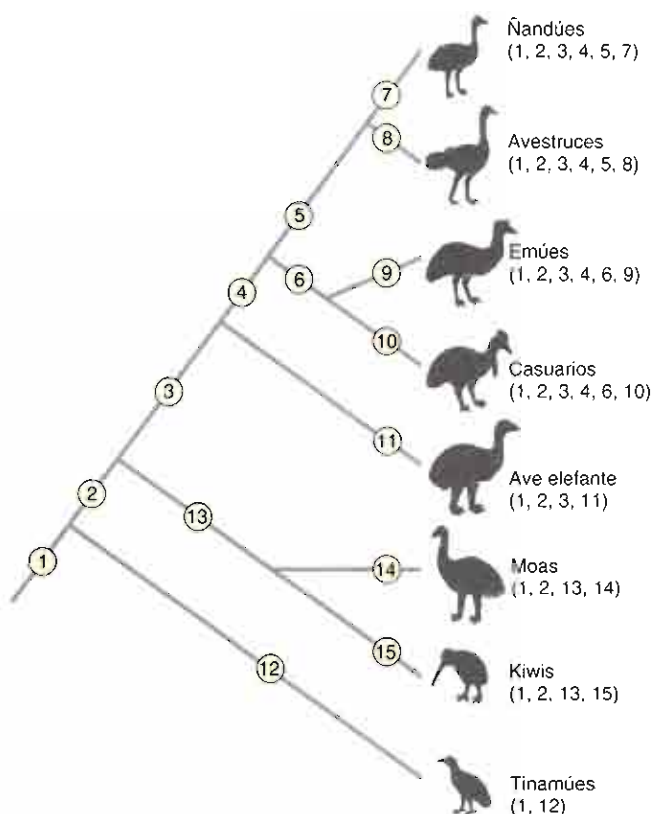


Figura 6-15

Patrón filogenético establecido por quince estructuras homólogas en el esqueleto de un grupo de aves no voladoras. Los rasgos homólogos están numerados del 1 al 15 y señalados no sólo en las ramificaciones en las que aparecen, sino también en las aves que los presentan. Si tuviera que prescindir o borrar la estructura del árbol, podría reconstruirlo con exactitud partiendo de la distribución de los caracteres homólogos en las aves que ocupan el extremo de las ramificaciones.

vida (géneros agrupados en familias, familias reunidas en órdenes y así sucesivamente). La clasificación jerárquica precedió incluso a la teoría de Darwin, ya que es un modelo muy claro y evidente, pero no fue explicada adecuadamente antes de Darwin. Una vez aceptada la idea del origen común, los biólogos comenzaron a investigar las homologías estructurales, moleculares y cromosómicas de todos los grupos animales. Tomados en conjunto, los modelos jerárquicos descubiertos en estos estudios nos han permitido reconstruir los árboles evolutivos de muchos grupos y continuar investigando otros. La utilización de la teoría de Darwin para reconstruir la historia evolutiva de la vida y clasificar a los animales se trata en el Capítulo 10.

Hay que tener en cuenta que las hipótesis evolutivas anteriores, que mantenían el origen múltiple de la vida formando linajes no ramificados, predicen secuencias lineales de cambio evolutivo sin una jerarquía en que los grupos se incluyen unos dentro de otros. Como las homologías que observamos producen de hecho jerarquías que sí presentan esta condición, podemos rechazar estas

hipótesis. Tengamos en cuenta también que la argumentación creacionista, que no es una hipótesis científica, no puede hacer predicciones comprobables acerca de modelos de homología.

Ontogenia, filogenia y recapitulación

La **ontogenia** es la historia del desarrollo de un organismo a lo largo de toda su existencia. Las primeras características embrionarias y del desarrollo son de gran ayuda para nuestro conocimiento de la homología y la ascendencia común. Los estudios de ontogenia comparada muestran cómo la alteración evolutiva de los tiempos y velocidades de desarrollo generan nuevos fenotipos, y por tanto conducen a la divergencia evolutiva entre las estirpes.

El zoólogo alemán Ernst Haeckel, contemporáneo de Darwin, propuso que cada etapa sucesiva en el desarrollo de un individuo representaba una de las formas adultas que aparecían en su historia evolutiva. Por ejemplo, la presencia de depresiones branquiales en el cuello de los embriones humanos se interpretó como indicativa de un antecesor entre los peces. Sobre esta base, Haeckel enunció su famosa generalización: *la ontogenia (el desarrollo del individuo) recapitula (repite) la filogenia (desarrollo evolutivo de la especie)*. Esto se conoció en adelante como **recapitulación** o como **ley biogenética**. Haeckel basó su ley biogenética en la premisa de que el cambio evolutivo se produce por la adición sucesiva de estados al final de una ontogenia ancestral inalterada, lo que comprime a esta ontogenia ancestral en las primeras etapas del desarrollo. Esta noción estaba basada en el concepto de Lamarck de la herencia de los caracteres adquiridos (p. 119).

El embriólogo del s. xix K. E. von Baer dio una explicación más satisfactoria de la relación entre ontogenia y filogenia. Su argumentación se basó sencillamente en que las características tempranas del desarrollo eran compartidas de forma más amplia entre diferentes grupos de animales que los caracteres más tardíos. La Figura 6-16 muestra, por ejemplo, las semejanzas embriológicas en

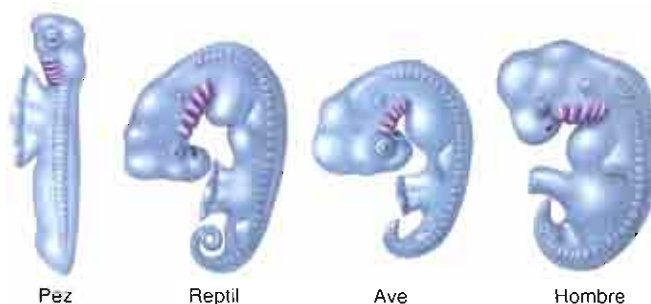


Figura 6-16

Comparación de los arcos branquiales en diferentes embriones de vertebrados. Todos ellos se muestran aparte de sus correspondientes sacos vitelinos. Véase la notable similitud de los cuatro embriones en esta etapa del desarrollo.

estados tempranos de organismos cuyas formas adultas son muy diferentes (Figura 8-21, p. 194). Los adultos de animales con ontogenias relativamente cortas o simples a menudo se parecen a estados pre-adultos de otros animales cuya ontogenia es más compleja, pero los embriones de los descendientes no tienen por qué parecerse necesariamente a los adultos de los antecesores. Es más, incluso el desarrollo temprano sufre divergencia evolutiva entre los grupos y no es tan estable como propuso von Baer.

Actualmente, se sabe que hay un gran paralelismo entre la ontogenia y la filogenia, pero los caracteres de la ontogenia ancestral pueden trasladarse a etapas más o menos tempranas de la ontogenia de los descendientes. El cambio evolutivo en los tiempos del desarrollo se denomina **heterocronía**, un término acuñado inicialmente por Haeckel para designar las excepciones a su teoría de la recapitulación. Si la ontogenia de los descendientes se extiende más allá de la del antecesor, se pueden añadir nuevos caracteres al final del proceso, tras el punto en que el desarrollo del antecesor habría finalizado. A menudo, los rasgos de la ontogenia ancestral aparecen en etapas más tempranas del desarrollo, y entonces se puede decir que la ontogenia recapitula la filogenia en cierto grado. Sin embargo, la ontogenia también puede reducirse o abreviarse durante la evolución; se eliminan etapas terminales de la ontogenia ancestral, de forma que los adultos de los descendientes se asemejan a estados pre-adultos de sus antecesores (Figura 6-17). Esto invierte la relación entre la ontogenia y la filogenia (recapitulación inversa), produciendo la **pedomorfosis** (retención de rasgos juveniles ancestrales en los descendientes adultos). Como el alargamiento o acortamiento de la ontogenia puede cambiar diferentes partes del cuerpo de forma

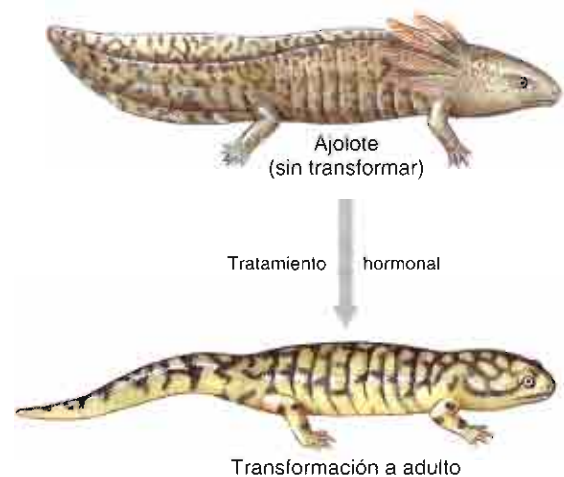


Figura 6-17

Formas acuática y terrestre del ajolote. Este animal retiene la morfología juvenil, acuática (*arriba*) durante su vida, a menos que sea forzado a la metamorfosis (*abajo*) por tratamiento hormonal. El ajolote evolucionó a partir de antecesores con metamorfosis, lo que constituye un ejemplo de pedomorfosis.

independiente, a menudo vemos un mosaico de distintos tipos de cambios evolutivos en el desarrollo de un único linaje o estirpe. Por ello, los casos en que toda la ontogenia recapitula la filogenia son raros.

Multiplicación de las especies

La multiplicación de las especies a lo largo del tiempo es un corolario lógico de la teoría de Darwin del origen común. Un punto de ramificación del árbol evolutivo significa que una especie ancestral se ha dividido en otras dos diferentes. La teoría de Darwin postula que la variación presente en una especie y, más concretamente, la variación que se da entre poblaciones geográficamente separadas, proporciona el sustrato a partir del que se forman especies nuevas. Como la evolución es un proceso ramificado, el número total de especies producidas evolutivamente aumenta con el tiempo, aunque muchas de ellas se extinguen. Uno de los principales desafíos para un evolucionista es descubrir el proceso por el cual una especie se «divide» para constituir dos o más nuevas especies.

Antes de explorar la multiplicación de las especies, debemos decidir qué entendemos por «especie». Como veremos en el Capítulo 10, no existe consenso respecto a la definición de especie. Sin embargo, la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que los criterios importantes para el reconocimiento de una especie implican (1) descender de una población ancestral común, (2) compatibilidad reproductora (capacidad de cruzarse) interna e incompatibilidad reproductora entre especies, y (3) mantenimiento, dentro de la especie, de cohesión genotípica y fenotípica (ausencia de diferencias bruscas entre poblaciones en cuanto a frecuencias alélicas y aspecto de los organismos). El criterio de la compatibilidad reproductora ha recibido la mayor atención en los estudios sobre la formación de las especies, proceso que también se conoce como **especiación**.

Los factores biológicos que impiden que especies diferentes se entrecrucen se denominan **barreras reproductoras**. El problema primario de la especiación es descubrir cómo dos poblaciones inicialmente compatibles desarrollan barreras reproductoras que las convierten en linajes diferentes que evolucionan por separado. ¿Cómo pueden las poblaciones diverger unas de otras mientras mantienen una compatibilidad reproductora completa dentro de cada población?

Las barreras reproductoras entre poblaciones normalmente evolucionan de forma gradual. La evolución de tales barreras reproductoras requiere que las poblaciones divergentes se mantengan físicamente separadas durante largos períodos de tiempo. Si las poblaciones divergentes se reunieran antes de que las barreras reproductoras se hayan constituido por completo, se produciría un entrecruzamiento y las poblaciones se fusionarían. La especiación por divergencia gradual en los animales puede requerir extraordinarios períodos de tiempo, quizás de 10 000 a 100 000 años o más. El aislamiento geográfico seguido de

divergencia gradual es el mecanismo más eficaz para que se produzca una barrera reproductora, y muchos evolucionistas consideran la separación geográfica como un prerequisite para la especiación.

Especiación alopátrida

Las poblaciones alopátridas («en otra patria») de una especie son aquellas que ocupan áreas geográficamente separadas. Por esta razón, no se mezclan activamente, pero probablemente lo harían si no existieran las barreras geográficas entre ellas. La especiación que resulta de la aparición de barreras reproductoras entre poblaciones geográficamente separadas se conoce como **especiación alopátrida** o especiación geográfica. Las poblaciones separadas evolucionan independientemente y se adaptan a sus distintos entornos, generando barreras reproductoras como resultado de sus distintas vías evolutivas. Ernst Mayr (Figura 6-18) ha contribuido enormemente a nuestro conocimiento de la especiación alopátrida a través de sus estudios de la especiación en aves.

La especiación alopátrida comienza cuando una especie genéticamente coherente se divide en dos o más poblaciones separadas geográficamente. Esto puede ocurrir de dos formas: por **especiación vicariante** o por un **suceso fundador**. La especiación vicariante se inicia cuando se producen cambios climáticos o geológicos que fragmentan el hábitat de una especie, dando lugar a barreras impenetrables que separan poblaciones diferentes. Por ejemplo, una especie de mamífero que viva en un bosque bajo puede quedar dividida por el levantamiento de una barrera montañosa, por el hundimiento y posterior inundación de una falla o por cambios climáticos que conviertan en pradera o desierto parte del bosque.

La especiación vicariante tiene dos consecuencias importantes. Aunque la población ancestral se fragmenta, sus partes quedan generalmente casi intactas. El proceso vicariante no induce por sí mismo cambios genéticos por reducir las poblaciones a pequeños tamaños o por trasla-

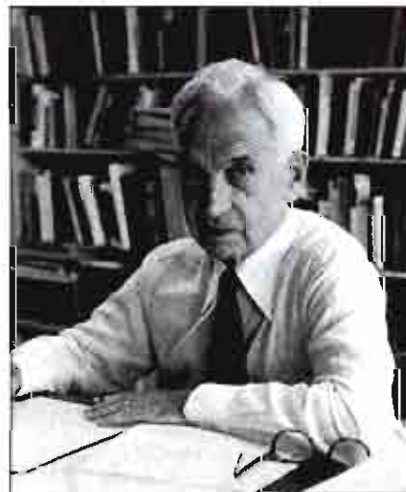


Figura 6-18

El profesor Ernst Mayr, uno de los principales responsables de nuestro actual conocimiento de la especiación y de la evolución en general.

darlas a entornos diferentes. Otra consecuencia importante es que los mismos acontecimientos vicariantes pueden afectar simultáneamente, fragmentándolas, a distintas especies. Por ejemplo, la fragmentación del bosque descrita más arriba probablemente tendrá efectos sobre muchas y muy diversas especies, como salamandras, ranas, caracoles y muchos otros habitantes del bosque. De hecho, se observan los mismos patrones geográficos entre especies estrechamente relacionadas en distintos grupos de organismos cuyas necesidades ambientales son similares, lo que refuerza sólidamente la evidencia de la especiación vicariante.

La otra alternativa para iniciar una especiación alopátrida es que un pequeño número de individuos de una especie se separe y emigre a una localidad distante, donde no existan otros miembros de su especie. Estos individuos establecen una nueva población en lo que se denomina un suceso fundador. La especiación alopátrida producida por sucesos fundadores se ha observado en las moscas de la fruta nativas de Hawái. Hawái presenta numerosas manchas de bosque separadas por corrientes de lava. En raras ocasiones, vientos fuertes pueden transportar un pequeño grupo de moscas de un bosque a otro, donde, aisladas, son el principio de una nueva población. A veces, una única hembra fecundada puede iniciar una nueva población. Al contrario de lo que ocurre en la especiación vicariante, la nueva población tiene inicialmente un tamaño muy pequeño, lo que puede alterar su estructura genética con respecto a la de la población ancestral (p. 138). Cuando esto ocurre, los caracteres fenotípicos que eran estables en la población ancestral sufren variaciones inesperadas en la nueva población. Conforme la variación recién expresada se selecciona por selección natural, se producen grandes cambios en las propiedades fenotípicas y reproductoras, favoreciendo la evolución de barreras reproductoras entre la población ancestral y la recientemente fundada.

Sorprendentemente, muchas veces extraemos los mejores conocimientos sobre la genética de la especiación alopátrida de aquellos casos en los que poblaciones inicialmente separadas vuelven a ponerse en contacto antes de que las barreras reproductoras se hayan formado por completo. La mezcla que se produce entre las poblaciones divergentes se denomina **hibridación**, y los descendientes de estos cruces se conocen como **híbridos** (Figura 6-19). Estudiando la genética de las poblaciones híbridas podemos identificar las bases genéticas de las barreras reproductoras.

Los biólogos distinguen a menudo entre las barreras reproductoras que impiden la fecundación (barreras preapareamiento) de aquellas que impiden el crecimiento y desarrollo, la supervivencia o la reproducción del individuo híbrido (barreras postapareamiento). Las barreras preapareamiento pueden dar lugar a que los miembros de poblaciones divergentes no se reconozcan recíprocamente como pareja potencial o bien no puedan completar con éxito el ritual de apareamiento. En ciertos casos, los

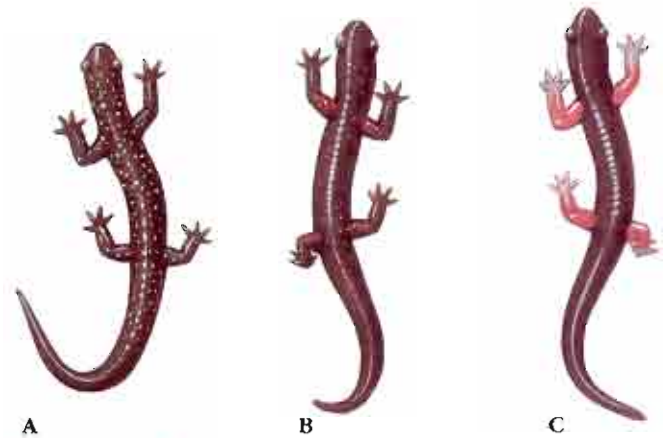


Figura 6-19

Salamandras de razas puras e híbridas. El híbrido es de aspecto intermedio entre las poblaciones parentales. **A**, *Plethodon teyahalee*, raza pura, con motas blancas; **B**, híbrido entre la moteada *P. teyahalee* y *P. jordanii*, de patas rojas, con pequeñas motas blancas y patas rojas; **C**, *P. jordanii*, raza pura de patas rojas.

órganos genitales del macho y la hembra de diferentes poblaciones son incompatibles, o los gametos son incapaces de unirse para formar un cigoto. En otros, las barreras preapareamiento son estrictamente de comportamiento, aunque los miembros de las distintas especies sean fenotípicamente casi idénticos. Especies diferentes que no se pueden distinguir por su aspecto reciben el nombre de **especies gemelas**. Las especies gemelas se generan cuando las poblaciones alopátridas divergen en los tiempos de reproducción o en las señales auditivas, químicas o de comportamiento que se requieren para la cópula. La divergencia evolutiva en estos caracteres puede dar lugar a barreras preapareamiento efectivas sin que se aprecien cambios obvios en el fenotipo del organismo. Las especies gemelas se dan en grupos de animales tan distintos como los ciliados, las moscas y las salamandras.

Especiación simpátrida (no alopátrida)

¿Puede alguna vez producirse especiación sin separación geográfica de poblaciones? A veces, es difícil recurrir a la especiación alopátrida, en situaciones en que muchas especies estrechamente relacionadas se encuentran juntas en áreas restringidas, donde no existen indicios de barreras físicas que impidan la dispersión. Por ejemplo, varios grandes lagos de todo el mundo albergan un elevado número de especies de peces estrechamente emparentados. Los mayores lagos de África (el lago Malawi, el lago Tanganica y el lago Victoria) alojan muchas especies de peces cíclidos que no se encuentran en ningún otro lugar. De igual modo, el lago Baikal en Siberia contiene muchas especies diferentes de cotos (peces del género *Cottus* y otros géneros emparentados) que sólo existen aquí (Figura 6-20). Es difícil suponer que estas especies hayan surgido en otro sitio que en los lagos en que vi-

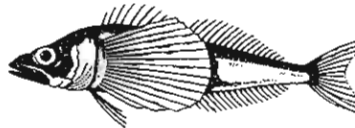
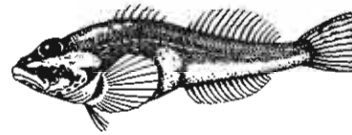
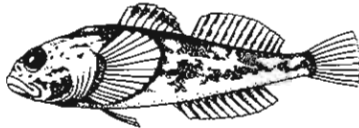
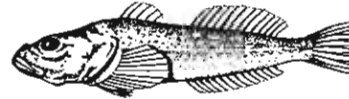
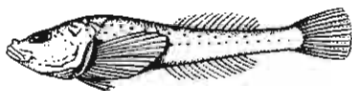
*Comephorus baikalensis**Cottocomephorus inermis**Batrachocottus nikolskii**Cottus kneri**Abyssocottus godlewskii**Asprocottus herzensteini**Cottinella boulengeri**Procottus jeittelesi minor*

Figura 6-20

Los cotos del lago Baikal son el resultado de la especiación en un único lago.

ven, y además estos lagos son jóvenes en términos evolutivos y no presentan barreras ambientales aparentes que pudieran fragmentar las poblaciones de peces.

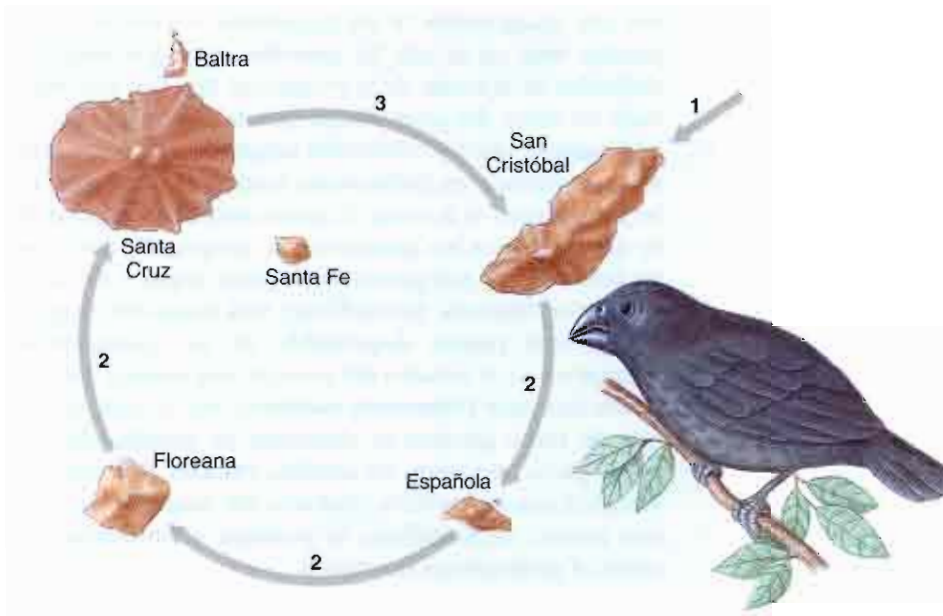
Para explicar la especiación de los peces en los lagos y otros ejemplos semejantes se ha elaborado la hipótesis de la **especiación simpátrida** (en la misma patria). De acuerdo con esta hipótesis, las diferentes poblaciones de una especie se especializan para ocupar diferentes nichos de su entorno. Mediante la elección y el uso de hábitat muy específicos de una única área geográfica, las distintas poblaciones alcanzan una separación física y adaptativa suficiente como para constituir barreras reproductoras. Por ejemplo, las especies de cíclidos de los lagos africanos son muy diferentes unas de otras en cuanto a sus especializaciones alimentarias. En muchos organismos parásitos, particularmente en los insectos parásitos, poblaciones distintas pueden valerse de hospedadores diferentes, lo que proporciona la necesaria separación para que surjan barreras reproductoras. Sin embargo, se han criticado casos en los que se suponía una especiación simpátrida, porque la divergencia reproductora de las distintas poblaciones no siempre queda suficientemente demostrada, lo que deja abierta la posibilidad de que no estemos observando la formación de líneas evolutivas que den lugar a especies diferentes.

La aparición repentina de la especiación simpátrida es más aparente en las plantas superiores. Se cree que entre una tercera parte y la mitad de las especies de plantas con flores han evolucionado por poliploidía (duplicación del número de cromosomas), sin un aislamiento geográfico previo de las poblaciones. Sin embargo, en los animales, la especiación por poliploidía es un acontecimiento excepcional.

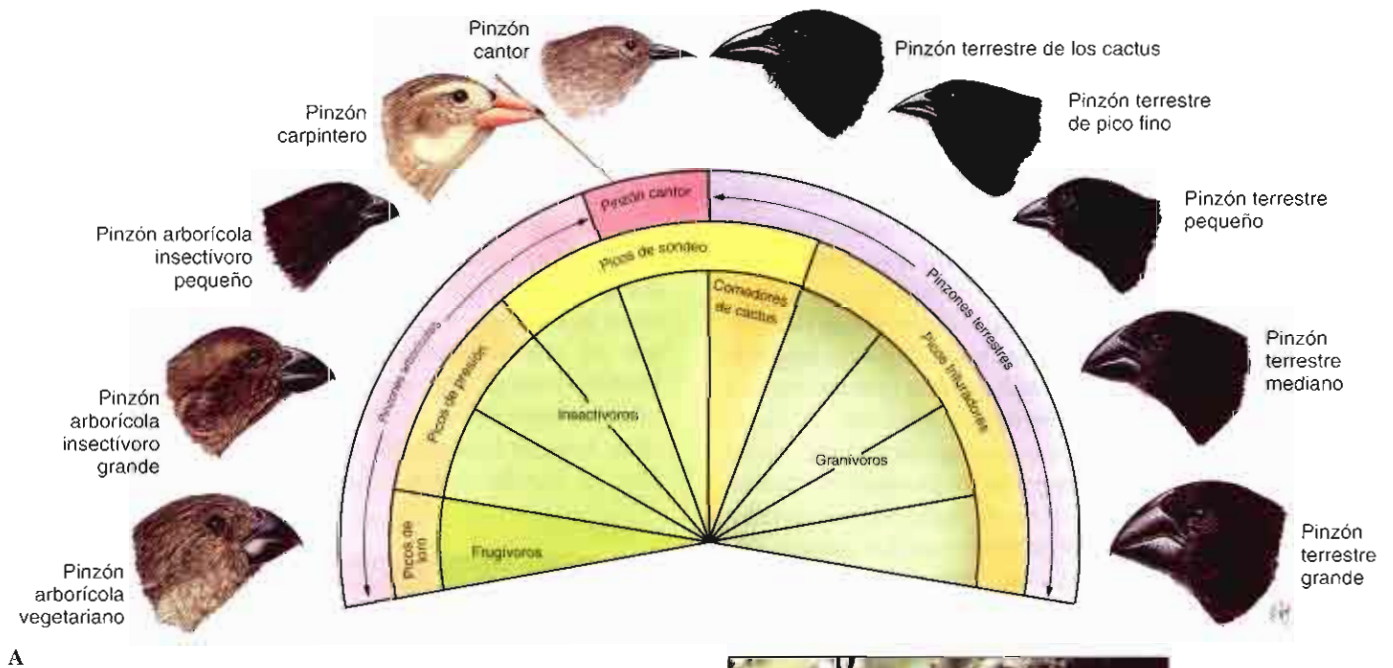
Radiación adaptativa

La producción de especies ecológicamente distintas o diversas a partir de un origen ancestral común se denomina **radiación adaptativa**. Algunos de los mejores ejemplos de radiación adaptativa están asociados a lagos e islas jóvenes, que constituyen la fuente de nuevas oportunidades evolutivas para organismos acuáticos y terrestres, respectivamente. Las islas oceánicas formadas por actividad volcánica están inicialmente desprovistas de vida, y son colonizadas gradualmente por plantas y animales desde un continente o desde otras islas mediante sucesos fundadores independientes. Los «colonos» encuentran situaciones ideales para la diversificación evolutiva, ya que los recursos ambientales que estaban fuertemente explotados por otras especies en el continente de origen se encuentran libres para ser ocupados en la isla, escasamente poblada. Los archipiélagos, como el de las islas Galápagos, aumentan en gran manera las oportunidades tanto para los sucesos fundadores como para la diversificación ecológica. El archipiélago en conjunto está aislado del continente, y cada isla está geográficamente aislada de las otras por el mar; además, cada isla es distinta a las otras en sus características físicas, climáticas y bióticas.

Los pinzones de las Galápagos ilustran claramente la radiación adaptativa en un archipiélago oceánico (Figuras 6-21 y 6-22). Los pinzones de las Galápagos (el nombre de «pinzones de Darwin» fue popularizado en los años 40 por el ornitólogo inglés David Lack) son parientes cercanos, pero cada especie difiere de las otras en el tamaño y forma del pico y en sus hábitos alimentarios. Si los pinzones hubieran sido creados especialmente, se hubiera debido producir la extraña coincidencia de que

**Figura 6-21**

Un posible modelo de la evolución de los 13 pinzones de Darwin en las Islas Galápagos. Se postulan tres etapas: (1) pinzones inmigrantes procedentes del continente sudamericano llegan a las Galápagos y colonizan una isla; (2) una vez establecida la población, los pinzones se dispersan a las otras islas, en las que se adaptan a nuevas condiciones y cambian genéticamente; y (3) tras un período de aislamiento, se establecen contactos secundarios entre distintas poblaciones. Las dos poblaciones llegan a constituir especies independientes si no pueden cruzarse con éxito.

**A****Figura 6-22**

A, Radiación adaptativa en diez especies de pinzones de Darwin de la isla de Santa Cruz, una de las Islas Galápagos; se muestran las diferencias en los picos y los hábitos alimentarios. Aparentemente, todos descienden de un pinzón ancestral común procedente de sudamérica. **B**, Pinzón carpintero, una de las 13 especies de pinzones de las Galápagos, utilizando una ramita como herramienta para alimentarse. Este pinzón trabajó durante unos 15 minutos hasta encontrar y extraer una oruga de una grieta en el árbol.

**B**

aparecieran 13 tipos muy similares de pinzones en las islas Galápagos y en ningún otro lugar. Los pinzones de Darwin descienden de una única población ancestral que llegó desde el continente y colonizó subsecuentemente

las distintas islas del archipiélago. Los pinzones experimentaron una radiación adaptativa, ocupando hábitat que les hubieran sido negados en tierra firme, por la presencia de otras especies mejor adaptadas para explotar

dichos hábitat. Los pinzones de las Galápagos asumieron entonces características de familias del continente, tan diversas y tan poco relacionadas con los pinzones como las currucas o los pájaros carpinteros. Un decimocuarto pinzón de Darwin hallado en la Isla de los Cocos, un apartado islote muy al norte del archipiélago de las Galápagos, tiene un aspecto muy similar a los pinzones de las Galápagos y casi con seguridad descende de la misma población ancestral.

Gradualismo

La teoría de Darwin del gradualismo se opone a los argumentos en favor del origen repentino de las especies. Las pequeñas diferencias, como las que podemos observar hoy entre los organismos de una misma población, son la materia prima a partir de la cual evolucionaron las principales formas de vida. Esta teoría comparte con el uniformismo de Lyell la idea de que no debemos explicar los cambios del pasado invocando sucesos catastróficos que no se observan en la actualidad. Si en tales sucesos catastróficos se originaron nuevas especies, deberíamos poder observar tal cosa hoy en día, y no es así. En su lugar presenciaremos pequeños pero continuos cambios en los fenotipos presentes en las poblaciones naturales. Estos cambios continuos solamente pueden producir grandes diferencias entre las especies si se acumulan a lo largo de millones de años. Un enunciado simple de la teoría del gradualismo de Darwin es que la acumulación de cambios cuantitativos conduce a la aparición de cambios cualitativos.

Mayr (ver Figura 6-18) establece la importante diferencia entre gradualismo poblacional y gradualismo fenotípico. El **gradualismo poblacional** supone que los nuevos rasgos se asientan en una población mediante el incremento de su frecuencia desde una pequeña fracción inicial de la población hasta una mayoría. El gradualismo poblacional está bien establecido y no da lugar a controversias. El **gradualismo fenotípico** propone que los nuevos rasgos, incluso los que son muy diferentes de los ancestrales, se producen por una serie de pequeños pasos graduales.

Gradualismo fenotípico

El gradualismo fenotípico fue controvertido cuando lo propuso Darwin, y lo es aún. No todos los cambios fenotípicos son pequeños y se acumulan gradualmente. Algunas mutaciones que aparecen en la cría artificial, tradicionalmente llamadas «monstruos», cambian sustancialmente el fenotipo en un solo paso. Casos de enanismo son relativamente frecuentes en especies como el hombre, el perro y la oveja, y se han utilizado por los criadores de animales para conseguir resultados apetecidos; por ejemplo, un monstruo con las patas deformes se utilizó para conseguir un tipo de ovejas incapaz de saltar setos, lo que las hacía fáciles de guardar y vigilar (Figura 6-23). Muchos colegas de Darwin, que aceptaron sus otras teorías, consideraron el gradualismo fenotípico co-

mo una exageración. Si las mutaciones «monstruosas» se pueden usar en la cría de animales, ¿por qué debemos excluirlas de la teoría de la evolución? Algunos han replicado en favor del gradualismo que tales mutaciones tienen siempre efectos colaterales negativos que impedirían su supervivencia en poblaciones naturales. Claro está, cabe preguntarse si la oveja de patas atrofiadas, a pesar de su atractivo para los ganaderos, se propagaría con éxito en presencia de sus parientes de patas largas y sin la intervención humana. Sin embargo, una mutación de grandes efectos parece responsable de un polimorfismo adaptativo en el tamaño del pico de una especie de pinzones africanos (*Pyrenestes ostrinus*), por la que las formas de picos grandes se alimentan de semillas duras y las de picos pequeños, de semillas blandas. Recientes investigaciones en genética evolutiva del desarrollo (p. 194) han puesto de manifiesto la continua controversia que rodea al gradualismo fenotípico.

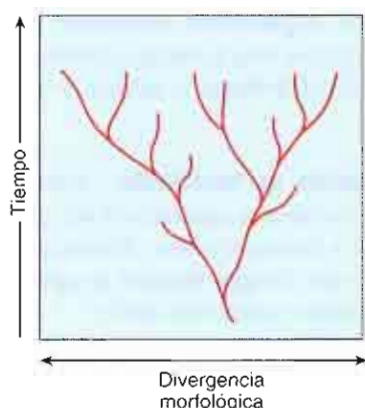
Equilibrio puntuado

Si observáramos el gradualismo darwinista sobre una escala de tiempo geológico, podríamos esperar encontrar en el registro fósil una larga serie de formas intermedias que conectarán los fenotipos de las poblaciones ancestrales y las descendientes (Figura 6-24). Este modelo predecible recibe el nombre de **gradualismo filético**. Darwin reconoció que este gradualismo filético no aparecía con frecuencia en el registro fósil. Los estudios llevados a cabo desde los tiempos de Darwin han fracasado aparentemente en producir la esperada serie continua de fósiles. ¿Significa esto que el registro fósil refuta la teoría del gradualismo? Darwin lo niega, argumentando que el registro fósil es demasiado imperfecto como para conservar series de transición. Aunque la evolución es un proceso lento para nosotros, es rápido con relación a la velocidad con que se



Figura 6-23

Esta raza de corderos nació por un «mutación deportiva» que condujo al enanismo de las extremidades. Muchos de los contemporáneos de Darwin le criticaron por su opinión de que tales mutaciones no eran importantes en el proceso de la selección natural.

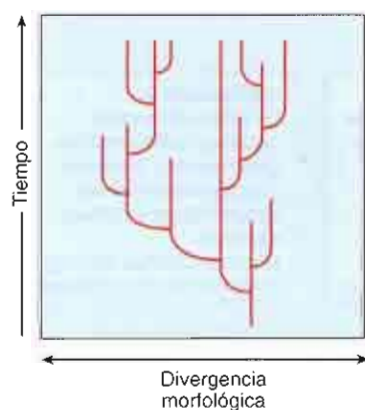
**Figura 6-24**

Modelo gradualista para los cambios evolutivos morfológicos, que considera que éstos se producen continuamente a lo largo del tiempo geológico (millones de años). Las bifurcaciones seguidas de divergencia gradual conducen a la especiación.

acumulan y forman buenos depósitos fósiles. Sin embargo, otros han opinado que las bruscas apariciones y extinciones de especies en el registro fósil nos conducen por fuerza a la conclusión de que el gradualismo filético es raro.

Niles Eldredge y Stephen Jay Gould han propuesto el **equilibrio puntuado** para explicar los cambios evolutivos discontinuos que se observan a lo largo del tiempo geológico. El equilibrio puntuado establece que la evolución fenotípica se concentra en momentos relativamente breves de especiación ramificada, seguidos por intervalos mucho más largos de quietud evolutiva (Figura 6-25). La especiación es un suceso episódico, que se produce durante un período de aproximadamente 10 000 a 100 000 años. Como las especies pueden sobrevivir durante 5 a 10 millones de años, el momento de especiación es un «instante geológico», que representa el 1% o menos de la vida de una especie. No obstante, diez mil años es tiempo más que suficiente para que la evolución darwiniana lleve a cabo cambios genéticos dramáticos. Así pues, una pequeña parte de la existencia de una estirpe o linaje en evolución es responsable de la mayoría de los cambios evolutivos observables.

El proceso de especiación alopátrida por sucesos fundadores proporciona una posible explicación para el equilibrio puntuado. Recordemos que la especiación inducida por una «colonización» requiere la rotura del equilibrio genético en una población pequeña y geográficamente peri-

**Figura 6-25**

El modelo del equilibrio puntuado considera que el cambio evolutivo se concentra en sucesos relativamente rápidos de especiación ramificada (líneas laterales) seguido de prolongados períodos sin cambios a través del tiempo geológico (millones de años).

férica. Estas poblaciones pequeñas tienen pocas probabilidades de quedar conservadas en el registro fósil. Tras el establecimiento y estabilización de un nuevo equilibrio genético, la nueva población puede aumentar su tamaño, incrementando así la posibilidad de que algunos de sus miembros fosilicen. Sin embargo, la especiación por sucesos colonizadores no puede ser la única causa del equilibrio puntuado, ya que éste puede observarse en grupos en los que la especiación por colonización es poco probable.

Los evolucionistas que lamentaron durante tanto tiempo la imperfección del registro fósil vieron abrirse en 1981 una página completa, «sin censura», de la historia fósil en África. Peter Williamson, un paleontólogo británico que se encontraba trabajando en lechos fósiles de 400 m de espesor cerca del lago Turkana, dio a conocer un registro sorprendentemente claro de un proceso de especiación en caracoles dulciacuícolas. La geología de la cuenca del lago Turkana revela una historia de inestabilidad. Terremotos, erupciones volcánicas y cambios climáticos produjeron subidas y bajadas del nivel del agua, a veces de cientos de pies. Trece estirpes o linajes de caracoles mostraban largos períodos de estabilidad, interrumpidos por breves épocas de cambios rápidos en la forma de la concha cuando las poblaciones de caracoles se fragmentaban por las aguas en retirada. Estas poblaciones divergieron para formar nuevas especies, que permanecieron inalteradas, como lo atestiguan gruesos depósitos, antes de extinguirse y ser remplazadas por especies descendientes. Las transiciones se produjeron en períodos entre 5000 y 50 000 años. En los pocos metros de sedimento correspondientes a las épocas de especiación se podían observar todas las formas de transición. El estudio de Williamson coincide perfectamente con el modelo de equilibrio puntuado de Eldredge y Gould.

Selección natural

La selección natural es la pieza central de la teoría de la evolución de Darwin. Nos proporciona una explicación natural para los orígenes de la **adaptación**, lo que incluye todos los atributos del desarrollo, del comportamiento, anatómicos y fisiológicos que mejoran la capacidad del organismo para utilizar los recursos ambientales con el fin de sobrevivir y reproducirse. La evolución de patrones de color que camuflaban a las polillas ante sus depredadores (Figura 1-11, p. 13) y de picos adaptados a dietas diferentes en los pinzones (Figura 6-22) ilustran cómo la selección natural conduce a la adaptación. Darwin desarrolló su teoría de la selección natural como una serie de cinco observaciones y tres implicaciones deducidas de aquéllas:

Observación 1—Los organismos tienen una gran fertilidad potencial. Todas las poblaciones producen gran número de gametos y, potencialmente, un gran número de descendientes en cada generación. El tamaño de la población aumentaría exponencialmente a una veloci-

dad enorme si todos los individuos producidos en cada generación sobrevivieran y se reprodujeran. Darwin calculó que incluso en una especie de crecimiento lento, como el elefante, una sola pareja que criara desde los 30 hasta los 90 años aunque solamente tuviera seis crías, produciría 19 millones de descendientes en 750 años.

Observación 2—Las poblaciones naturales generalmente mantienen un tamaño constante, excepto cambios menores. Las poblaciones naturales fluctúan de tamaño durante generaciones y a veces se extinguen, pero ninguna población natural presenta el crecimiento exponencial continuo que, teóricamente, podría alcanzar por su capacidad reproductora.

Observación 3—Los recursos naturales son limitados. El crecimiento exponencial de una población natural requeriría recursos naturales ilimitados para proporcionar alimento y abrigo a la población en expansión, pero los recursos naturales son finitos.

Implicación 1—Existe una continua lucha por la existencia entre los miembros de una población. Los supervivientes representan solamente una parte, a menudo muy pequeña, de los individuos producidos en cada generación. Darwin escribió en *El origen de las especies* «es la doctrina de Malthus aplicada con múltiples fuerzas al conjunto de los reinos animal y vegetal.» La lucha por alimento, refugio y espacio vital se hace más severa conforme la superpoblación aumenta.

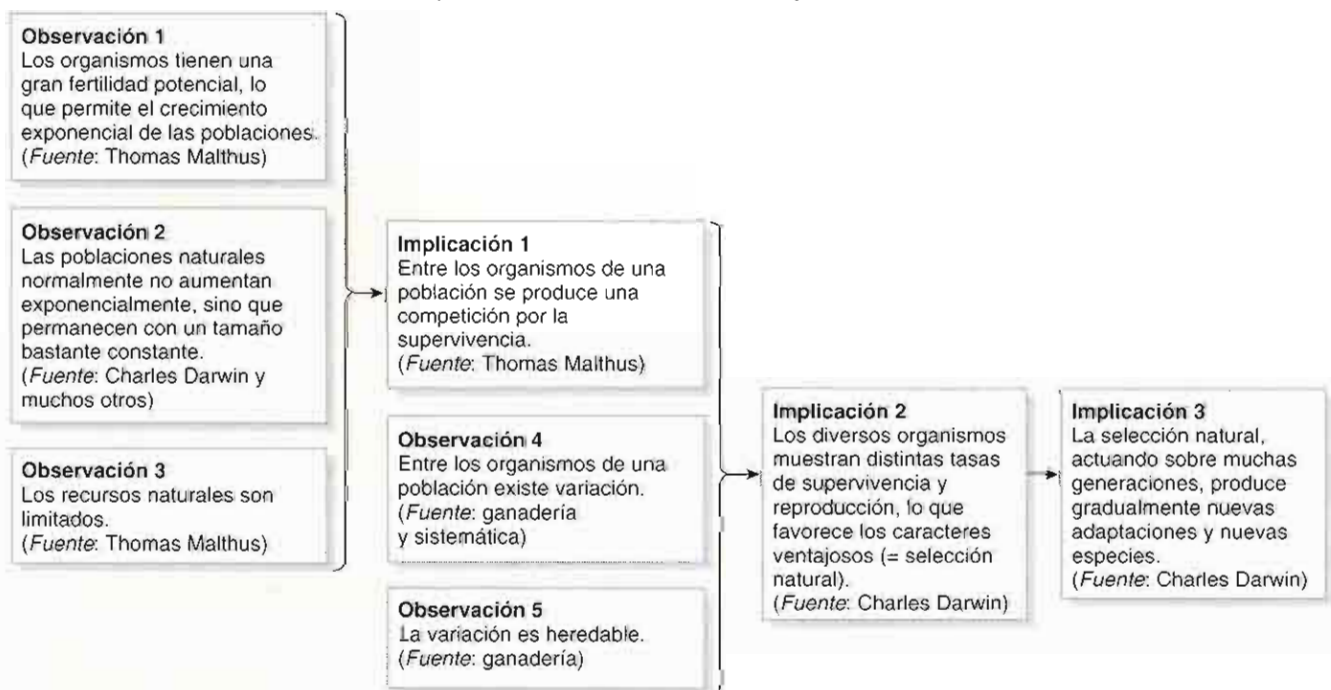
Observación 4—Todos los organismos muestran variación. No hay dos individuos exactamente iguales. Se diferencian en tamaño, color, fisiología, conducta y muchos otros aspectos.

Observación 5—La variación es heredable. Darwin se percató de que los hijos tienden a parecerse a sus progenitores, aunque no llegó a entender cómo. El mecanismo hereditario descubierto por Gregor Mendel se aplicaría a la teoría de Darwin muchos años más tarde.

Implicación 2—Entre los distintos organismos de una población hay distintas tasas de reproducción y supervivencia que favorecen los rasgos ventajosos. La supervivencia en la lucha por la existencia no se produce al azar con respecto a la variación hereditaria de la población. Ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventaja sobre los demás al servirse del entorno para la supervivencia y la reproducción eficaces. Los supervivientes transmiten sus caracteres favorables a la descendencia, haciendo que estos rasgos se acumulen en la población.

Implicación 3—Durante muchas generaciones, la supervivencia y la reproducción diferenciales generan nuevas adaptaciones y nuevas especies. La reproducción diferencial de los distintos organismos transforma gradualmente las especies y desemboca, a largo plazo, en su «mejora». Darwin sabía que el hombre utiliza muchas veces la variación heredable para conseguir nuevas razas, más útiles, de plantas y ganado. La selección *natural*, actuando

Modelo explicativo de Darwin de la evolución por selección natural



durante millones de años, sería incluso más eficaz para producir nuevos tipos o modelos que la selección *artificial* que se lleva a cabo dentro de los límites de una vida humana. La selección natural, actuando independientemente sobre poblaciones separadas geográficamente, haría que divergieran una de otra, produciendo por lo tanto las barreras reproductoras que conducen a la especiación.

La popular frase «supervivencia de los más aptos» no fue creada por Darwin, sino que fue acuñada unos pocos años antes por el filósofo británico Herbert Spencer, quien se anticipó algo a los principios de Darwin sobre la evolución. Desgraciadamente, la frase se relacionó más tarde con la agresión y la violencia de un mundo sangriento y competitivo. De hecho, la selección natural opera a través de muchas otras características de los seres vivos. El animal mejor adaptado puede ser el que más favorezca las condiciones de vida de su población. La destreza en la lucha es solamente uno de los varios medios hacia el éxito reproductor.

La selección natural se considera a menudo como un proceso con dos etapas: un componente regido por el azar y otro no dominado por él. La aparición de variación entre los organismos es el componente al azar. El proceso de mutación no genera con preferencia rasgos favorables al organismo; es más probable que las nuevas variantes sean desfavorables. El componente no sujeto al azar es la supervivencia de los distintos rasgos, que queda determinada por la eficacia de éstos al permitir a sus poseedores utilizar los recursos del entorno para sobrevivir y reproducirse. La supervivencia y la reproducción diferenciales entre diferentes organismos se conocen hoy como **extracción**, y no deben equipararse a la selección natural. Actualmente, sabemos que incluso los procesos al azar (deriva genética, p. 139) pueden producir esta extracción entre distintos organismos. La selección establece que la extracción se produce *porque ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventajas en la supervivencia y en la reproducción* con respecto a otros organismos que carecen de estos caracteres. La selección es, por tanto, una causa específica de extracción.

La teoría de Darwin de la selección natural ha sido desafiada repetidamente. Uno de estos desafíos propone que la variación dirigida (no al azar) gobierna el cambio evolutivo. En las décadas alrededor de 1900, varias teorías evolutivas denominadas colectivamente **ortogénesis** propusieron que la variación posee un «momento», que fuerza a una stirpe a evolucionar en una dirección determinada, no siempre adaptativa. El extinto alce irlandés fue un popular ejemplo de ortogénesis; se consideró que la variación se dirigió preferentemente a aumentar el tamaño de las astas, generando un «momento» evolutivo para producir astas cada vez mayores. La selección natural fue incapaz de parar este proceso hasta que las astas fueron tan grandes que condujeron a la especie a la extinción (Figura 6-26). La or-

togénesis explicaba cómo rasgos en apariencia no adaptativos podían supuestamente llevar al declive de una especie. Como la extinción es el destino evolutivo de la mayoría de las especies, la desaparición del alce irlandés no es extraordinaria, y probablemente no está relacionada con sus grandes astas. Sin embargo, la investigación genética posterior sobre la naturaleza de la variación rechazó las predicciones genéticas de la ortogénesis.

Otra crítica recurrente a la selección natural es que no puede generar nuevas estructuras o especies, sino únicamente modificar las que ya existen. La mayoría de las estructuras no habrían podido llevar a cabo, en sus primeras etapas evolutivas, las funciones que realizan cuando están desarrolladas por completo, por lo que no está muy claro cómo podría haberlas favorecido la selección natural. ¿Qué utilidad tiene un ala a medio formar o un rudimento de pluma para un ave voladora? Para responder a esta crítica se propone que las estructuras evolucionaron inicialmente para propósitos distintos a los actuales. Las plumas rudimentarias pueden haber sido útiles para la termorregulación, por ejemplo. Su papel en el vuelo habría evolucionado más tarde, al adquirir incidentalmente propiedades aerodinámicas. Entonces pudo actuar la selección natural para mejorar la utilidad de las plumas en el vuelo. Como los cambios estructurales que separan a miembros de distintas especies son del mismo tipo que los que observamos en una misma especie, parece razonable suponer que la selección puede producir nuevas especies.

REVISIONES DE LA TEORÍA DE DARWIN

Neodarwinismo

El punto débil más importante de la teoría de Darwin fue la falta de una identificación correcta del mecanismo de



Figura 6-26

El alce irlandés, una especie fósil que se utilizó para apoyar la idea ortogénica de que la variación llevó a las astas a ser tan grandes, lo que condujo a la especie a la extinción.

la herencia. Darwin veía la herencia como un fenómeno de mezcla, en el que los rasgos de los padres se amalgamaban en su descendencia. Darwin invocó también la hipótesis de Lamarck de que un organismo podía alterar su herencia mediante el uso y desuso de partes del cuerpo y a través de la influencia directa del entorno. August Weissmann rechazó la herencia lamarckiana al demostrar experimentalmente que las modificaciones que sufre un organismo durante su vida no alteran su herencia (Véase el Capítulo 5), y en consecuencia revisó la teoría de Darwin. Actualmente se utiliza el término **neodarwinismo** para designar a la teoría de Darwin revisada en este sentido por Weissmann.

La genética mendeliana aclaró eventualmente la herencia de caracteres requerida por la teoría de la selección natural de Darwin (p. 91). Irónicamente, cuando se redescubrió el trabajo de Mendel en 1900, se consideró como opuesto a la teoría de la selección natural. Cuando se descubrieron las primeras mutaciones en los primeros años de la década de 1900, la mayoría de los genetistas pensaron que producían nuevas especies en grandes y únicas etapas. Así, relegaron a la selección natural al papel de «verdugo», como una fuerza negativa que únicamente se limitaba a eliminar a los claramente inadaptados.

Aparición del darwinismo moderno: la teoría sintética

En los años 30, una nueva generación de genetistas empezó a contemplar la teoría de Darwin desde otro punto de vista. Se trataba de estudiosos de la genética de las poblaciones, científicos que investigaban la variación en poblaciones naturales utilizando modelos matemáticos y estadísticos. Gradualmente surgió una nueva y poderosa teoría que hermanó a la genética de poblaciones, la paleontología, la biogeografía, la embriología, la sistemática y la etología en un marco darwiniano.

La genética de poblaciones estudia la evolución como un cambio en la composición genética de las poblaciones. Con el fortalecimiento de esta ciencia, la biología evolutiva quedó dividida en dos parcelas diferentes. La **microevolución** es el campo que estudia los cambios evolutivos en las frecuencias de distintas formas alélicas de los genes en las poblaciones (p. 89). La **macroevolución** estudia la evolución a gran escala, abarcando el origen de nuevas estructuras en los organismos, de nuevos diseños, de tendencias evolutivas, la radiación adaptativa, las relaciones filogenéticas entre las especies y las extinciones masivas. La investigación macroevolutiva se basa en la Sistemática y en el método comparativo (p. 230). Siguiendo la síntesis evolutiva, tanto la macroevolución como la microevolución han operado claramente dentro de la tradición del neodarwinismo, y ambas han extendido la teoría darwiniana de forma importante.

MICROEVOLUCIÓN: VARIACIÓN GENÉTICA Y CAMBIO EN LAS ESPECIES

La microevolución es el estudio del cambio genético que se produce en las poblaciones naturales. La aparición de diferentes formas alélicas de un gen en una población se denomina **polimorfismo**. Todos los alelos de todos los genes que poseen los miembros de una población constituyen colectivamente la **reserva genética**. El polimorfismo presente en las grandes poblaciones es potencialmente enorme, porque con las frecuencias de mutación observadas, se pueden esperar muchos alelos diferentes para todos los genes.

Los genetistas de poblaciones estudian el polimorfismo identificando las distintas formas alélicas de un gen que están presentes en una población y midiendo sus frecuencias relativas en dicha población. La frecuencia relativa de una forma alélica particular en una población se conoce con el nombre de **frecuencia alélica**. Por ejemplo, en la población humana hay tres formas alélicas distintas del gen que codifica los grupos sanguíneos AB0 (p. 883). Si utilizamos la letra *I* para simbolizar este gen, I^A e I^B serán los alelos, genéticamente codominantes, que codifican los tipos sanguíneos A y B, respectivamente. El alelo *i* es recesivo, y codifica el grupo 0. Por tanto, los genotipos $I^A I^A$ e $I^A i$ producen sangre del tipo A, los genotipos $I^B I^B$ e $I^B i$ sangre de tipo B, el genotipo $I^A I^B$ sangre AB y el genotipo ii sangre del tipo 0. Como cada individuo contiene dos copias de este gen, el número total de copias presentes en la población es dos veces el número de individuos. ¿Qué parte de este total representa cada una de las tres formas alélicas? En la población francesa encontramos las siguientes frecuencias alélicas: $I^A = 0.46$; $I^B = 0.14$ e $i = 0.40$. En la población rusa las correspondientes frecuencias alélicas son distintas ($I^A = 0.38$; $I^B = 0.28$ e $i = 0.34$), lo que demuestra una divergencia microevolutiva entre estas poblaciones (Figura 6-27). Aunque los alelos I^A e I^B son dominantes sobre el *i*, la frecuencia de este último casi iguala al primero y supera al segundo en ambas poblaciones. La dominancia describe el *efecto fenotípico* de un alelo en los individuos heterocigóticos, no su abundancia relativa en una población. Demostraremos que, por sí mismas, la herencia y la dominancia mendelianas no alteran las frecuencias alélicas ni producen cambios evolutivos en una población.

Equilibrio genético

En muchas poblaciones humanas pueden ser muy comunes los rasgos genéticamente recesivos, como el grupo sanguíneo 0, el pelo rubio o los ojos azules. ¿Por qué los correspondientes rasgos dominantes no suplantaron gradualmente estos caracteres recesivos? Es un error muy común creer que un carácter asociado con un alelo dominante aumenta su frecuencia debido a su dominancia

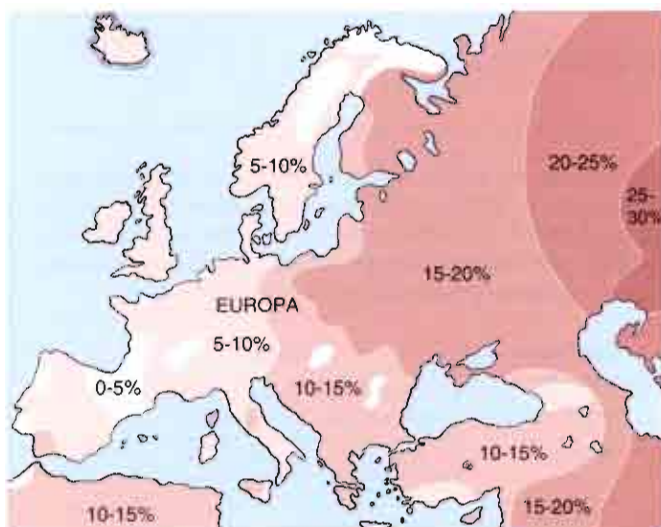


Figura 6-27

Frecuencias del grupo sanguíneo B en la población humana de Europa. El alelo es más común en el este y más raro en el oeste. Este alelo pudo surgir en el este y haberse difundido gradualmente hacia el oeste a través de la continuidad genética de las poblaciones humanas. No se conoce ninguna ventaja selectiva de este alelo, y los cambios en su frecuencia probablemente responden a los efectos de una deriva genética al azar.

genética. Este error es rebatido por un principio llamado ley del **equilibrio de Hardy-Weinberg** (Recuadro p. 144), que constituye la base de la genética de poblaciones. De acuerdo con este teorema, el proceso hereditario no produce por sí solo cambios evolutivos. En grandes poblaciones biparentales, las frecuencias génicas y las proporciones genotípicas alcanzan un equilibrio en una generación determinada, a partir de la cual *permanecen invariables a menos* que sean alteradas por nuevas mutaciones, selección natural, migración, cruzamientos no al azar, o deriva genética. Estas alteraciones son las fuentes de los cambios microevolutivos.

Un alelo raro o escaso, de acuerdo con este principio, no desaparece de una población numerosa precisamente porque es raro. Ésta es la razón por la que ciertos caracteres extraños, como el albinismo, o la cirrosis quística, persisten a lo largo de generaciones. Por ejemplo, el albinismo humano está producido por un alelo recesivo *a*. Solamente una persona de cada 20 000 es albina, y este individuo es homocigótico (*a/a*) para el alelo recesivo. Obviamente, en la población con pigmentación normal hay muchos portadores, esto es, personas heterocigóticas (*A/a*) para el albinismo. ¿Cuál es su frecuencia? Una forma adecuada de calcular las frecuencias de los genotipos en una población es mediante el desarrollo del binomio $(p + q)^2$ (véase Recuadro). Haremos que *p* represente la frecuencia alélica de *A* y *q* la de *a*.

Suponiendo que los cruzamientos son al azar (una suposición discutible, pero que debemos aceptar para nuestro ejemplo), la distribución de las frecuencias genotípicas

es $p^2 = A/A$, $2pq = A/a$ y $q^2 = a/a$. Sólo conocemos con certeza la frecuencia del genotipo *a/a*: 1/20 000; por lo que:

$$\begin{aligned} q^2 &= 1/20\,000 \\ q &= (1/20\,000)^{1/2} = 1/141 \\ p &= 1 - q = 140/141 \end{aligned}$$

La frecuencia de los portadores es como sigue:

$$A/a = 2pq = 2 \times 140/141 \times 1/141 = 1/70$$

¡Una persona de cada 70 es portadora! Aunque un rasgo recesivo puede ser raro, es sorprendente lo común que puede ser un alelo recesivo en una población. Esto contiene un mensaje para cualquiera que pretenda eliminar un alelo recesivo «no deseado» de una población mediante el control de la reproducción. Es prácticamente imposible. Como solamente los homocigotos recesivos muestran el fenotipo a eliminar artificialmente (por ejemplo, mediante esterilización), el gen continúa produciendo homocigotos a partir de los portadores heterocigotos. Para un alelo recesivo presente en 2 de cada 100 personas (y homocigótico solamente en 1 de cada 10 000 personas), harían falta 50 generaciones de continua selección sobre los homocigotos solamente para reducir la frecuencia a una de cada 100 personas.

Cómo se mantiene el equilibrio genético

En las poblaciones naturales, el equilibrio genético se altera por (1) deriva genética al azar, (2) cruzamientos no al azar, (3) mutación recurrente, (4) migración, (5) selección natural e interacciones entre todos estos factores. La mutación recurrente es, en último término, la fuente de variación en todas las poblaciones, pero generalmente requiere la participación de uno o más de los factores restantes para mantener el equilibrio genético. Consideraremos ahora tales factores uno por uno.

Deriva genética

Algunas especies, como el guepardo (Figura 6-28), presentan muy poca variación genética, probablemente porque hubo períodos en los que las poblaciones de sus antecesores eran muy pequeñas. Es obvio que una población reducida no puede presentar grandes cantidades de variación genética. Cada organismo individual tiene como mucho dos formas alélicas diferentes para cada gen. Supongamos que disponemos de tal par. Sabemos, por la genética mendeliana (Capítulo 5), que el azar decide cuál de las distintas formas alélicas de un gen se transmite a la descendencia. Es posible, en consecuencia, que por azar uno o dos de los alelos parentales de este ejemplo no pase a ningún descendiente. Es muy poco probable que los diferentes alelos presentes en una población ancestral pequeña se transmitan todos a la descendencia

El equilibrio de Hardy-Weinberg: por qué el proceso hereditario no cambia las frecuencias alélicas

La ley de Hardy-Weinberg es una consecuencia lógica de la primera ley de Mendel, y expresa la tendencia hacia el equilibrio inherente a la herencia mendeliana.

Seleccionemos para nuestro ejemplo una población con un locus que posea dos alelos T y t . La expresión fenotípica de este gen podría ser, por ejemplo, la capacidad de detectar mediante el gusto un compuesto químico llamado feniltiocarbamida. Los individuos de la población serán de tres genotipos para este locus, T/T , T/t (ambos gustadores) y t/t (no gustadores). En una muestra de 100 individuos, supongamos que hay 20 del genotipo T/T , 40 del genotipo T/t y 40 del t/t . Podemos diseñar una tabla que muestre las frecuencias alélicas (recordemos que cada individuo posee dos copias del gen):

Genotipo	Número de individuos	Copias del alelo T	Copias del alelo t
T/T	20	40	
T/t	40	40	40
t/t	40		80
Total	100	80	120

De las 200 copias, la proporción del alelo T es $80/200 = 0.4$ (40%); y la proporción del alelo t es $120/200 = 0.6$ (60%). Es costumbre, al presentar este tipo de situaciones, utilizar p y q para las dos frecuencias alélicas. El alelo dominante se representa por p y el recesivo por q . Así:

$$\begin{aligned} p &= \text{frecuencia de } T = 0.4 \\ q &= \text{frecuencia de } t = 0.6 \\ \text{por lo que } p + q &= 1 \end{aligned}$$

Habiendo calculado las frecuencias alélicas en nuestro ejemplo, determinemos ahora si estas frecuencias cambiarán espontáneamente en una nueva generación de la población. Suponiendo que el cruzamiento es al azar (y esto es importante: todas las combinaciones posibles de genotipos deben ser igualmente probables), cada individuo contribuirá con un mismo número de gametos a la «reserva común» de la que se formará la siguiente generación. Si esto es así, las fre-

cuencias de los gametos en la «reserva» será proporcional a las frecuencias alélicas en la muestra. Es decir, el 40% de los gametos será T , y el 60% t (ratio 0.4:0.6). Por supuesto, tanto óvulos como espermatozoides tendrán las mismas frecuencias. La siguiente generación se formará como sigue:

Esperma- tozoides	Óvulos	
	$T = 0.4$	$t = 0.6$
$T = 0.4$	$T/T = 0.16$	$T/t = 0.24$
$t = 0.6$	$T/t = 0.24$	$t/t = 0.36$

Respecto a los genotipos tendremos:

$$\begin{aligned} \text{frecuencia de } T/T &= 0.16 \\ \text{frecuencia de } T/t &= 0.48 \\ \text{frecuencia de } t/t &= 0.36 \end{aligned}$$

A continuación, determinamos los valores de p y q de las poblaciones cruzadas al azar. A partir de la tabla anterior, vemos que la frecuencia de T será la suma de los genotipos T , que es 0.16, y la mitad del fenotipo T/t , que es 0.24:

$$T(p) = 0.16 + 0.5(0.48) = 0.4$$

De igual forma, la frecuencia de t será la suma de los genotipos t/t , 0.36, y de la mitad del genotipo T/t , 0.24:

$$t(q) = 0.36 + 0.5(0.48) = 0.6$$

La nueva generación presenta exactamente las mismas frecuencias génicas que la generación parental. Véase que no ha habido incremento en la frecuencia del gen dominante T . Por ello, *en una población que se reproduce sexualmente con cruzamientos libres, la frecuencia de cada alelo permanece constante generación tras generación si no hay selección natural, migración, mutaciones recurrentes o deriva genética* (véase texto). Aquellos más duchos en matemáticas reconocerán que las frecuencias genotípicas T/T , T/t y t/t son en realidad el desarrollo de $(p+q)^2$:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

sin ningún cambio en la frecuencia alélica. Esta fluctuación al azar en la frecuencia de los alelos de una generación a la siguiente, incluida la pérdida de alelos de la población, se conoce como **deriva genética**.

La deriva genética tiene lugar, hasta cierto punto, en todas las poblaciones de tamaño finito. La constancia total y perfecta de las frecuencias alélicas, tal y como se predice en la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, solamente se da en poblaciones infinitamente grandes, y tales poblaciones sólo existen en modelos matemáticos. Todas las poblaciones animales son finitas y, por lo tanto, sufren en

distinto grado los efectos de la deriva genética, que son, por término medio, mayores cuanto menor sea el tamaño de la población. La deriva genética erosiona la variabilidad genética de una población. Si el tamaño de ésta se mantiene reducido durante muchas generaciones, la variación genética puede reducirse enormemente. Esta pérdida es peligrosa para el éxito evolutivo de la especie, porque restringe las potenciales respuestas genéticas a los cambios ambientales. De acuerdo con ello, muchos biólogos temen que las poblaciones de guepardos pueden no tener la suficiente variación como para sobrevivir a largo plazo.



Figura 6-28

El guepardo, una especie cuya variabilidad genética se ha restringido hasta niveles peligrosamente bajos debido al pequeño tamaño de sus poblaciones en el pasado.

Una reducción apreciable en el tamaño de una población que aumenta el cambio evolutivo por deriva genética se conoce comúnmente como «cuello de botella». Un cuello de botella asociado al establecimiento geográfico de una nueva población recibe el nombre de «efecto fundador», y puede estar relacionado con la formación de una nueva especie (p. 131).

Cruzamiento selectivo

Si los cruzamientos no son al azar, las frecuencias genotípicas se desviarán de las predicciones de Hardy-Weinberg. Por ejemplo, si dos alelos diferentes de un gen tienen la misma frecuencia ($p = q = 0.5$), esperamos que la mitad de los genotipos sean heterocigóticos ($2pq = 2[0.5][0.5] = 0.5$) y la cuarta parte homocigóticos para cada uno de los alelos respectivos ($p^2 = q^2 = [0.5]^2 = 0.25$). Si se produce un **cruzamiento selectivo positivo**, los individuos copulan preferentemente con otros de su mismo genotipo, como los albinos que se emparejan con otros albinos. Estas uniones de parejas homocigóticas generan descendencia igualmente homocigótica. Los cruzamientos entre progenitores heterocigóticos producen, por término medio, descendencias 50% homocigóticas y 50% heterocigóticas (25% de cada uno de los dos tipos) en cada generación. Los cruzamientos selectivos positivos incrementan la frecuencia de genotipos homocigóticos y disminuyen la de heterocigóticos en la población, pero no alteran las frecuencias alélicas.

Los cruzamientos preferenciales entre parientes próximos también aumentan el carácter homocigótico de la población, en lo que se denomina **endogamia**. Mientras que los cruzamientos selectivos positivos afectan generalmente a uno o unos pocos rasgos, la endogamia interviene en todos los caracteres variables. Una endogamia in-

tensa incrementa en gran manera la posibilidad de que alelos recesivos extraños, raros o nocivos aparezcan homocigóticamente, y en consecuencia, se expresen.

La endogamia y la deriva genética se confunden a menudo, ya que ambas están producidas por el pequeño tamaño de la población. Sin embargo, sus efectos son muy diferentes. Por sí sola, la endogamia no puede cambiar las frecuencias alélicas de una población, sino únicamente las formas en que los alelos se combinan en los genotipos. La deriva genética cambia las frecuencias alélicas y consecuentemente, también las genotípicas. Incluso poblaciones muy grandes corren el peligro de ser altamente endogámicas si existe una conducta preferente dirigida al cruzamiento entre parientes cercanos, aunque esto raramente se da en los animales. Por otra parte, la deriva genética tiene poco efecto en poblaciones de gran tamaño.

Migración

La migración impide la divergencia de poblaciones distintas de una misma especie. Si una especie de gran tamaño se subdivide en muchas poblaciones menores, la deriva genética y la selección, al actuar por separado sobre ellas pueden producir divergencias evolutivas. Una pequeña tasa de migración en cada generación impide que tales poblaciones se hagan genéticamente muy diferentes. Por ejemplo, las poblaciones francesa y rusa cuyas frecuencias alélicas para los grupos ABO se discutieron anteriormente muestran cierta divergencia genética, pero la continua migración entre ellas les impide diferenciarse por completo.

Selección natural

La selección natural puede cambiar tanto las frecuencias alélicas como las genotípicas en una población. Aunque los efectos de la selección se refieren muchas veces a genes polimórficos particulares, debemos resaltar que la selección natural actúa sobre todo el animal y no sobre caracteres aislados. El organismo que posea la combinación de caracteres superior, será el favorecido; un animal puede presentar rasgos que no supongan ventajas ni inconvenientes, pero tendrá éxito sobre los demás si la combinación de estos caracteres es favorable. Cuando decimos que un genotipo en un gen determinado tiene una **adaptación relativa** mayor que otros, establecemos que, en promedio, tal genotipo proporciona una ventaja para la supervivencia y la reproducción en la población. Si genotipos alternativos no tienen las mismas probabilidades de supervivencia y reproducción, el equilibrio de Hardy-Weinberg quedará alterado.

Algunos caracteres o combinaciones de caracteres son ventajosos para ciertos aspectos de la supervivencia o reproducción y perjudiciales para otros. Darwin utilizó el término **selección sexual** para designar la selección de rasgos que tienen ventajas a la hora de cruzarse o copular, pero que pueden ser peligrosos para la supervivencia. Los colores brillantes y las plumas complicadas pueden favo-

recer a los machos de las aves en su capacidad competitiva para copular, a la vez que aumentan su vulnerabilidad ante los depredadores (Figura 6-29). Se puede esperar que los cambios en el entorno alteren el valor selectivo de los distintos caracteres. La acción de la selección sobre la variación de los caracteres es, por tanto, muy compleja.

Interacciones de la selección, la deriva y la migración

La subdivisión de una especie en pequeñas poblaciones que intercambian emigrantes es un caso óptimo para producir una evolución adaptativa rápida de la especie en su conjunto. La interacción de la deriva genética y la selección en las distintas subpoblaciones permite que muchas combinaciones genéticas diferentes, que implican a muchos genes polimórficos, sean puestas a prueba por la selección natural. La migración entre las poblaciones permite nuevas combinaciones genéticas particularmente favorables que se dispersan a través del conjunto de la especie. La interacción de la selección, la deriva genética y la migración en este ejemplo produce un cambio evolutivo que es cualitativamente diferente del que resultaría si alguno de estos factores actuara por sí solo. La selección natural, la deriva genética, la mutación, los cruzamientos dirigidos y la migración interactúan en las poblaciones naturales para crear inmensas oportunidades de cambio evolutivo; la estabilidad perpetua prevista por el equilibrio de Hardy-Weinberg casi nunca se mantiene durante un lapso de tiempo evolutivo significativo.



Figura 6-29

Una pareja de patos joyuyos (*Aix sponsa*). Las plumas brillantemente coloreadas del macho probablemente no le confieren una ventaja para la supervivencia frente a la hembra, y pueden incluso ser peligrosas por advertir a los depredadores de su presencia. Sin embargo, estos colores le dan la ventaja de atraer a las hembras para el cruzamiento, lo que estadísticamente, compensa de las consecuencias negativas de estos colores. Darwin utilizó el término «selección sexual» para designar caracteres que dan a un individuo una ventaja para la atracción de la pareja, aunque sean neutros o incluso perjudiciales para la supervivencia.

Medida de la variación genética en las poblaciones

¿Cómo podemos medir la variación genética que se produce en las poblaciones naturales? La dominancia genética, las interacciones entre los alelos de los diferentes genes y la acción del entorno sobre el fenotipo hacen difícil cuantificar la variación genética indirectamente, mediante la observación de los fenotipos de los organismos. Sin embargo, la variabilidad puede cuantificarse a nivel molecular.

Polimorfismo proteínico

Las distintas formas alélicas de los genes codifican proteínas que pueden diferir ligeramente en su secuencia de aminoácidos. Esto se denomina **polimorfismo proteínico**. Si estas diferencias afectan a la carga eléctrica neta de las proteínas, las diferentes formas alélicas pueden separarse mediante electroforesis (Figura 6-30). Podemos así identificar los genotipos de individuos determinados para genes codificadores de proteínas y medir las correspondientes frecuencias alélicas en la población.

Durante los últimos 35 años, los genetistas han descubierto, utilizando este método, mucha más variación de la que se esperaba. A pesar de los altos niveles de polimorfismo que aparecieron al utilizar la electroforesis de proteínas (Tabla 6.1), estos estudios subestimaron tanto el polimorfismo proteínico como la variación genética total presente en una población. Por ejemplo, no se detecta el polimorfismo proteínico que no implique diferencias de carga eléctrica. Además, como el código genético es degenerado (más de un codón para la mayoría de los aminoácidos, p. 106), el polimorfismo de las proteínas no revela toda la variación genética presente en los genes correspondientes. Los cambios genéticos que no alteran la estructura de las proteínas pueden cambiar patrones de la síntesis proteínica durante el desarrollo y resultar por tanto muy importantes para el organismo. Si se tienen en cuenta todos los tipos de variación, se hace evidente que la mayor parte de las especies tienen un enorme potencial para cambiar evolutivamente en el futuro.

Variación cuantitativa

Los rasgos cuantitativos son aquellos que muestran variación continua, sin un patrón claro de segregación mendeliana en su mecanismo hereditario. Los valores de un carácter en la descendencia son muchas veces intermedios entre los de los progenitores. Tales rasgos se encuentran influidos por la variación en muchos genes, cada uno de los cuales sigue la herencia mendeliana y contribuye con una pequeña cantidad que se suma al fenotipo total. Caracteres con variación cuantitativa son, por ejemplo, la longitud de la cola en el ratón, la longitud de un artejo de las patas de los saltamontes, el número de branquiaspinas en el pez sol, el número de guisantes en cada vaina y la altura de los machos adultos de la especie humana. Cuan-

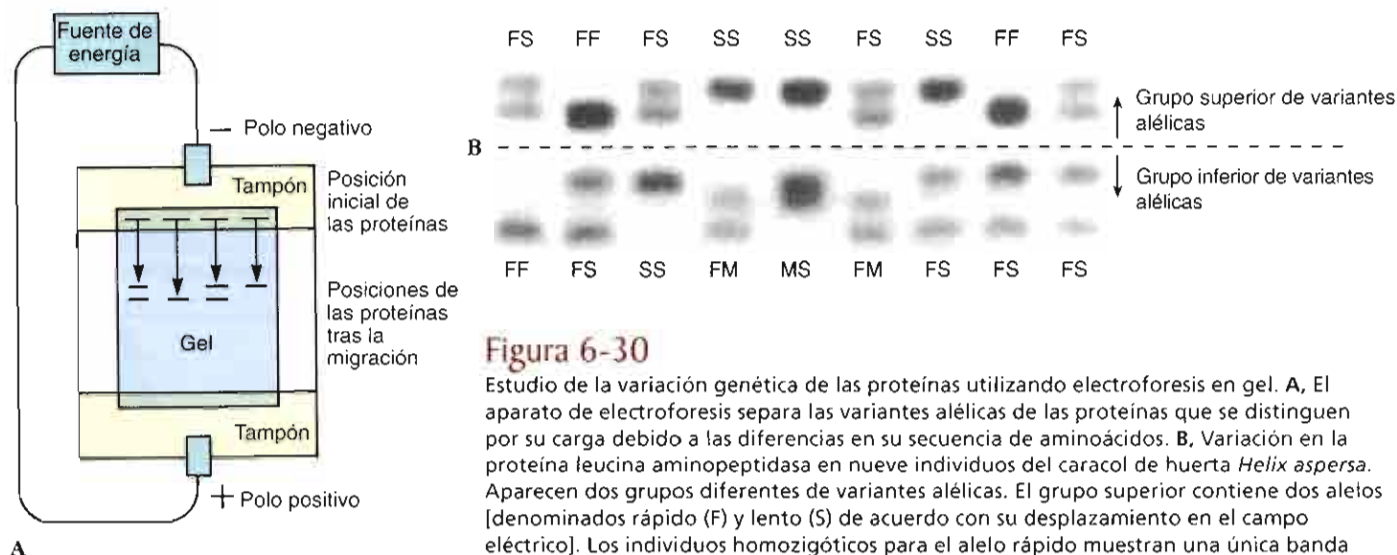


Figura 6-30

Estudio de la variación genética de las proteínas utilizando electroforesis en gel. **A**, El aparato de electroforesis separa las variantes alélicas de las proteínas que se distinguen por su carga debido a las diferencias en su secuencia de aminoácidos. **B**, Variación en la proteína leucina aminopeptidasa en nueve individuos del caracol de huerta *Helix aspersa*. Aparecen dos grupos diferentes de variantes alélicas. El grupo superior contiene dos alelos [denominados rápido (F) y lento (S) de acuerdo con su desplazamiento en el campo eléctrico]. Los individuos homocigóticos para el alelo rápido muestran una única banda rápida en el gel (FF), los homocigóticos para el alelo lento una única banda lenta (SS) y los individuos heterocigóticos tienen ambas bandas (FS). El grupo inferior contiene tres alelos diferentes señalados como rápido (F), medio (M) y lento (S). Ninguno de los individuos es homocigótico para el alelo medio (M).

do los valores de los rasgos se trasladan a una gráfica, con respecto a la distribución de las frecuencias, muchas veces se acercan a una curva de probabilidad normal o campaniforme (Figura 6-31A). La mayoría de los individuos caen cerca de la media, unos pocos por encima y por debajo de ésta, con los extremos constituyendo las

«colas» de la curva de frecuencia. Generalmente, cuanto mayor sea la muestra de la población, la distribución de las frecuencias se acerca más a una curva normal.

La selección puede actuar sobre rasgos cuantitativos para producir tres clases de respuestas evolutivas (Figura 6-31B, C y D). Una es favorecer a los valores medios del carácter, perjudicando a los extremos; esto se llama **selección estabilizadora** (Figura 6-31B). La **selección direccional** favorece un valor extremo del fenotipo y produce el desplazamiento en esa dirección de la media poblacional a lo largo del tiempo (Figura 6-31C). Cuando pensamos en la selección natural produciendo cambios evolutivos, generalmente lo que tenemos en mente es la selección direccional, aunque debemos recordar que no es la única posibilidad. Una tercera alternativa es la **selección disruptiva**, en la que dos fenotipos extremos diferentes son favorecidos simultáneamente, pero, por el contrario, la media queda desfavorecida (Figura 6-31D). La población se vuelve bimodal, lo que significa que predominarán dos fenotipos muy diferentes.

TABLA 6.1

Valores de polimorfismo (P) y heterocigosis (H) en varios animales y plantas, medidos mediante electroforesis de proteínas

(a) Especies	Numero de proteínas	P*	H*
Hombre	71	0.28	0.067
Elefante marino	24	0.0	0.0
Cangrejo cacerola	25	0.25	0.057
Elefante	32	0.29	0.089
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	24	0.42	0.12
Cebada	28	0.30	0.003
Rana arborícola	27	0.41	0.074
(b) Taxones	Numero de especies	P*	H*
Plantas	—	0.31	0.10
Insectos (no <i>Drosophila</i>)	23	0.33	0.074
<i>Drosophila</i>	43	0.43	0.014
Anfibios	13	0.27	0.079
Reptiles	17	0.22	0.047
Aves	7	0.15	0.047
Mamíferos	46	0.15	0.036
Media		0.27	0.078

Fuente: Datos de P. W. Hedrick, *Population Biology*. Jones and Bartlett, Boston, 1984.

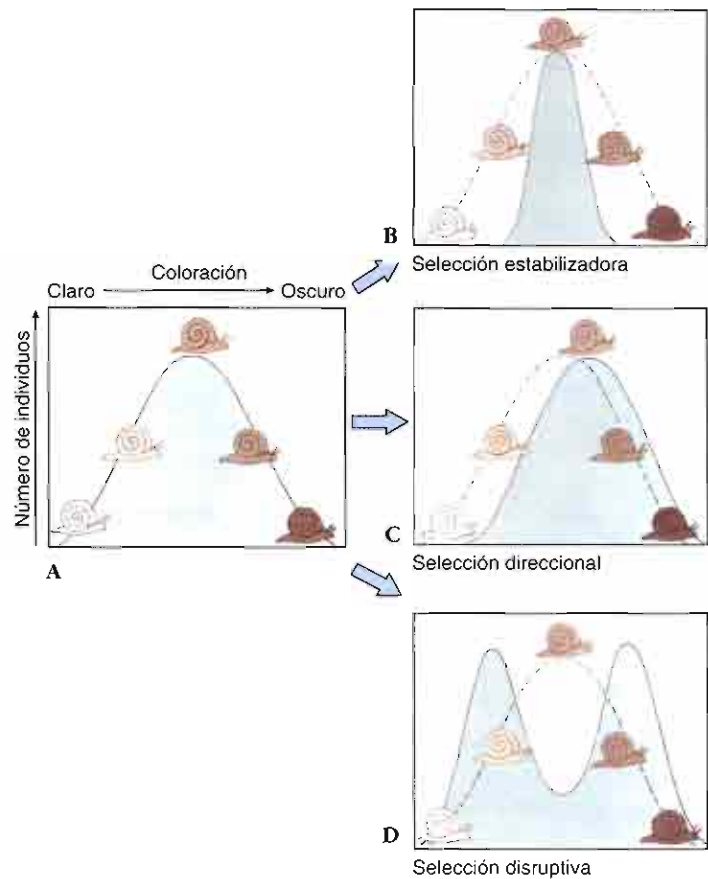
*P, número medio de alelos por gen; H, proporción de genes heterocigóticos por individuo.

MACROEVOLUCIÓN: PRINCIPALES SUCESOS EVOLUTIVOS

La macroevolución describe sucesos de la evolución orgánica a gran escala. El proceso de especiación une la macroevolución y la microevolución. Las principales tendencias del registro fósil (Figuras 6-11 y 6-12) están claramente en el campo de la macroevolución. Los modelos y procesos de cambio macroevolutivo surgen de los correspondientes de la microevolución, pero también adquieren cierto grado de autonomía. La aparición de nuevas adaptaciones y es-

Figura 6-31

Respuestas a la selección sobre un único carácter (poligénico), la coloración en un caracol. **A**, La distribución de frecuencias de coloración antes de la selección. **B**, Selección estabilizadora, que elimina las variantes extremas de la población, en este caso los individuos inusualmente claros u oscuros, estabilizando por tanto la media. **C**, Selección direccional, que desplaza la media de la población, en este caso favoreciendo las variedades oscuras. **D**, Selección disruptiva, que favorece ambos extremos pero no la media; La media permanece inalterada, pero la población ya no muestra una distribución campaniforme de los fenotipos.



pecies y las variables tasas de especiación y extinción que se aprecian en el registro fósil van más allá de la fluctuación de las frecuencias alélicas en las poblaciones.

Stephen Jay Gould reconoce tres diferentes «escalas» de tiempo en las que se observan claramente procesos evolutivos. La primera constituye la escala temporal de los procesos de la genética de poblaciones, de décadas a milenios. La segunda cubre millones de años; es la escala en la que se pueden medir y comparar las tasas de especiación y extinción entre los diferentes grupos de organismos. La tercera ocupa desde decenas a cientos de millones de años, y está marcada por la existencia de periódicas extinciones en masa. En el registro fósil de los organismos marinos las extinciones masivas son recurrentes a intervalos de aproximadamente 26 millones de años. Cinco de estas extinciones masivas han sido particularmente catastróficas (Figura 6-32). El estudio de los cambios a largo plazo en la diversidad animal se enfoca en esta tercera escala temporal (Figuras 6-12 y 6-32).

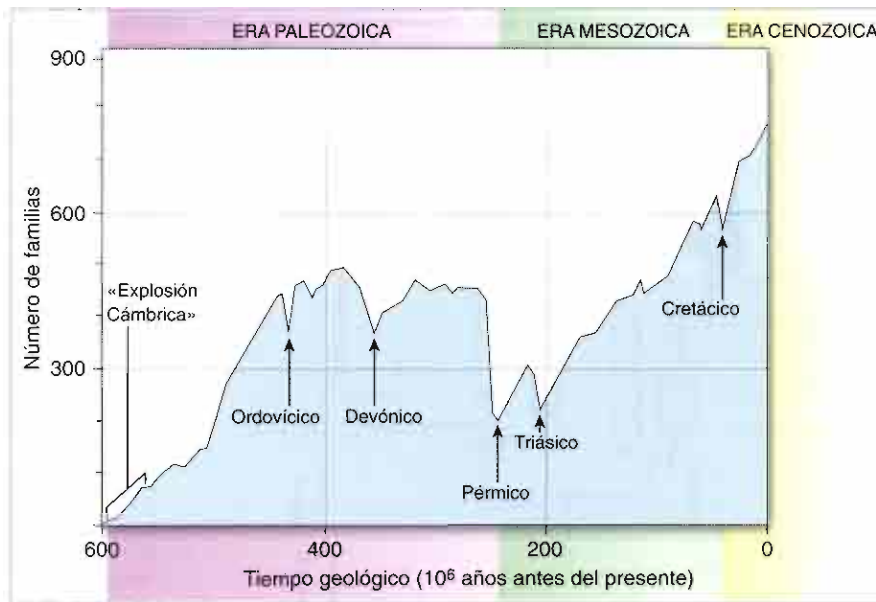
Especiación y extinción a través del tiempo geológico

El cambio evolutivo en la segunda escala proporciona una nueva perspectiva sobre la teoría de Darwin de la selección natural. Una especie tiene dos destinos evolutivos posibles: puede dar lugar a nuevas especies o puede extinguirse sin dejar descendencia. Las tasas de especiación y extinción varían entre los linajes, y aquellas estirpes con mayores tasas de especiación y menores de extinción producen la mayor diversidad de formas. Las características de una especie pueden hacerla más o menos adecuada que otras a la hora de pasar por sucesos de especiación o extinción. Debido a que muchos caracteres pasan de especies ancestrales a especies descendientes (de forma análoga a la herencia en el nivel de los organismos), las estirpes cuyas propiedades refuerzan la probabilidad de especiación y confieren resistencia a la extinción deberían dominar el mundo vivo. El proceso, a nivel de especie, que produce tasas diferenciales de especiación y extinción entre las estirpes es, en muchos aspectos, análogo a la selección natural; en realidad, representa una expansión de la teoría de Darwin de la selección natural.

La **selección de las especies** es la supervivencia y multiplicación diferenciales de las especies a través del

tiempo geológico, basadas en la variación entre estirpes de propiedades emergentes a nivel específico. Estas propiedades a nivel de especie son, por ejemplo, rituales de apareamiento, estructuración social, patrones de migración, distribución geográfica, y todas aquellas propiedades que surgen en el nivel específico (p. 7). Generalmente, las especies descendientes se parecen a sus antecesoras en estas propiedades. Por ejemplo, un sistema de apareamiento de tipo «harén», en el que un único macho y varias hembras componen una unidad reproductora, es característico de ciertas estirpes de mamíferos, pero no de otras. Se cree que las tasas de especiación se ven reforzadas por sistemas sociales que promueven la fundación de nuevas poblaciones por pequeños números de individuos. Ciertos sistemas sociales pueden aumentar la posibilidad de que una especie resista cambios ambientales a través de actuaciones cooperativas. Tales propiedades se verían favorecidas a lo largo del tiempo geológico por la selección de las especies.

La especiación y extinción diferenciales entre las estirpes puede también producirse por variaciones en las propiedades a nivel del organismo (como una alimentación especializada frente a una omnívora) en vez de a nivel de especie (p. 7). Por ejemplo, los organismos especializados en nutrirse de una serie restringida de alimentos pueden quedar afectados por un aislamiento

**Figura 6-32**

Cambios en el número de familias de animales marinos a través del tiempo, desde el Cámbrico hasta nuestros días. Las caídas bruscas representan cinco extinciones principales de animales marinos con esqueleto. Nótese que, a pesar de estas extinciones, el número total de familias marinas ha ido aumentando hasta hoy.

geográfico entre poblaciones con más facilidad que aquellos que tienen una dieta más general, porque las zonas en que su alimento característico es escaso funcionan como barreras geográficas para la dispersión. Este aislamiento geográfico podría generar la aparición más frecuente de oportunidades de especiación a lo largo del tiempo geológico. El registro fósil de dos grandes estirpes de antílopes africanos ilustra este resultado (Figura 6-33). Un linaje de paceres especializados, como los damaliscos, las caamas o ciervos del Cabo y los ñues muestran altas tasas de especiación y extinción; desde finales del Mioceno se conocen 7 especies actuales y 33 extintas, lo que representa al menos 18 sucesos de especiación ramificada y 12 extinciones terminales. Por contraste, una estirpe de paceres y ramoneadores indiscriminados como los impalas no muestra ni especiación ramificada ni extinción terminal durante el mismo intervalo de tiempo. Curiosamente, aunque ambas estirpes difieren enormemente en sus tasas de especiación y ex-

tinción y en diversidad de especies, sin embargo no hay diferencias significativas en el número total de individuos que sobreviven en la actualidad.

Extinciones masivas

Cuando se estudia el cambio evolutivo, incluso en una escala temporal mayor, se observan sucesos periódicos en los que gran número de taxones se extinguen simultáneamente. Estos sucesos se denominan **extinciones en masa**, o **masivas** (Figura 6-32). De estos episodios de extinción, los más espectaculares tuvieron lugar hace aproximadamente 225 millones de años, cuando al menos la mitad de las familias de invertebrados marinos costeros, y casi el 90% de las especies de invertebrados marinos desaparecieron en unos pocos millones de años, en lo que se ha llamado la **extinción del Pérmico**. La **extinción del Cretácico**, que ocurrió hace unos 65 millones de años, significó el final de los dinosaurios, así como de numerosos invertebrados marinos y muchos pequeños grupos de reptiles.

Las causas de las extinciones masivas y el hecho de que se produzcan a intervalos de aproximadamente 26 millones de años son difíciles de explicar. Algunos han propuesto explicaciones biológicas para estas episódicas extinciones en masa, mientras que otros las consideran artefactos de los análisis estadísticos y taxonómicos. Walter Álvarez propuso que la Tierra fue bombardeada periódicamente por asteroides, produciendo las extinciones masivas (Figura 6-34). Los drásticos efectos del bombardeo de un planeta por asteroides se pudieron observar en Julio de 1994 cuando una serie de fragmentos del cometa Shoemaker-Levy 9 cayeron sobre Júpiter. El primer fragmento que impactó sobre el planeta lo hizo con una fuerza estimada en 10 millones de bombas de hidrógeno. Otros veinte fragmentos golpearon al pla-

La paleontóloga Elisabeth Vrba, cuyas investigaciones produjeron los resultados de la Figura 6-33, utiliza el término **macroevolución** para describir la especiación diferencial y las tasas de extinción entre linajes causadas por propiedades en el nivel de los organismos. Reserva en cambio el término **selección específica** para el caso en que las propiedades emergentes en el nivel especie son de importancia fundamental. Otros paleontólogos evolutivos consideran la macroevolución como un subconjunto de la selección específica porque las diferencias adaptativas se producen entre distintos linajes de especies en vez de entre diferentes individuos de una misma especie. Nuestra exposición utiliza la selección específica en este sentido.

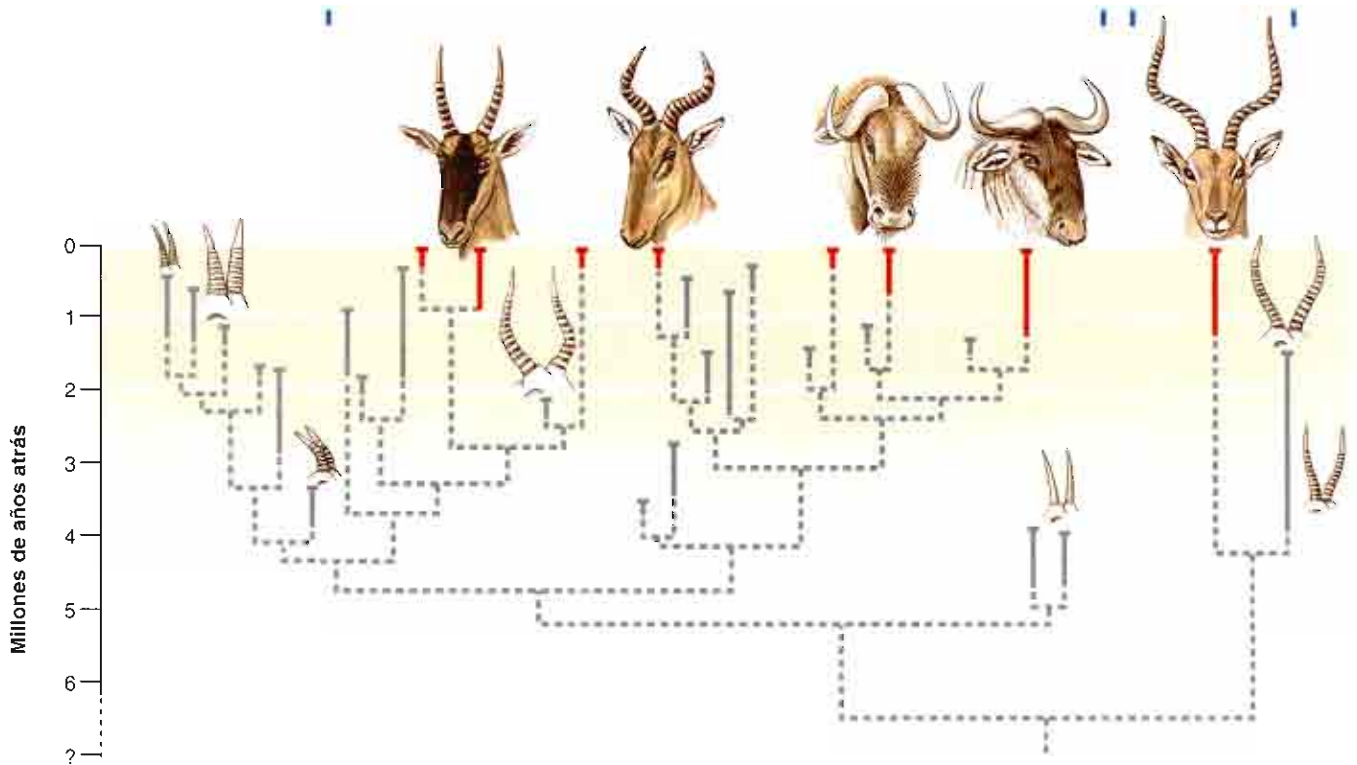


Figura 6-33

Contraste de diversidad entre dos estirpes de antílopes africanos. Las mayores tasas de especiación y extinción en el linaje del ñu y sus afines se atribuyen a una mayor especialización en la alimentación con respecto a la línea de los impalas, lo que constituye un ejemplo de macroevolución, un tipo de selección específica.

nete durante la siguiente semana, uno de los cuales resultó ser 25 veces más poderoso que el primero. Este bombardeo ha sido el suceso más violento del registro histórico del sistema solar. Un acontecimiento similar sobre la Tierra habría enviado residuos a la atmósfera, bloqueando así el paso a los rayos solares y cambiando drásticamente el clima terrestre. Los cambios de temperatura habrían amenazado las tolerancias ecológicas de muchas especies. La hipótesis de Álvarez se está comprobando de distintas formas, lo que incluye la búsqueda de cráteres resultantes del impacto de los asteroides y de alteraciones en el contenido mineral de los estratos rocosos donde se produjeron las extinciones masivas. Las atípicas concentraciones de iridio, un elemento raro en la Tierra, en ciertos estratos, implican que este elemento entró en la atmósfera a través del bombardeo de asteroides.

A veces, las estirpes favorecidas por la selección de las especies o por la actuación de la macroevolución son extrañamente susceptibles de extinciones masivas. Los cambios climáticos producidos por los hipotéticos bombardeos de asteroides pudieron producir cambios selectivos muy diferentes de los que aparecen en otras épocas de la historia de la Tierra. La selección de rasgos biológicos particulares a partir de extinciones en masa se denomina **selección catastrófica de las especies**. Por ejem-

plo, los mamíferos sobrevivieron a la extinción de finales del Cretácico, que destruyó a los dinosaurios y otros grupos prominentes de vertebrados e invertebrados. Des-



Figura 6-34

Los cráteres gemelos de Clearwater Lakes, en Canadá, demuestran que los impactos múltiples en la Tierra no son tan raros como pudiera parecer. Las pruebas sugieren que al menos dos impactos en un corto intervalo fueron responsables de la extinción masiva del Cretácico.

pués de esto, los mamíferos fueron capaces de utilizar los recursos ambientales que previamente se les habían denegado, lo que condujo a su radiación adaptativa.

La selección natural, la selección de las especies, los efectos de la macroevolución y la selección catastrófica

de las especies interaccionan para producir las tendencias macroevolutivas que observamos en el registro fósil. El estudio de estos procesos agentes que interactúan unos con otros ha hecho de la paleontología moderna un campo activo y atrayente.

RESUMEN

La evolución orgánica explica la diversidad de los organismos vivientes como el resultado histórico del cambio gradual a partir de formas preexistentes. La teoría de la evolución está estrechamente ligada a Charles Robert Darwin, quien presentó la primera explicación plausible del cambio evolutivo. Darwin extrajo la mayor parte del material que utilizó para construir su teoría de sus experiencias en un viaje de cinco años alrededor del mundo a bordo del H.M.S. *Beagle*.

La teoría evolutiva de Darwin tiene cinco componentes principales. Su proposición más básica es el *cambio perpetuo*, la teoría de que el mundo no es ni constante ni se halla en un ciclo perpetuo, sino que sufre continuamente cambios irreversibles. El registro fósil demuestra claramente el cambio perpetuo en las fluctuaciones continuas de la forma y la diversidad animales que siguieron a la explosión cámbrica de hace 600 millones de años. La teoría de Darwin del *origen común* establece que todos los organismos descienden de un antecesor común a través de la ramificación de líneas genealógicas. Esta teoría explica las homologías morfológicas entre los organismos como caracteres heredados con modificaciones a partir de los rasgos correspondientes en su antecesor evolutivo común. Los patrones de homologías formados por el origen común con modificaciones nos permiten clasificar los organismos de acuerdo con sus relaciones evolutivas.

Un corolario del origen común es la *multiplicación de las especies* a lo largo del tiempo evolutivo. La especiación alopátrida describe la evolución de barreras reproductoras entre poblaciones separadas geográficamente, lo que origina nuevas especies. En algunos animales, especialmente insectos parásitos especializados en distintas especies hospedadoras, la especiación puede producirse sin aislamiento geográfico, lo que se conoce como especiación simpátrida. La radiación adaptativa es la proliferación de varias especies diversamente adaptadas a partir de una especie ancestral. Los archipiélagos oceánicos, como las Islas Galápagos, son particularmente idóneos para la radiación adaptativa de organismos terrestres.

La teoría darwiniana del *gradualismo* establece que las grandes diferencias fenotípicas entre las especies se produce por la acumulación de muchos pequeños cambios individuales a lo largo del tiempo evolutivo. El gradualismo es todavía objeto de controversia. Las mutaciones con grandes efectos sobre el fenotipo se han utilizado ampliamente en la cría de animales, lo que ha llevado a algunos a discutir el criterio de Darwin de que tales mutaciones no son importantes en la evolución. Desde una perspectiva macroevolutiva, el equilibrio puntuado establece que la mayor parte de los cambios evolutivos tienen lugar en procesos relativamente cortos de especiación ramificada, sepa-

rados por largos intervalos en los que se van acumulando pequeños cambios fenotípicos.

El quinto principio fundamental de Darwin es que la *selección natural* es el impulso que dirige la evolución. Este principio se basa en el hecho observado de que todas las especies presentan superproducción de sus individuos, lo que produce una competición por los recursos limitados que mantienen la vida. Como no hay dos organismos exactamente iguales, y ya que los rasgos variables son parcialmente heredables, aquellos cuyo bagaje hereditario mejore su utilización de los recursos para sobrevivir y reproducirse, contribuirán desproporcionadamente a la siguiente generación. A lo largo de muchas generaciones, la selección de estas variaciones produce nuevas especies y nuevas adaptaciones.

Las mutaciones son la fuente última de toda nueva variación sobre la que actúa la selección natural. La teoría de Darwin subraya que la variación se produce al azar con respecto a las necesidades del organismo, y que la supervivencia y la reproducción diferenciales proporcionan la dirección del cambio evolutivo. La teoría de Darwin de la selección natural fue modificada en este siglo mediante la corrección de sus errores genéticos. Esta teoría modificada se conoce como Neodarwinismo.

Los genetistas de poblaciones descubrieron los principios por los cuales las propiedades genéticas de las poblaciones cambian a lo largo del tiempo. Un descubrimiento particularmente importante, conocido como el equilibrio de Hardy-Weinberg, demostró que el proceso hereditario no cambia por sí mismo la composición genética de las poblaciones. Las fuentes más importantes de cambio evolutivo son la mutación, la deriva genética, los cruzamientos no al azar, la migración, la selección natural y sus interacciones respectivas.

El Neodarwinismo, tal y como lo formula la genética de poblaciones, constituyó la base de la Síntesis Evolutiva de los años 30 y 40. La genética, la historia natural, la paleobiología y la sistemática se reunieron bajo el objetivo común de expandir el conocimiento de la evolución darwiniana. La microevolución comprende el estudio del cambio genético en las poblaciones contemporáneas. Estos estudios muestran que la mayoría de las poblaciones naturales contienen enormes cantidades de variación. La macroevolución es el estudio del cambio evolutivo en una escala geológica de tiempo. Los estudios macroevolutivos miden tasas de especiación, extinción y cambios en la diversidad a través del tiempo. Estos estudios han extendido la teoría evolutiva darwinista hasta procesos de nivel superior, que regulan tasas de especiación y extinción entre estirpes, lo que incluye selección de especies, macroevolución y selección catastrófica de especies.

CUESTIONARIO

1. Resuma brevemente el concepto de Lamarck del proceso evolutivo. ¿Qué es erróneo de esta interpretación?
2. ¿Qué es el «uniformismo»? ¿Cómo influyó en la teoría de la evolución de Darwin?
3. ¿Por qué fue tan importante el viaje del *Beagle* para el pensamiento de Darwin?
4. ¿Cuál es la idea clave del ensayo de Malthus sobre las poblaciones que ayudó a Darwin a formular su teoría de la selección natural?
5. Explique cómo cada uno de los siguientes apartados contribuye a la teoría evolutiva de Darwin: fósiles; distribución geográfica de animales emparentados; homología; clasificación animal.
6. ¿Cómo contemplan los evolucionistas modernos la relación entre ontogenia y filogenia? Explique por qué la observación de la pedomorfosis refuta la ley biogenética de Haeckel.
7. ¿Cuáles son las diferencias más importantes entre los dos tipos de especiación alopátrida, la vicariancia y el efecto fundador?
8. ¿Qué son las barreras reproductoras? ¿En qué difieren las barreras pre- y postapareamiento?
9. ¿Bajo qué condiciones se produce la especiación simpátrida?
10. ¿Cuál es la lección evolutiva fundamental que enseñan los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos?
11. ¿Cómo se utilizan las «mutaciones» de la cría de animales para desafiar la teoría del gradualismo de Darwin? ¿Por qué rechazó Darwin estas mutaciones como desprovistas de escasa importancia evolutiva?
12. ¿Qué establece la teoría del equilibrio puntuado sobre la aparición de especiación a lo largo del tiempo geológico? ¿Qué observación condujo a esta teoría?
13. Describa las observaciones y argumentos que componen la teoría de Darwin de la selección natural.

14. Identifique los componentes al azar y los que no lo son de la teoría de Darwin de la selección natural.
15. Cite algunas críticas recurrentes a la teoría de Darwin de la selección natural. ¿Cómo pueden refutarse?
16. Es una creencia muy común, pero errónea, suponer que como ciertos alelos son dominantes y otros recesivos, los primeros remplazarán eventualmente a los segundos. ¿Cómo responde el equilibrio de Hardy-Weinberg a esta idea?
17. Supongamos que se está muestreando un rasgo en poblaciones animales; este carácter está controlado por un par A y a , y se pueden distinguir los tres fenotipos AA , Aa y aa (herencia intermedia). He aquí los resultados:

Población	AA	Aa	aa	total
I	300	500	200	1000
II	400	100	200	1000

Calcule la distribución de los fenotipos en cada población de acuerdo con lo esperado por el equilibrio de Hardy-Weinberg. ¿Están las poblaciones I y II en equilibrio?

18. Si tras estudiar en una población un rasgo determinado por un par alélico se encuentra que dicha población no está en equilibrio. ¿Cuáles podrían ser las razones posibles para ello?
19. Explique por qué la deriva genética es más acusada en las poblaciones pequeñas.
20. Describa cómo pueden interactuar los efectos de la deriva genética y de la selección natural en una población subdividida.
21. ¿Dónde es más fácil para la selección extraer un alelo recesivo perjudicial: en una población que se cruza al azar o en una población endogámica? ¿Por qué?
22. Distinga entre macroevolución y microevolución.

BIBLIOGRAFÍA

- Avice, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution, ed. 2. New York, Chapman and Hall. *Un excitante y ameno resumen de los descubrimientos evolutivos realizados mediante estudios moleculares, con particular atención a los problemas de conservación*.
- Coyne, J. A., and H. A. Orr. 2004. Speciation. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un tratamiento detallado de la especiación con énfasis en las controversias en este campo*.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray. *Hubo cinco ediciones subsiguientes del autor*.
- Desmond, A., and J. Moore. 1991. Darwin. New York, Warner Books. *Una biografía comentada de Charles Darwin*.
- Freeman, S., and J. C. Herron. 2004. Evolutionary analysis, ed. 3. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice Hall. *Un manual introductorio a la biología evolutiva diseñado para estudiantes universitarios de Biología*.
- Futuyama, D. J. 1998. Evolutionary Biology, ed. 3. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un manual introductorio muy completo sobre la evolución*.
- Glen, W. 1994. The mass extinction debates: how science works in a crisis. Stanford, Stanford University Press. *Una discusión sobre la extinción en masa presentada en forma de debate y mesa redonda entre científicos*.
- Gould, S. J. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard University Press. *Una discusión incisiva sobre lo que nos dicen los fósiles acerca de la historia evolutiva de la vida*.
- Graur, D., and W. H. Li. 2000. Fundamentals of molecular evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un manual actualizado sobre la evolución molecular*.
- Hall, B. K. 1998. Evolutionary developmental biology. New York, Chapman and Hall. *Un texto excelente sobre el nuevo campo de la biología evolutiva del desarrollo*.
- Hartl, D. L., and A. G. Clark. 1997. Principles of populations genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto actualizado sobre genética de poblaciones*.
- Levinton, J. S. 2001. Genetics, Paleontology and macroevolution, ed. 2. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Una provocadora discusión sobre la base darwiniana de la teoría macroevolutiva*.
- Mayr, E. 2001. What evolution is. New York, Basic Books. *Un repaso general de la evolución un eminente biólogo evolucionista*.
- Mousseau, T. A., B. Sinervo and J. Endler (eds.). 2000. Adaptive genetic variation in the wild. Oxford, U. K. Oxford University Press.

Ejemplos detallados de variaciones genéticas adaptativamente importantes en las poblaciones naturales.

Ruse, M. 1998. Philosophy of biology. Amherst, New York, Prometheus Books. *Una colección de ensayos sobre biología evolutiva, que incluye información sobre la Ley de Arkansas para el tratamiento equilibrado de la ciencia creacionista y la ciencia evolutiva.*

Stokstad, E. 2001. Exquisite Chinese fossils add new pages to book of life. *Science* **291**:232-236. *Los nuevos y excitantes descubrimientos fósiles contribuyen a completar nuestros conocimientos sobre la historia evolutiva de la vida. A este artículo le siguen inmediatamente otros relacionados*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Evolution

Darwinian Evolutionary Theory

Neo-Darwinism

Evidence for Evolution

Natural Selection

Speciation

Punctuated vs. Gradualist Evolution

Macroevolution

El proceso reproductor

«Omne vivum ex ovo»

En 1651, al final de su larga vida, William Harvey, el fisiólogo inglés que inició los experimentos para explicar la circulación sanguínea, publicó un tratado sobre la reproducción. En él aseguraba que todo ser vivo procede del desarrollo de un huevo (*omne vivum ex ovo*). Curiosamente, esta afirmación era intuitiva, ya que Harvey no disponía de medios para poder ver los huevos de muchos animales, en particular los huevos microscópicos de muchos mamíferos, muchos de los cuales no son mayores que una pequeña mota de polvo. Además, Harvey indicó que los huevos inician su desarrollo por algún tipo de influencia debida al semen; ésta no era más que otra suposición acertada, ya que los espermatozoides también eran invisibles para Harvey. Estas ideas se apartaban enormemente de los conceptos que en aquel tiempo se tenían sobre la biogénesis, que señalaban que la vida podía proceder de diversas fuentes, entre las cuales los huevos sólo eran una más. Harvey describió las características de la



Óvulo y espermatozoide humanos, en el momento de la fecundación.

reproducción sexual, en la que, según él, se necesitaba la unión física de los dos progenitores, macho y hembra, para asegurar así la unión de sus respectivos gametos.

A pesar de la importancia del aforismo de Harvey de que todo lo que vive procede de un huevo, hay que desear que se trate de una afirmación totalmente cierta. La vida surge a partir de la reproducción de vida preexistente, y puede haber reproducción sin huevos ni esperma. La reproducción asexual, la aparición de individuos genéticamente idénticos por gemación, fragmentación o por fisión, a partir de un único progenitor, es bastante común, e incluso característica en algunos filos. No obstante, la mayoría de los animales han desarrollado el sexo como una estrategia favorable, probablemente debido a que la reproducción sexual favorece la diversidad, aumentando enormemente la supervivencia de las estirpes en un mundo que está cambiando constantemente.

La reproducción es una característica milagrosa y omnipresente de la vida. La evolución está ligada de forma inseparable al proceso reproductor, ya que las formas ancestrales van siendo reemplazadas incesantemente por animales nuevos que intentan responder y adaptarse a los cambios ambientales, a medida que la Tierra misma va cambiando a lo largo del tiempo. En el presente capítulo aprenderemos a diferenciar la reproducción asexual y la sexual, y veremos las razones por las que la reproducción sexual representa una importante ventaja en comparación con la reproducción asexual, al menos en los animales pluricelulares. También veremos cuál es el origen y cómo maduran los gametos, cómo son los órganos reproductores y cómo son los patrones de reproducción en los animales, y finalmente se estudiarán los fenómenos endocrinos que controlan la reproducción.

NATURALEZA DEL PROCESO REPRODUCTOR

Los dos tipos fundamentales de reproducción son la asexual y la sexual. En la **asexual** (Figura 7-1A y B) sólo hay un progenitor, que no tiene diferenciados ni órganos ni células reproductoras especiales. Cada individuo puede

producir copias genéticamente idénticas de él mismo tan pronto como llega al estado adulto. La producción de tales copias es asombrosamente simple y directa, además de rápida. La reproducción **sexual** (Figura 7-1C y D), generalmente necesita de la participación de dos progenitores, cada uno de los cuales contribuye aportando unas **células germinales** especiales (también conocidas como **células sexuales** o **gametos**), que al unirse (fecundación) desarrollan un nuevo individuo. El **zigoto** formado de esta unión recibe el material genético de ambos padres y la combinación de genes (p. 102) produce un individuo genéticamente único, que aunque posee las características de la especie a que pertenece, también lleva rasgos que hacen que sea diferente a sus padres. La reproducción sexual, por recombinación de caracteres parentales, tiende a multiplicar las variaciones y hace posible la existencia de un proceso evolutivo más rico y diversificado.

Los mecanismos de intercambio de genes entre los individuos son mucho más limitados en los organismos que sólo se reproducen asexualmente. Por supuesto, en los organismos asexuales que son haploides (tienen solamente un juego de genes, p. 88) las mutaciones se manifiestan inmediatamente, y la evolución puede actuar con gran rapidez. Por otra parte, en los animales sexuales, la mutación de un gen a menudo no se expresa inmediatamente, sino que puede quedar enmascarada por

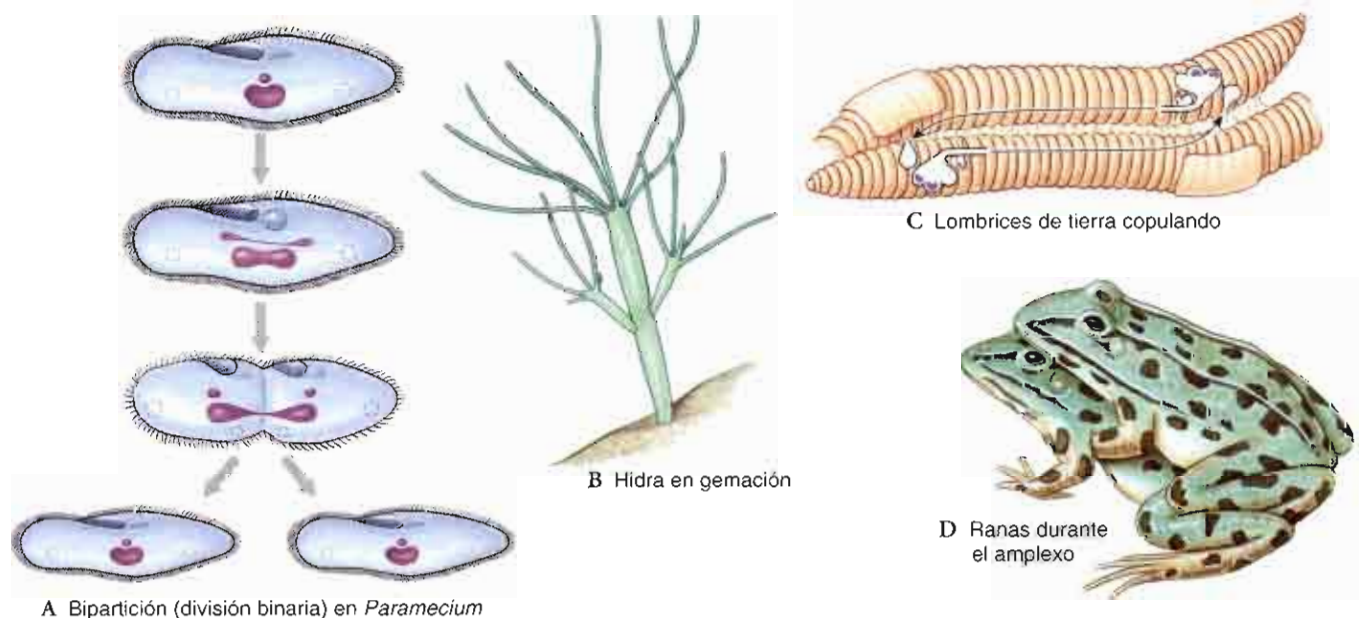


Figura 7-1

Ejemplos de reproducción asexual y sexual en los animales. **A**, La bipartición (división binaria) en *Paramecium*, un eucariota unicelular, da origen a dos individuos. **B**, La gemación es una manera sencilla de reproducción asexual, como la que presenta la hidra de agua dulce, un animal radiado. Las yemas terminan separándose y crecen hasta dar lugar a nuevos individuos totalmente desarrollados. **C**, Las lombrices de tierra se reproducen sexualmente, pero son hermafroditas, por lo que cada individuo posee órganos genitales masculinos y femeninos. Cada lombriz transfiere su esperma, desde sus poros masculinos y a lo largo de unos surcos seminales, hasta los receptáculos seminales (espermatecas) de la otra. **D**, Las ranas, aquí representadas en posición de apareamiento (amplexo), son un buen ejemplo de la reproducción biparental, la forma más común de reproducción sexual, que implica la existencia de machos y hembras.

su pareja normal en el cromosoma homólogo (los cromosomas homólogos, que se tratan en la p. 88, son los que forman pareja durante la meiosis y poseen genes que controlan las mismas características). Solamente hay una posibilidad remota de que los dos genes de un mismo par sufran una misma mutación y en el mismo momento.

Reproducción asexual: la reproducción sin gametos

La reproducción asexual (Figura 7-1A y B) es la producción de individuos sin gametos (óvulos y espermatozoides). Este tipo de reproducción incluye distintos procesos, en los que no interviene el sexo ni es necesaria una pareja. Los descendientes que se producen por reproducción asexual a partir de un individuo, tienen todos el mismo genotipo (no se producen mutaciones), y se denominan **clones**.

La reproducción asexual se presenta en bacterias y en eucariontes unicelulares, así como en muchos filos de invertebrados como los cnidarios, los briozoos, los anélidos, los equinodermos y los hemicordados. Incluso en aquellos filos animales en los que tiene lugar, la mayoría de los individuos recurren preferentemente a la reproducción sexual. En estos grupos, la reproducción asexual asegura un rápido aumento del número de individuos cuando el desarrollo y la diferenciación del organismo no ha alcanzado el punto en que pueda producir gametos. La reproducción asexual es totalmente inexistente entre los vertebrados (aunque algunas formas de partenogénesis han sido interpretadas por algunos autores como asexuales; véase p. 155).

Sería un error llegar a la conclusión de que la reproducción asexual es, de alguna manera, una forma «defectuosa» de reproducción, limitada a algunas especies de pequeño tamaño que aún no han descubierto las bondades del sexo. Los hechos dan fe de su abundancia, ya que las formas asexuales se han mantenido sobre la faz de la Tierra durante 3500 millones de años y, además, constituyen la base sobre la que se sustenta la cadena alimentaria de la que dependen los demás organismos superiores; los seres unicelulares asexuales son extraordinariamente abundantes y sumamente importantes. Para estos organismos, las principales ventajas de la reproducción asexual son su rapidez (muchas bacterias se dividen cada media hora) y su simplicidad (no tienen que producir gametos y no necesitan gastar tiempo ni energía en encontrar pareja).

Las principales formas de reproducción asexual son la división (binaria o múltiple), la gemación, la gemulación y la fragmentación.

La **división binaria** es bastante común en las bacterias y los protozoos (Figura 7-1A). En este caso, el cuerpo del progenitor se divide por mitosis (p. 58) en dos partes aproximadamente iguales, cada una de las cuales crece hasta formar un individuo semejante al progenitor. La división binaria puede ser longitudinal, como en los protozoos flagelados, o transversal, como en los ciliados. En la **división múltiple** el núcleo se divide repetidamente antes de la división del citoplasma, dando lugar, simultáneamente, a numerosas y pequeñas células hijas. La formación de esporas, denominada esporogonia, es una forma de división múltiple común entre algunos protozoos parásitos, por ejemplo, los responsables de la malaria.

La **gemación** es una división desigual del organismo. Un nuevo individuo surge como un saliente (yema) desde el progenitor, desarrolla órganos semejantes a los del organismo parental, y entonces se separa de él. La gemación ocurre en diversos filos de animales y es especialmente importante en los cnidarios (Figura 7-1B).

La **gemulación** es la formación de un nuevo individuo a partir de una gémula, es decir, un agregado de células rodeadas por una cápsula resistente. En muchas esponjas de agua dulce las gémulas se forman durante el otoño y soportan el invierno en el interior del cuerpo, seco o congelado, de su progenitor. Al llegar la primavera, las células internas de la gémula se activan, salen de la cápsula y crecen hasta formar una nueva esponja.

En la **fragmentación**, un animal pluricelular puede romperse en dos o más fragmentos, cada uno de los cuales es capaz de convertirse en un individuo completo. Muchos invertebrados pueden reproducirse asexualmente, simplemente rompiéndose en dos y cada fragmento regenera entonces las partes perdidas, como hacen, por ejemplo, la mayoría de las anémonas y muchos hidrozooos. Muchos equinodermos también pueden regenerar las partes perdidas, pero éste es un proceso diferente a la reproducción por fragmentación.

Reproducción sexual: la reproducción a partir de gametos

La reproducción sexual consiste en la producción de nuevos individuos a partir de gametos. La reproducción **bisexual** (o **biparental**) es la más común, e implica la participación de dos individuos distintos. El **hermafroditismo** y la **partenogénesis** son formas de reproducción sexual menos frecuentes, que también serán tratadas.

Reproducción biparental

Es la *producción de descendientes formados a partir de la unión de gametos procedentes de dos progenitores genéticamente distintos* (Figuras 7-1C y D y 7-2). Los descendientes poseerán un genotipo diferente del de sus padres. Los individuos progenitores que participan son de

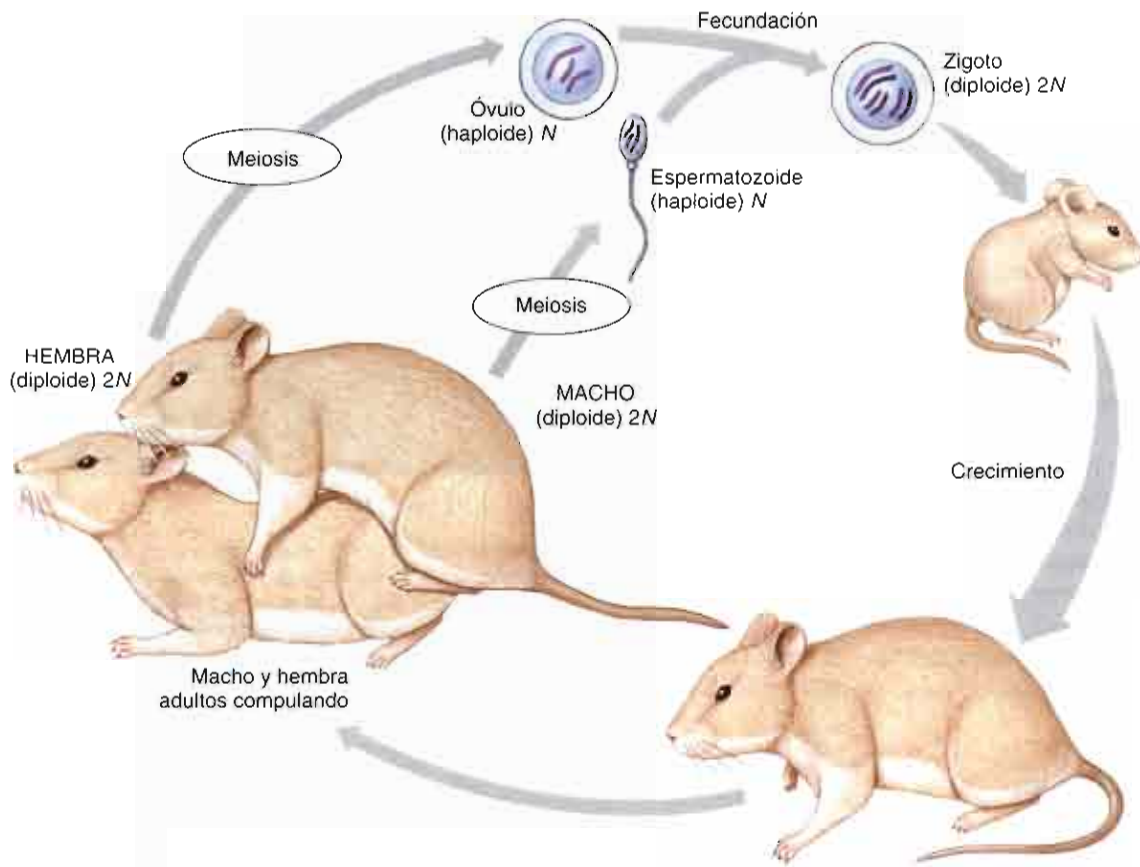


Figura 7-2

Un ciclo vital sexual. El ciclo se inicia con los gametos haploides, formados por meiosis, que se unen para formar un cigoto diploide, que se dividirá y crecerá por mitosis, hasta alcanzar el estado adulto. La mayor parte del ciclo está representada por un organismo diploide.

diferente **sexo**, macho y hembra (hay algunas excepciones en la reproducción sexual de bacterias y algunos protozoos, en los que no existen sexos). Cada uno tiene su propio sistema reproductor y forma solamente un tipo de células sexuales, espermatozoides u óvulos, pero nunca ambos. Casi todos los vertebrados y la mayoría de los invertebrados tienen sexos separados, por lo que se denominan **dioicos** (Gr. *di-*, dos, + *oikos*, casa). Una excepción a esto la constituyen los individuos con órganos reproductores tanto masculinos como femeninos, es decir, **monoicos** (Gr. *monos*, uno, + *oikos*, casa). Tales animales son **hermafroditas** (combinación de los nombres de los dioses griegos Hermes y Afrodita) y la forma en que se reproducen se describe en la página 154.

Las distinciones entre machos y hembras se basan no en diferencias de tamaño o apariencia de los progenitores, sino en el tamaño y movilidad de los gametos (células sexuales) que producen. Los **óvulos** (huevos), producidos por la hembra, son grandes (ya que almacenan sustancias alimenticias para aportarlas al principio del desarrollo), inmóviles y se producen en un número relativamente escaso. Los **espermatozoides**, producidos por el macho, son pequeños, móviles y se forman en cantidades enormes (esperma). Cada espermatozoide es un

apretado paquete de material genético muy condensado, diseñado para la única misión de encontrar y fecundar a un óvulo.

Hay un acontecimiento fundamental que distingue la reproducción sexual de la asexual: la **meiosis**, una forma especial de división nuclear para formar los gametos (se describe detalladamente en la p. 87). La meiosis se diferencia de la división normal de las células (mitosis), en que es una división doble. Los cromosomas se dividen una sola vez, mientras que la célula se divide *dos veces*, produciendo cuatro células, cada una de las cuales lleva la mitad (el número **haploide**) de los cromosomas originales. La meiosis es seguida de la **fecundación**, en la cual los dos gametos haploides se unen para restaurar la cantidad normal de cromosomas (número **diploide**) propia de la especie.

La nueva célula (zigoto) empieza ahora a dividirse por mitosis (p. 58) y tiene el mismo número de cromosomas que cada progenitor y es un ser único portador de una recombinación de las características de los parentales. La recombinación genética es la característica más importante de la reproducción sexual; a partir de ella se pueden obtener nuevas combinaciones genéticas en la población.

Muchos organismos unicelulares se reproducen tanto asexual como sexualmente. Cuando existe reproducción sexual, puede o no haber formación de gametos masculinos y femeninos. En algunos casos, dos individuos sexualmente maduros pueden unirse para intercambiar material nuclear o mezclar sus citoplasmas (**conjugación**, p. 221, Capítulo 11). En estos casos no se pueden diferenciar ambos sexos.

La distinción macho-hembra es mucho más clara en la mayoría de los animales. En ellos los órganos que producen células germinales se conocen con el nombre de **gónadas**. La gónada que produce espermatozoides se llama **testículo** (Figura 7-12), y la que forma óvulos, **ovario** (Figura 7-13). Las gónadas representan los **órganos sexuales primarios**; los únicos órganos sexuales que hay en ciertos grupos de animales. Sin embargo, la mayor parte de los metazoos también poseen **órganos sexuales accesorios** (como pene, vagina, oviductos y útero) que transfieren o reciben las células sexuales. En los órganos sexuales primarios las células sexuales sufren muchos y complicados cambios durante su maduración; los detalles de todo esto se describirán en las páginas 158-159.

Hermafroditismo

Los animales que tienen órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo se dice que son **hermafroditas**, y su condición se denomina **hermafroditismo**. A diferencia del estado dioico o de sexos separados, los hermafroditas son **monoicos**, lo que significa que un mismo individuo posee órganos masculinos y femeninos. Muchos invertebrados sésiles, excavadores o endoparásitos (por ejemplo, la mayoría de los platelmintos, algunos hidroides y anélidos, y todos los cirrípedos y gasterópodos pulmonados) así como unos pocos vertebrados (algunos peces) son hermafroditas. Algunos hermafroditas se autofecundan, pero la mayoría evitan la autofecundación intercambiando sus gametos con otro individuo de la misma especie (Figuras 7-1C y 7-3). Una ventaja de esta condición es que todos los individuos producen huevos; teóricamente, una especie hermafrodita produce el doble de descendientes que una especie dioica, en la que la mitad de los individuos son machos improductivos. En algunos peces, conocidos como **hermafroditas secuenciales**, el animal sufre durante su vida un cambio de sexo programado genéticamente. En muchas especies de peces de los arrecifes, por ejemplo los lábridos, los individuos empiezan su vida siendo bien machos o bien hembras (depende de la especie), pero más tarde cambian al sexo contrario.

Partenogénesis

La partenogénesis («origen virgen») es el desarrollo de un embrión a partir de un óvulo sin fecundar o sin que haya unión de los pronúcleos masculino y femenino. Hay muchos tipos de partenogénesis. En uno de ellos, denomi-



Figura 7-3

Dos lombrices de tierra hermafroditas en el momento del apareamiento. Las lombrices de tierra son hermafroditas «simultáneos»; durante el apareamiento, cada individuo transfiere su espermatozoides, desde sus poros masculinos y a lo largo de unos surcos seminales, hasta los receptáculos seminales (espermatecas) de la otra. Los dos individuos se mantienen «pegados» gracias a una secreción mucosa que producen durante el apareamiento.

nado **partenogénesis ameiótica**, no hay meiosis, y el óvulo se forma por mitosis. Esta forma «asexual» de partenogénesis se da en algunas especies de platelmintos, rotíferos, crustáceos, insectos y, probablemente, en otros grupos. En estos casos, los descendientes son clones del progenitor ya que, al no haber meiosis, los cromosomas complementarios de los progenitores pasan intactos a la descendencia.

En la **partenogénesis meiótica** se forman, por meiosis, óvulos haploides que pueden, o no, ser activados por influencia masculina. Por ejemplo, en algunas especies de peces la hembra puede ser inseminada por un macho de la misma especie, o de otra muy próxima, pero el espermatozoides sólo sirve para activar los óvulos y el material genético masculino es rechazado antes de haber logrado entrar en el óvulo. En varias especies de platelmintos, rotíferos, anélidos, ácaros e insectos, los óvulos haploides empiezan su desarrollo espontáneamente, sin que sea necesaria la intervención de los machos para activar los óvulos. La condición diploide se puede restablecer por duplicación de los cromosomas o por autogamia (unión de núcleos haploides). Una variante de este tipo de partenogénesis se da en muchas abejas, avispas y hormigas. En las abejas, por ejemplo, la reina produce unos óvulos que necesitan ser fecundados y otros que no. Los huevos fecundados darán lugar a hembras diploides (reinas u obreras) y los no fecundados se desarrollarán partenogénicamente dando machos haploides (zánganos); este tipo de determinación del sexo se denomina **haplodiploidía**. En algunos animales la meiosis está tan modificada que los descendientes son clones de la madre.

Esto sucede en ciertas poblaciones de lagartos con cola de látigo del sudoeste americano, cuyos clones son todos hembras (Cole, 1984).

La partenogénesis está asombrosamente extendida entre los animales. No es más que un atajo que reduce los pasos necesarios en la reproducción biparental. Podría haber evolucionado para solucionar el problema —que puede ser muy grande en algunos animales— del encuentro entre machos y hembras, en el momento adecuado para que la fecundación se produzca con éxito. La desventaja de la partenogénesis es que si el ambiente cambia bruscamente, como ocurre en ocasiones, las especies partenogenéticas tienen una capacidad limitada de recombinación genética, para adaptarse a cualquier condición nueva. Las especies biparentales, por recombinación de las características de los progenitores, tienen más posibilidades de tener descendientes que puedan adaptarse a las nuevas condiciones ambientales.

De vez en cuando se afirma que, en la especie humana, se produce algún caso de partenogénesis espontánea a término. En una investigación realizada en el Reino Unido, sobre 100 casos en los que las madres negaban haber mantenido relaciones sexuales, en casi todos, los niños presentaban algunas características que no tenían sus madres y, en consecuencia, tenían que tener un padre. No obstante, en algunos casos muy raros, los óvulos de los mamíferos pueden empezar a desarrollar un embrión sin que se haya producido la fecundación. En algunas razas de ratones, estos embriones pueden desarrollarse hasta producir fetos, que finalmente acaban muriendo. El caso más destacable de desarrollo partenogenético entre los vertebrados superiores es el de algunos pavos, que han sido seleccionados por su capacidad para desarrollarse sin fecundación y crecer hasta llegar a ser adultos reproductores.

¿Por qué los animales que se reproducen sexualmente son más que los que lo hacen asexualmente?

Dado que la reproducción sexual es casi universal entre los animales, debemos deducir de ello que debe ser muy ventajosa. Pero es más fácil enumerar las desventajas que las ventajas del sexo. La reproducción sexual es complicada, requiere más tiempo y gasta mucha más energía que la reproducción asexual. La pareja reproductora tiene que reunirse y coordinar sus actividades para tener descendencia. Muchos biólogos creen que un problema aún más importante es el «coste de la meiosis». Una hembra que se reproduzca asexualmente transmite la totalidad de sus genes a sus descendientes, pero si se reproduce sexualmente, su genoma tiene que dividirse durante la meiosis y sólo pasará a la siguiente generación la mitad de sus genes. Otro coste es el despilfarro en la produc-

ción de machos, muchos de los cuales no llegan a reproducirse y entonces consumen unos recursos que podrían utilizar las hembras. Los lagartos de cola de látigo del sudoeste americano son un fantástico ejemplo de la ventaja potencial que representa la partenogénesis. Cuando especies unisexuales y bisexuales de un mismo género se someten a unas condiciones similares en el laboratorio, la población unisexual crece más rápidamente, ya que todos los lagartos unisexuales (todas hembras) ponen huevos, mientras que solamente el 50% de los lagartos bisexuales lo hacen (Figura 7-4).

Claramente, el coste de la reproducción sexual es importante. ¿Por qué este despilfarro? Los biólogos han debatido esta pregunta durante años, sin encontrar una respuesta que satisfaga a todos. Muchos están de acuerdo en que una de las ventajas de la reproducción sexual es que la separación y recombinación del material genético asegura la producción de genotipos nuevos que, en *tiempos de cambio de las condiciones ambientales*, pueden sobrevivir y reproducirse mientras que otros perecen. La variabilidad, argumentada por los que defienden este punto de vista, es la «carta en la manga» de la reproducción sexual.

¿Merece la variabilidad el coste biológico de la reproducción sexual? El problema subyacente se mantiene, pues los seres asexuales, debido a que pueden tener más descendencia en un tiempo dado, parecen ser los más aptos en términos darwinianos. Y sin embargo, la sexualidad se mantiene decididamente entre los metazoos. Hay numerosas pruebas de que la reproducción sexual es más eficaz en la colonización de nuevos ambientes.

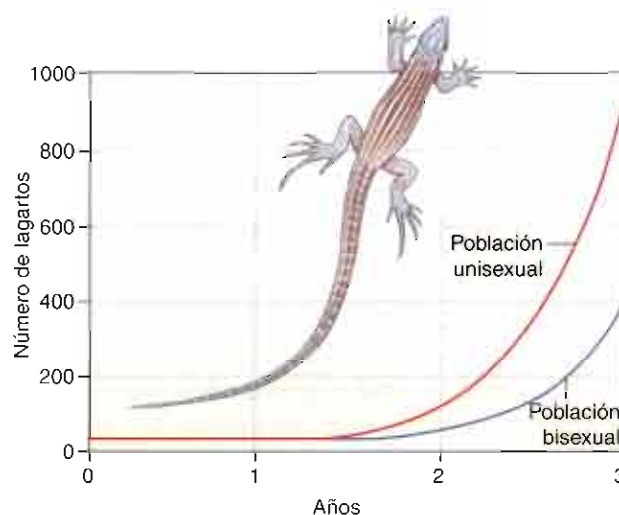


Figura 7-4

Comparación del crecimiento de una población unisexual y otra bisexual de lagartos de cola de látigo. Ya que todos los individuos de la población unisexual son hembras, todas producen huevos, mientras que sólo la mitad de los individuos de la población bisexual son hembras productoras de huevos. Al cabo de tres años, la población de lagartos unisexuales es superior al doble de la población bisexual.

Cuando los hábitat están vacíos, lo más importante es la reproducción rápida; la variabilidad importa poco. Pero cuando se van saturando, aumenta la competencia entre las especies por los recursos. La selección se va intensificando y, como en la reproducción sexual se producen nuevos genotipos por recombinación, la variabilidad genética proporciona la diversidad que permite que la población pueda sobrevivir. Por consiguiente, a una escala geológica del tiempo, las estirpes asexuales, debido a que carecen de flexibilidad genética, son más propensas a la extinción que las estirpes sexuales. La reproducción sexual está, por lo tanto, favorecida por la selección de las especies (la selección de las especies se describe en la p. 144). Hay muchos invertebrados que se reproducen tanto sexual como asexualmente, por lo que aprovechan las ventajas de ambas estrategias.

La variabilidad puede hacer de la reproducción sexual una estrategia ventajosa en ambientes inestables, pero algunos biólogos opinan que, en muchos vertebrados, la reproducción sexual no es necesaria e incluso es inadecuada. En los animales en los que la mayor parte de los jóvenes sobreviven hasta alcanzar la edad reproductora (por ejemplo, el hombre), no son necesarias nuevas recombinaciones para resguardarse de los posibles cambios ambientales. Cada generación es tan afortunada en su ambiente como la siguiente. Resulta bastante llamativo que la partenogénesis se haya desarrollado en varias especies de peces y en unos pocos anfibios y reptiles. Tales especies son exclusivamente partenogénicas, lo que sugiere que allí donde ha sido posible sobreponerse a las restricciones para hacer este cambio, se ha perdido la reproducción biparental.

ORIGEN Y MADURACIÓN DE LAS CÉLULAS GERMINALES

La mayoría de los organismos que se reproducen sexualmente están formados por **células somáticas**, que están diferenciadas para realizar funciones concretas y mueren con el individuo, y **células germinales**, que constituyen los gametos: óvulos y espermatozoides. Las células germinales son las responsables de la continuidad de la vida, de generación en generación, y a ellas se debe la supervivencia de las especies. Las células germinales, o sus precursoras, las **células germinales primarias** se originan al comienzo del desarrollo embrionario, generalmente en el endodermo y luego emigran a las gónadas. Aquí, sólo se pueden desarrollar como óvulos o como espermatozoides. La continuidad de las células germinales, desde una generación a la siguiente, se conoce como **línea germinal**. Las otras células de las gónadas son célu-

las somáticas. No pueden formar ni óvulos ni espermatozoides, pero son necesarias ya que proporcionan soporte, protección y nutrición a las células germinales durante su desarrollo (**gametogénesis**).

Una línea germinal como la que se puede seguir en los vertebrados, también puede verse en algunos invertebrados, como los nematodos o los artrópodos. No obstante, en muchos invertebrados, las células germinales se desarrollan directamente a partir de células somáticas en un período concreto de la vida de los individuos.

Migración de las células germinales

En los vertebrados, el verdadero tejido a partir del cual se forman las gónadas aparece tempranamente en el desarrollo como un par de **crestas genitales**, que crecen hacia la cavidad celomática a partir de la porción dorsal del revestimiento celomático, a cada lado del intestino y cerca del extremo anterior del riñón (mesonefros).

Quizá resulta algo sorprendente que las células germinales primarias no se originen en las gónadas sino a partir del endodermo del saco vitelino (p. 193). A partir de estudios con ranas y renacuajos, ha sido posible seguir la línea germinal a partir del huevo fecundado, en el que hay un área concreta de citoplasma germinal (denominada **plasma germinal**) que puede reconocerse en el polo vegetativo de la masa del huevo aún no segmentado. Este material puede seguirse a través de las sucesivas divisiones celulares del embrión, hasta que se sitúa, como células sexuales primordiales, junto al endodermo digestivo. A partir de ahí emigran, gracias a movimientos ameboides, hacia las crestas genitales, situadas a ambos lados del tubo digestivo. En los mamíferos hay una migración similar de las células germinales primordiales (Figura 7-5). Las células germinales primordiales son la futura reserva de gametos del animal. Una vez que han alcanzado las crestas genitales y durante su posterior desarrollo en la gónada, comienzan a dividirse por mitosis, aumentando su número desde unas pocas docenas a varios miles.

Determinación del sexo

Al principio, las gónadas no están sexualmente diferenciadas. En los varones normales, hay un «gen determinante de la masculinidad» situado en el cromosoma Y, al que se conoce como **SRY (región Y determinante del sexo)**, que controla el desarrollo de las gónadas como testículos y no como ovarios. Una vez formado, el testículo produce el esteroide **testosterona**. Esta hormona y su metabolito, la **dihidrotestoterona (DHT)**, masculinizan el feto, provocando la formación del pene, el escroto, los espermiductos y las glándulas masculinas. Además, destruye el esbozo mamario, quedando los pezones como recuerdo de la organización primitiva indiferenciada a partir de la cual se desarrollan ambos sexos. La testosterona también es la responsable de la masculinización del cerebro, si bien de forma indirecta. Sorpren-

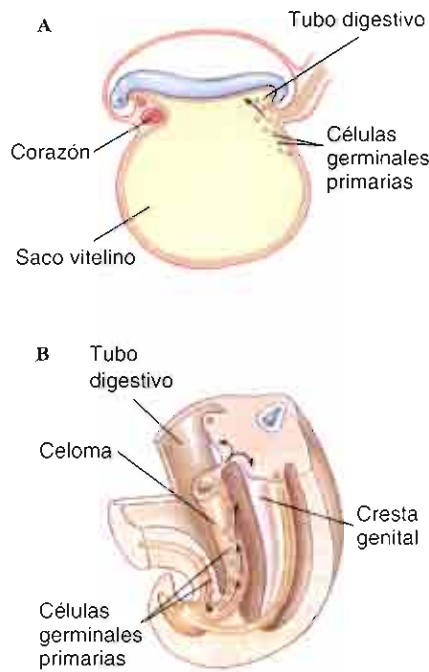


Figura 7-5

Migración de las células germinales primarias en los mamíferos. **A**, Estas células emigran desde el saco vitelino hasta las crestas genitales a través de la zona del tubo digestivo (**B**). En el embrión humano, la migración se completa hacia el final de la quinta semana de gestación.

dentemente, en el cerebro la testosterona se convierte enzimáticamente en **estrógenos**, y son éstos los que determinan que el encéfalo se «organice» para poder dar un comportamiento típicamente masculino.

Los biólogos sostenían que en los mamíferos, la gónada indiferenciada tiene una tendencia inherente a convertirse en ovario. Los experimentos clásicos realizados en conejos proporcionan la ayuda para mantener la idea de que el femenino es el sexo «por defecto» durante el desarrollo. La extirpación de las gónadas fetales antes de producirse la diferenciación invariablemente producirá una hembra, con oviductos, útero y vagina, aun cuando ese conejo fuese genéticamente un macho. En 1994 se descubrió una porción del cromosoma X denominada **región DDS (dosificadora de la inversión sexual)** o **región RSVX (zona de inversión sexual del cromosoma X)**, que favorece la formación de los ovarios, lo que ha cambiado esta forma de pensar. Además, la existencia de esta región puede ayudar a explicar la feminización de algunos machos XY. No obstante, también está claro que la ausencia de testosterona en un embrión genéticamente femenino, induce el desarrollo de órganos sexuales femeninos: vagina, clitoris y útero. El desarrollo de un «encéfalo femenino» necesita de la existencia de algún tipo de protección especial frente a los efectos de los estrógenos, ya que, como se ha indicado antes, los estrógenos producen la «masculinización del encéfalo». En las ratas, una proteína sanguínea (fetoproteína alfa) se une a

los estrógenos impidiendo que alcancen el encéfalo de las hembras en desarrollo. Pero estas proteínas no aparecen en la especie humana, y aunque el nivel de estrógenos fetales en la circulación es bastante elevado, las mujeres desarrollan encéfalos no masculinizados. Una posible explicación para que no se produzca la masculinización del encéfalo de una niña en desarrollo es que tengan pocos receptores de estrógenos en el cerebro y, por lo tanto, aunque el nivel de éstos en la circulación sea alto, no producen ningún efecto.

La determinación genética del sexo se ha tratado en el Capítulo 5 (p. 90). En los mamíferos, las aves, los anfibios, en la mayoría de los reptiles y probablemente en algunos peces, la determinación del sexo es estrictamente cromosómica. A pesar de ello, muchos peces y reptiles carecen de cromosomas sexuales; en estos casos, los géneros no vienen determinados por factores genéticos, sino por otros como la temperatura o el comportamiento. En los cocodrilos, en muchas tortugas y en algunos lagartos, la temperatura de incubación en el nido es la que establece los porcentajes de los sexos, aunque aún se desconoce cuál es el mecanismo concreto de determinación del sexo. Por ejemplo, cuando los huevos de caimán se incuban a temperaturas relativamente bajas producen hembras, mientras que si lo hacen a temperaturas relativamente más elevadas, dan lugar a machos (Figura 7-6). En muchos peces, la determinación del sexo depende del comportamiento. Muchas de estas especies son hermafroditas, por lo que poseen gónadas tanto masculinas como femeninas. Son determinados estímulos del «ambiente social» de estos peces los responsables de que los diferentes individuos actúen como machos o como hembras.

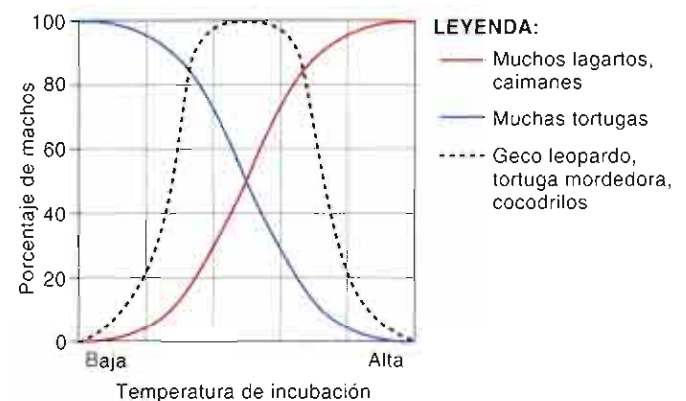


Figura 7-6

Determinación del sexo en función de la temperatura. En muchos reptiles que carecen de cromosomas sexuales, la temperatura de incubación en el nido es la que determina el sexo. El gráfico muestra que los embriones de muchas tortugas a temperaturas bajas dan lugar a machos, mientras que en muchos lagartos y en los caimanes, los machos se originan a temperaturas altas. Los embriones de los cocodrilos originan machos a temperaturas intermedias y hembras a temperaturas bajas y altas.

Fuente: Datos tomados de David Crews, «Animal Sexuality», Scientific American 270(1):108-114, January 1994.

Gametogénesis

Los gametos maduros se producen gracias a un proceso llamado gametogénesis. Aunque el proceso es esencialmente el mismo en la maduración de los espermatozoides y los óvulos de los vertebrados, hay algunas diferencias importantes. La gametogénesis en los testículos se llama **espermatogénesis** y en el ovario, **ovogénesis**.

Cada estructura del aparato reproductor de los machos o de las hembras tiene su homóloga en el otro sexo. Esto es así porque durante las primeras etapas del desarrollo, las características masculinas y femeninas empiezan a desarrollarse a partir de la cresta genital embrionaria, y los dos sistemas de conductos que, al principio, son idénticos en ambos sexos. Bajo la influencia de las hormonas sexuales, la cresta genital se transforma, en los machos, en los testículos y, en las hembras, en los ovarios. Un grupo de conductos (los mesonéfricos o de Wolff), en los machos da origen a los espermiductos y en las hembras degeneran. El otro grupo de conductos (los paramesonéfricos o de Müller), en las hembras, da lugar a los oviductos, el útero y la vagina, mientras que, en los machos degeneran. De forma similar, el clítoris y los labios de la vulva de las hembras, son homólogos al pene y el escroto de los machos, ya que se desarrollan a partir de las mismas estructuras embrionarias.

Espermatogénesis

Las paredes de los túbulos seminíferos contienen las células sexuales en diferenciación, dispuestas en un epitelio grueso y estratificado, en el que hay de cinco a ocho capas de células superpuestas (Figura 7-7). Las células germinales se desarrollan con la colaboración de unas grandes **células de Sertoli** (de soporte), que se extienden desde la periferia del túbulo seminífero hacia la luz de éste y nutren a las células germinales que se están desarrollando y diferenciando (Figura 7-8). En la capa más externa se encuentran las **espermatogonias**, unas células diploides cuyo número ha aumentado por mitosis normal. Cada espermatoгония aumenta de tamaño y se convierte en un **espermatocono primario**. Cada espermatocono primario sufre entonces la primera división meiótica, tal y como se ha descrito en el Capítulo 5 (p. 90), y se convierte en dos **espermatoconos secundarios**.

Cada espermatocono secundario entra entonces en la segunda división meiótica sin que haya un período de interfase. Mediante estas dos divisiones, cada espermatocono da origen a cuatro **espermátidas**, cada una de ellas con el número haploide de cromosomas (23 en el hombre). Una espermátida normalmente contiene una combinación de los cromosomas de sus progenitores, pero puede contener únicamente cromosomas que el macho ha heredado de su madre o los que ha heredado de su padre. Sin que se produzcan más divisiones, las espermá-

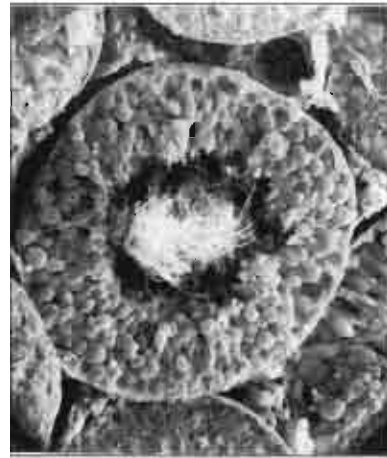


Figura 7-7

Sección de un túbulo seminífero con espermatozoides. En cada testículo humano hay más de 200 túbulos seminíferos, largos y enrollados unos en otros. En esta micrografía electrónica de barrido se puede apreciar, en la zona central de la luz del túbulo, una gran cantidad de colas de espermatozoides maduros, que se han formado a partir de las células germinales de las paredes del túbulo ($\times 525$).

De R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.

tidas se transforman en **espermatozoides** maduros (Figura 7-8). Las modificaciones que sufren son: la pérdida de una gran parte del citoplasma, la condensación del núcleo en una cabeza, la formación de una porción intermedia en la que se sitúan las mitocondrias y el desarrollo de una cola flagelar en forma de látigo para la locomoción (Figuras 7-8 y 7-9). La cabeza está formada por el núcleo, que contiene los cromosomas para la herencia, y un **acrosoma**, una estructura que está presente en los espermatozoides de casi todos los metazoos (algunas excepciones son los peces teleosteos y ciertos invertebrados). En muchas especies, tanto de invertebrados como de vertebrados, el acrosoma contiene lisina para atacar la membrana de los óvulos, lo que facilita la creación de un punto de entrada a través de las membranas que forman la barrera de protección alrededor de cada óvulo. Al menos en los mamíferos, una de las lisinas es en realidad la enzima hialuronidasa, la cual permite al espermatozoide atravesar la capa de células foliculares que rodean al óvulo. Una estructura notable de los espermatozoides de muchos invertebrados es el filamento acrosómico, de longitud variable en las diferentes especies, que se dispara bruscamente desde la cabeza del espermatozoide cuando ésta entra en contacto con la superficie de un óvulo. La fusión de las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide es el primer paso de la fecundación (véase contacto y reconocimiento entre el óvulo y el espermatozoide, p. 176).

La longitud total de los espermatozoides humanos oscila entre 50 y 70 μm . Algunos sapos poseen espermatozoides de más de 2 mm (2000 μm) de longitud (Figu-

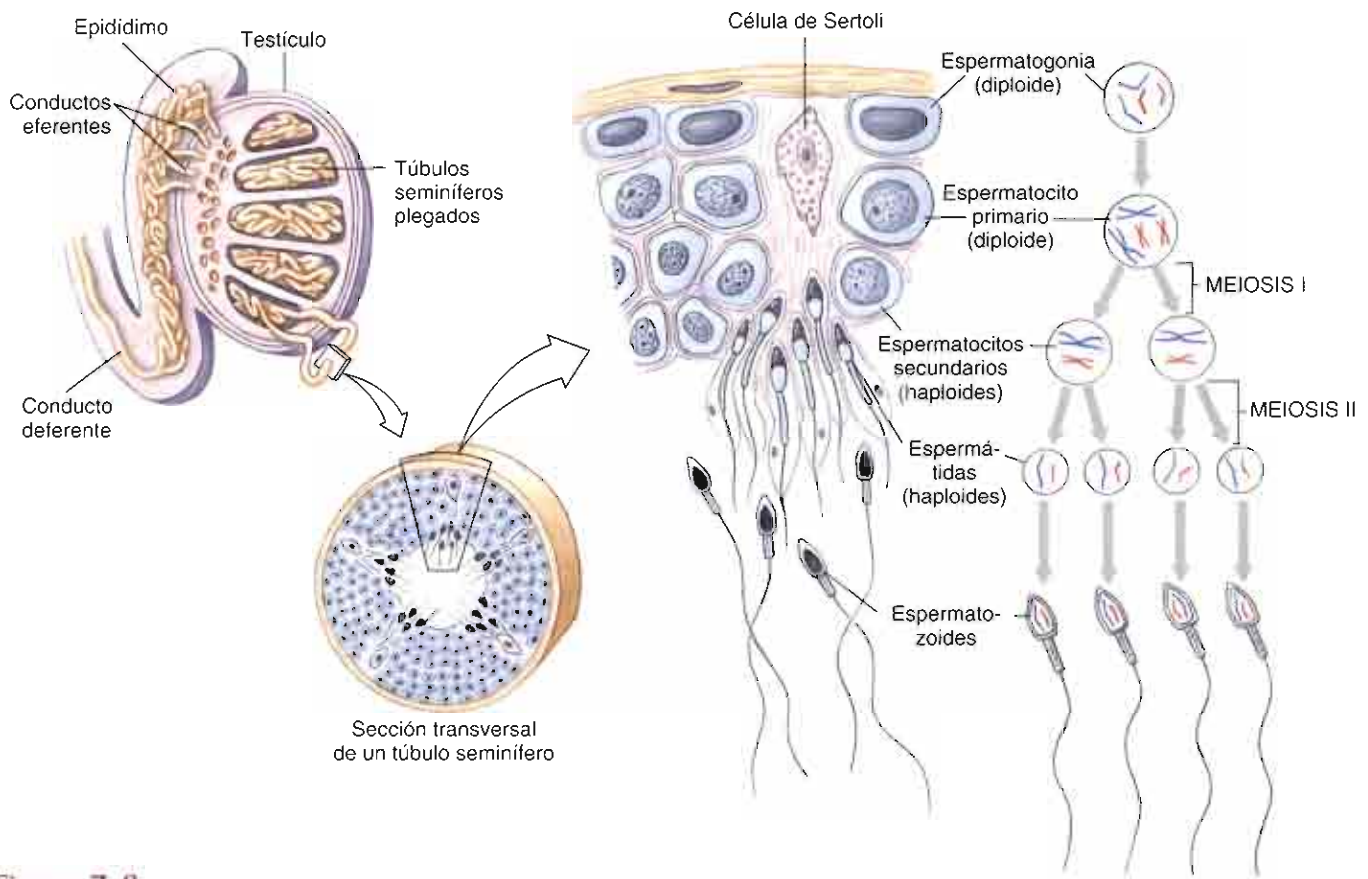


Figura 7-8

Espermatogénesis. Sección de un túbulo seminífero que muestra la espermatogénesis. Las células germinales se desarrollan con la colaboración de unas grandes células de Sertoli (o de soporte), que se extienden desde la periferia del túbulo seminífero hacia la luz de éste y nutren a las células germinales. Las células germinales a partir de las cuales se forman los espermatozoides son las espermatogonias, unas células diploides que se encuentran en la periferia del túbulo. Estas células se dividen por mitosis para producir nuevas espermatogonias, o bien espermatocitos primarios. La meiosis comienza cuando los espermatocitos primarios se dividen para producir espermatocitos secundarios haploides, dotados de cromosomas con dos cromátidas. Tras la segunda división meiótica se forman cuatro espermatidas haploides con cromosomas con una sola cromátida. A partir de aquí, cada espermatozoide se va desarrollando gradualmente, mientras va desprendiéndose hacia la luz del túbulo seminífero.

ra 7-9) y pueden verse a simple vista. No obstante, la mayoría de los espermatozoides son microscópicos (véase en la p. 175 los dibujos, de principios del siglo XIX, de los espermatozoides de varios vertebrados, que fueron interpretados por los biólogos de entonces como «gusanos parásitos del semen»). En todos los animales que se reproducen sexualmente el número de espermatozoides producidos por los machos es muchísimo mayor que el de óvulos producidos por las hembras. El número de huevos está correlacionado con las oportunidades del joven para nacer y alcanzar la madurez.

Ovogénesis

Las células germinales primarias del ovario, **ovogonias**, también aumentan su número por mitosis. Cada ovogonia contiene el número diploide de cromosomas. Después de que las ovogonias dejan de multiplicarse, crecen en tamaño y se convierten en **ovocitos primarios** (Figura 7-10). Antes de la primera división meiótica, los cromosomas en

cada ovocito primario se reúnen por parejas de cromosomas homólogos, uno materno y otro paterno, igual que ocurre en la espermatogénesis. Cuando se produce la primera división de maduración (reducción), el citoplasma se divide desigualmente. Una de las dos células hijas, el **ovocito secundario**, es grande y recibe la mayor parte del citoplasma; la otra es muy pequeña y se denomina **primer cuerpo polar** (Figura 7-10). Sin embargo, cada una de estas células hijas ha recibido la mitad de los cromosomas.

En la segunda división meiótica, el ovocito secundario se divide en una gran **ovótida** y un pequeño cuerpo polar. Si el primer cuerpo polar también se divide en esta división, lo que en ocasiones sucede, ahora habrá tres cuerpos polares y una ovótida (Figura 7-10). La ovótida crece y se desarrolla hasta convertirse en un **óvulo** maduro. Los cuerpos polares no son funcionales y se desintegran. La formación de estos cuerpos polares no funcionales es necesaria para descargar al óvulo del exceso de cromosomas, y la división citoplasmática desigual hace

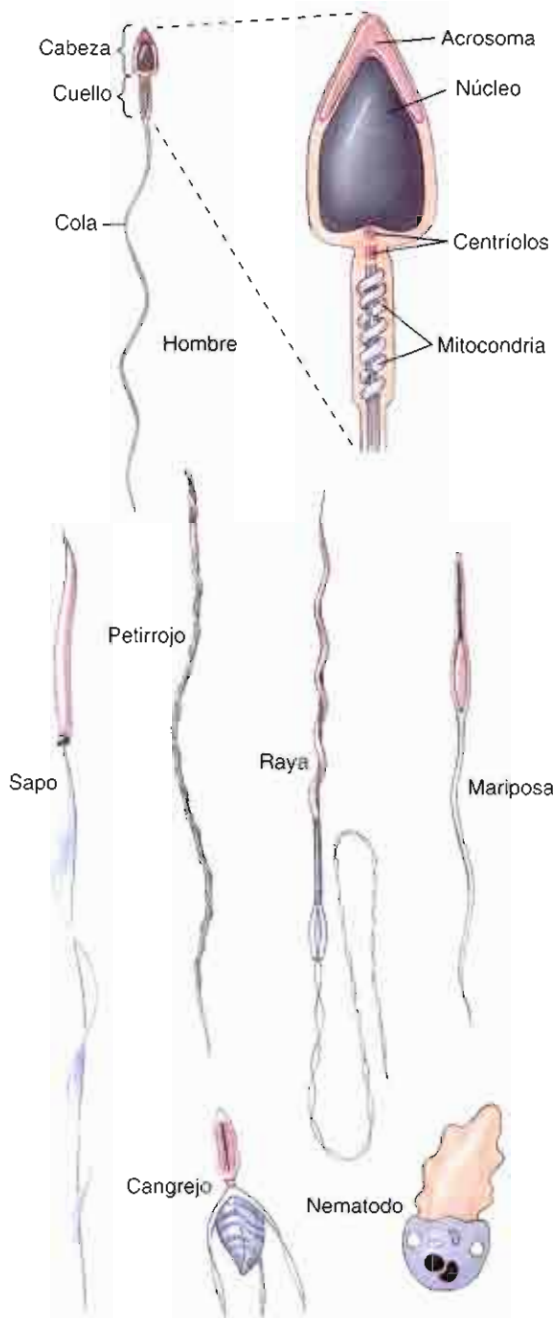


Figura 7-9

Espermatozoides de algunos vertebrados e invertebrados.

que se produzca una célula grande, con suficientes reservas para el desarrollo de un nuevo individuo. Así pues, el óvulo maduro tiene el número n (haploide) de cromosomas, lo mismo que el espermatozoide. Sin embargo, cada ovocito primario da lugar sólo a *un* gameto funcional y no a *cuatro* como ocurre en la espermatogénesis.

En la mayoría de los vertebrados, y también en muchos invertebrados, el óvulo no completa la división meiótica antes de que se produzca la fecundación. Lo normal es que el huevo se mantenga en el estado de profase I de la primera división meiótica (en la fase de ovo-

cito primario). La meiosis se completa, bien en el momento de la ovulación (como sucede en las aves y en la mayoría de los mamíferos), o bien un poco antes de la fecundación (como ocurre en muchos invertebrados, los peces teleósteos, los anfibios y los reptiles). En la especie humana, los ovocitos empiezan a sufrir la primera división meiótica alrededor de la decimotercera semana del desarrollo fetal. A partir de aquí se mantienen en estado de profase I, como ovocitos primarios, hasta la pubertad, momento a partir del cual cada mes se desarrolla uno de estos ovocitos primarios para dar lugar a un ovocito secundario. Por tanto, en los humanos, la segunda división meiótica (meiosis II) tiene lugar cuando el espermatozoide ya ha entrado en el ovocito secundario.

El hecho más llamativo de la maduración del óvulo es la acumulación de vitelo en él. El vitelo generalmente se almacena como gránulos, más o menos organizados en forma de plaquitas; no se trata de una sustancia química concreta, sino que puede estar constituido por lípidos, proteínas o por ambos tipos de sustancias. En los insectos y los vertebrados, los óvulos tienen una cantidad variable de vitelo, que puede originarse directamente en el interior del óvulo, a partir de sustancias aportadas por las células foliculares que lo rodean, o puede ser un vitelo lipídico o proteínico, ya formado, que se transfiere por pinocitosis desde las células foliculares al ovocito.

La enorme acumulación de gránulos de vitelo y otras sustancias nutritivas (glucógeno y gotas de grasa) hace que un óvulo crezca tanto que sobrepasa el límite normal que generalmente obliga a las células normales (somáticas) a dividirse. Por ejemplo, un ovocito temprano de rana mide aproximadamente 50 μm de diámetro, crece hasta alcanzar 1500 μm de diámetro cuando madura, después de tres años de crecimiento en el ovario, y su volumen aumenta unas 27 000 veces. Los óvulos de las aves alcanzan un tamaño aún mayor: un huevo de gallina puede aumentar su tamaño hasta 200 veces en solamente los últimos 6 a 14 días de rápido crecimiento que preceden a la ovulación.

Así pues, los óvulos son importantes excepciones a la regla, generalmente universal, de que los organismos están compuestos de unidades celulares relativamente pequeñas. El gran tamaño del óvulo crea un problema respecto a la relación superficie-volumen, ya que todo lo que entra o sale del óvulo (alimentos, gases respiratorios, desechos, etc.) debe pasar a través de la membrana celular. A medida que el óvulo se hace más grande, la superficie disponible por unidad de volumen de citoplasma (masa) disminuye. Como se puede suponer, el ritmo metabólico del óvulo se reduce gradualmente hasta que un ovocito secundario o un óvulo (según las especies) queda en una especie de vida latente esperando la fecundación.

MODELOS DE REPRODUCCIÓN

La mayor parte de los invertebrados, y también muchos vertebrados, depositan sus huevos en el medio en que

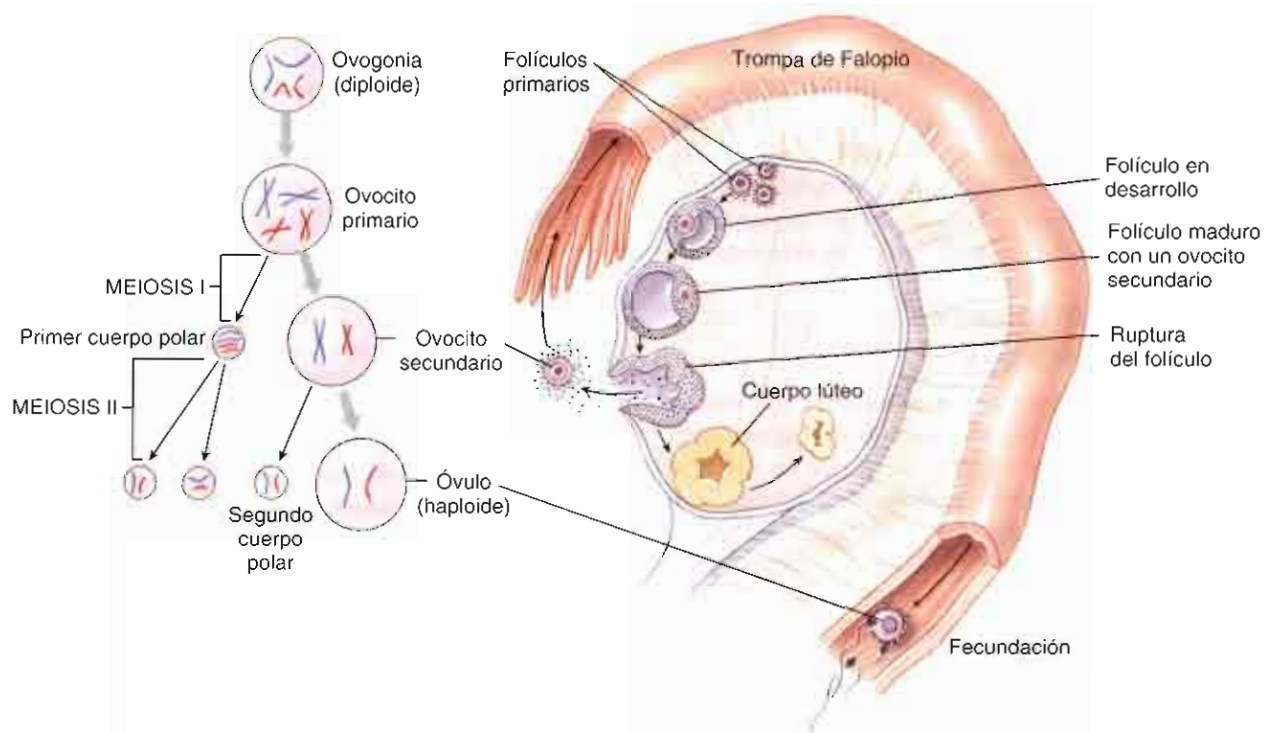


Figura 7-10

Ovogénesis humana. Las células germinales primarias (ovogonias) se multiplican por mitosis durante el desarrollo embrionario, dando lugar a ovocitos primarios diploides. Después de la pubertad, en cada ciclo menstrual, un ovocito primario diploide sufre la primera división meiótica, dando origen a un ovocito secundario haploide y a un cuerpo polar, también haploide. Si el ovocito secundario es fecundado, entonces sufre la segunda división meiótica. Los cromosomas separan sus cromátidas y se forma un gran óvulo y un pequeño segundo cuerpo polar. Tanto el óvulo como el segundo cuerpo polar contienen ahora una cantidad n de DNA. La unión del núcleo de este óvulo haploide con el núcleo del espermatozoide, también haploide, da origen a la formación de un cigoto diploide ($2n$).

viven para que se desarrollen. A estos animales se les da el nombre de **ovíparos** («nacidos de huevos»). La fecundación puede ser interna (los huevos se fecundan en el interior del cuerpo de la hembra antes de que ésta realice la puesta) o externa (los huevos son fecundados por el macho después de que la hembra los haya puesto). Mientras que muchos animales ovíparos simplemente abandonan sus huevos al azar, otros ponen un cuidado especial en encontrar lugares que puedan proporcionar fuentes de alimento inmediatas y abundantes para cuando nazcan sus hijos.

Algunos animales retienen sus huevos en el cuerpo (generalmente en el oviducto) mientras se desarrollan, y el embrión, durante su desarrollo, recibe todo el alimento a partir del vitelo almacenado en el interior del propio huevo. Estos animales son los llamados **ovovivíparos** («nacidos vivos de huevos»). El ovoviviparismo se presenta en varios grupos de invertebrados (por ejemplo, en varios anélidos, braquiópodos, insectos y moluscos gasterópodos) y es común entre ciertos peces y reptiles.

Hay una tercera modalidad, los **vivíparos** («nacidos vivos»), en los cuales el huevo se desarrolla en el oviducto o en el útero, y el embrión obtiene los alimentos directamente de la madre. Por lo general, se establece alguna forma de conexión anatómica entre el embrión en desarrollo y la madre. Tanto en el ovoviviparismo como

en el viviparismo, la fecundación tiene que ser interna (es decir, en el interior del cuerpo de la hembra) y la madre da lugar al nacimiento de jóvenes en un estado de desarrollo avanzado. El viviparismo es casi exclusivo de los mamíferos y de algunos elasmobranquios, aunque también se conocen algunos invertebrados vivíparos (por ejemplo los escorpiones), así como algunos anfibios y reptiles. El desarrollo de los embriones dentro del cuerpo de la madre, tanto en vivíparos como en ovovivíparos, evidentemente, proporciona más protección a los descendientes que la simple puesta de huevos.

ESTRUCTURA DE LOS ÓRGANOS REPRODUCTORES

La estructura básica de los órganos reproductores es semejante en todos los animales sexuales, aunque los diferentes hábitos de reproducción y métodos de fecundación, hacen que haya una enorme variabilidad. Los órganos reproductores de los animales que se reproducen sexualmente son de dos tipos: (1) **órganos primarios**, es decir, las gónadas que producen los óvulos y espermatozoides, así como las hormonas sexuales; y (2) **órganos accesorios**, que ayudan a las gónadas en los procesos de formación y liberación de los gametos, y

que en muchos casos también sirven para dar acogida y protección al embrión; pueden ser muy variables, y entre ellos se encuentran los gonoductos (espermiductos y oviductos), los órganos para la transferencia de espermatozoides a la hembra, los órganos para el almacenamiento de espermatozoides o de vitelo, los dedicados a formar cubiertas protectoras para los huevos, y los órganos nutritivos, como las glándulas vitelógenas y la placenta.

Órganos reproductores de los invertebrados

Los invertebrados que transfieren el espermatozoide del macho a la hembra para que se produzca una fecundación interna, necesitan tener órganos y conductos que faciliten este fin y que, en algunos casos, pueden ser tan complejos como los de los vertebrados. Por el contrario, los sistemas reproductores de los invertebrados que, simplemente, liberan sus gametos en el agua para que se produzca una fecundación externa, atendiendo a su complejidad, son poco más que simples centros para la gametogénesis. Los anélidos poliquetos, por ejemplo, no poseen órganos reproductores permanentes; los gametos se originan a partir de la proliferación de las células que tapizan la cavidad general del cuerpo. Cuando han madurado, los gametos se liberan a través de celomoductos o de los conductos excretores, e incluso, en algunas especies, salen al exterior a través de roturas en la pared del cuerpo.

Los insectos son de sexos separados (dioicos), y realizan la fecundación interna mediante cópula e inseminación, por lo que, en consecuencia, poseen unos sistemas reproductores complejos (Figura 7-11). El espermatozoide producido por los testículos pasa, a través de unos espermiductos, hasta unas vesículas seminales (donde se almacenan los espermatozoides) y desde éstas, a un único conducto eyaculador que conduce hasta un pene. El líquido seminal, que se forma en una o más glándulas accesorias, se añade al semen en el conducto eyaculador. Las hembras poseen un par de ovarios, formados a partir de una serie de túbulos ováricos (ovariolas). Los óvulos maduros pasan a través de unos oviductos hasta una cámara genital común y desde ésta a una pequeña bursa copuladora (vagina). En la mayoría de los insectos, el macho transfiere el espermatozoide insertando su pene directamente en el sistema reproductor de la hembra, y los espermatozoides quedan almacenados en el receptáculo seminal. Es frecuente que una única cópula proporcione suficiente espermatozoide para toda la vida reproductora de la hembra.

Sistemas reproductores de los vertebrados

Los aparatos reproductor y excretor de los vertebrados, debido a su estrecha conexión anatómica y especialmente en el macho, constituyen lo que se denomina **sistema**

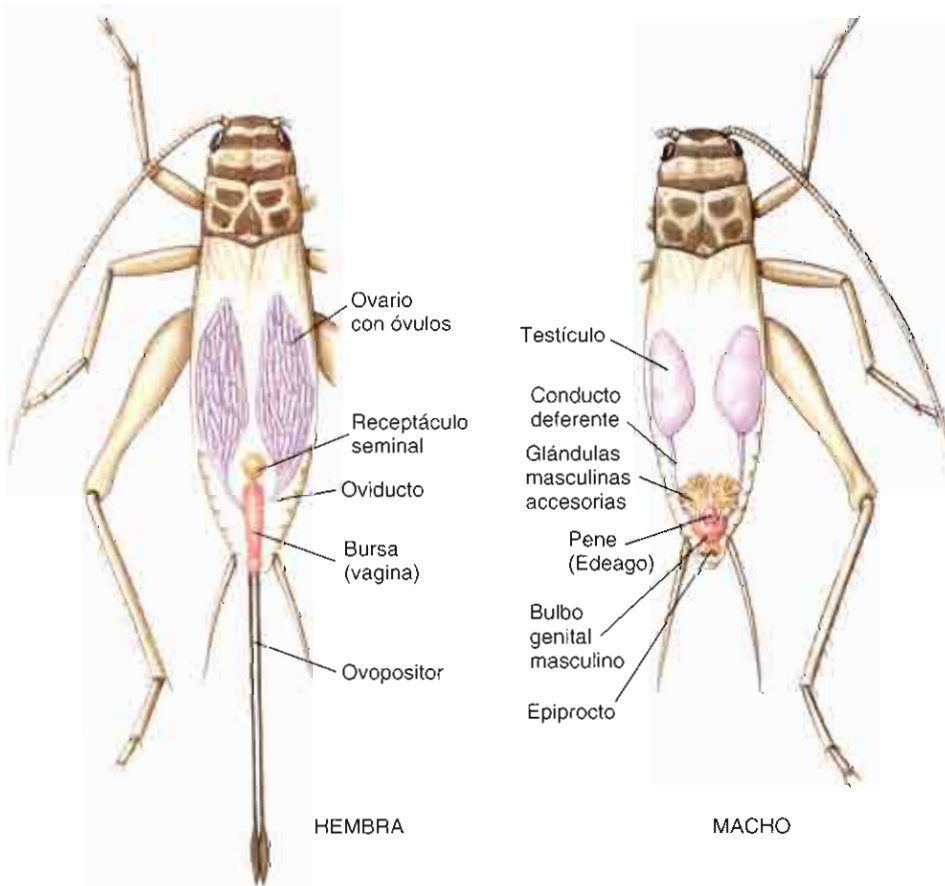


Figura 7-11

Aparato reproductor de los grillos. Los espermatozoides que produce el macho pasan desde la pareja de testículos, a través de los espermiductos (conductos deferentes), hasta el conducto eyaculador, que se encuentra en el interior del pene. En las hembras, los óvulos producidos en los ovarios pasan por los oviductos hasta la bursa genital. En la cópula, los espermatozoides encerrados en el interior de un saco membranoso (espermatóforo), formado gracias a las secreciones de una glándula accesorio, se depositan en la bursa genital de la hembra y entonces emigran hasta un receptáculo seminal, en el que quedan almacenados. La hembra controla la liberación de unos pocos espermatozoides, que fecundarán sus óvulos en el momento de la puesta y utiliza un largo ovopositor, en forma de aguja, para poner los huevos en el interior del suelo.

urogenital. Esta asociación es muy estrecha durante el desarrollo embrionario. En los machos de los peces y los anfibios, el conducto que vacía el riñón (**conducto mesonéfrico** o **de Wolff**) también sirve como espermiducto. En los machos de los reptiles, las aves y los mamíferos, en los que el riñón desarrolla su propio conducto independiente (**uréter**) para eliminar los desechos, el antiguo **conducto de Wolff** actúa exclusivamente como espermiducto o **conducto deferente**. En todos estos casos, con la excepción de la mayor parte de los mamíferos, estos conductos desembocan en una **cloaca** (derivado del latín, que significa «alcantarilla»), una cámara común en la que desembocan el intestino y los conductos genitales y excretores. Casi todos los mamíferos placentarios carecen de cloaca; en lugar de ello, el sistema urogenital tiene una abertura independiente del ano. Sin embargo, el **oviducto**, o **conducto uterino**, de la hembra es un conducto independiente que finaliza en la cloaca, en el caso de los animales en los que ésta existe.

Aparato reproductor masculino

El aparato reproductor masculino de los vertebrados, como el del hombre (Figura 7-12), está formado por los testículos, conductos eferentes y deferentes, una serie de glándulas, y (en algunas aves y reptiles y en todos los mamíferos) un pene.

Hay un par de **testículos** en los que se producen los espermatozoides. Cada testículo está formado por

numerosos **tubos seminíferos**, en los que se desarrollan los espermatozoides (Figura 7-8). Los espermatozoides en desarrollo están rodeados por unas **células de Sertoli** (o **células de soporte**) que se encargan de su nutrición. Entre los túbulos hay unas **células intersticiales** o **células de Leydig**, que producen la hormona sexual masculina (**testosterona**). En la mayoría de los mamíferos, los dos testículos están alojados, permanentemente, en el interior del saco escrotal que, o bien cuelga hacia el exterior de la cavidad abdominal, o bien los testículos descienden al interior del escroto durante la época de la reproducción. Esta disposición extraña y algo insegura, proporciona un «ambiente» con una temperatura ligeramente más baja que la del resto del cuerpo, ya que en algunos mamíferos (incluido el hombre) los espermatozoides, aparentemente, no se forman a la temperatura normal del interior del cuerpo. En los mamíferos marinos y en todos los demás vertebrados, los testículos se localizan permanentemente en el interior del abdomen.

Los espermatozoides pasan desde los tubos seminíferos a los **conductos eferentes**, unos pequeños tubos que conducen a un retorcido **epidídimo** (uno por cada testículo), donde termina la maduración de los espermatozoides, y desde aquí llegan a unos **conductos deferentes**, que terminan en el canal eyaculador (Figuras 7-8 y 7-12). En los mamíferos, los conductos deferentes se unen a la **uretra**, un conducto que transporta tanto el espermatozoides como los productos urinarios a través del **pene**, el órgano de penetración (copulador) externo.

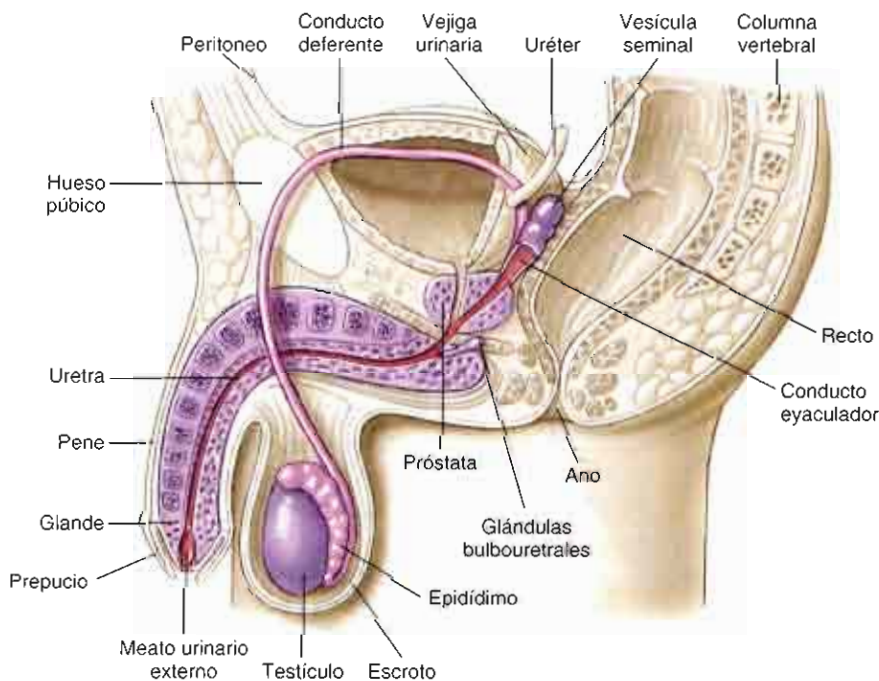


Figura 7-12

Órganos reproductores masculinos humanos, en sección sagital.

La mayoría de los vertebrados acuáticos no necesitan pene; los espermatozoides y óvulos se liberan en el agua, unos cerca de los otros. No obstante, en los vertebrados terrestres (y en algunos acuáticos), que son vivíparos o que protegen sus huevos mediante una cáscara, los espermatozoides deben transferirse a la hembra. Pocas aves tienen un pene verdadero (algunos ejemplos de estas aves excepcionales son el avestruz y el pato lacustre argentino), y en la mayoría de las aves, el proceso se limita a la yuxtaposición de las cloacas. Los reptiles y los mamíferos tienen un auténtico pene. El de los mamíferos es un órgano, generalmente flácido, que se pone en erección cuando se llena de sangre. Algunos mamíferos, aunque no el hombre, poseen un hueso peniano (báculo), que posiblemente contribuye a la erección.

En la mayoría de los mamíferos hay tres grupos de glándulas accesorias que desembocan en los conductos genitales: un par de **vesículas seminales**, una **glándula prostática** y un par de **glándulas bulbo-uretrales** (Figura 7-12). El fluido secretado por estas glándulas proporciona alimento a los espermatozoides, lubrica el camino que han de recorrer y neutraliza la acidez de la orina para que los espermatozoides no resulten dañados.

Aparato reproductor femenino

Los ovarios de las hembras de los vertebrados producen tanto óvulos como hormonas sexuales femeninas (estrógenos y progesterona). En todos los vertebrados mandibulados, los óvulos maduros procedentes de los ovarios penetran en los **oviductos** a través de unas aberturas en forma de embudo que típicamente tienen el borde festoneado (fimbrias) y rodean al ovario en el momento de la ovulación. El extremo posterior de los oviductos no está especializado en la mayoría de los peces y los anfibios, pero en los peces cartilaginosos, los reptiles y las aves, que producen grandes huevos con cáscara, se han desarrollado regiones especializadas en la producción de albúmina y de la cáscara del huevo. En los amniotas (reptiles, aves y mamíferos; ver huevos de los amniotas y anamniotas p. 193) la porción terminal del oviducto se dilata para formar un **útero** musculoso, en el que los huevos con cáscara quedan

retenidos hasta la puesta, o en el que los embriones completan su desarrollo. En los mamíferos placentarios, las paredes del útero establecen una conexión vascular íntima con las membranas embrionarias a través de una **placenta** (p. 196).

Los dos ovarios de la mujer (Figura 7-13) son algo más pequeños que los testículos del macho, y contienen muchos miles de ovocitos. Cada ovocito se desarrolla en el interior de un **foliculo** que crece y finalmente se rompe para dejar salir un ovocito secundario (Figura 7-10). Durante el período fértil de la mujer, excepto durante el embarazo, cada año maduran aproximadamente 13 ovocitos y, generalmente, los ovarios se alternan en ello. Puesto que la mujer es fértil tan sólo durante unos 30 años, de los aproximadamente 400 000 ovocitos primarios que tiene en sus ovarios al nacer, únicamente 300 ó 400 óvulos tienen la oportunidad de madurar; los otros degeneran y son reabsorbidos.

Los **oviductos**, o **trompas de Falopio**, están recubiertos de cilios para impulsar al óvulo en su recorrido. Los dos oviductos desembocan en los ángulos superiores del **útero**, o matriz, que está especializado para albergar al embrión durante los 9 meses de su existencia intrauterina. Está provisto de unas paredes musculares gruesas, de muchos vasos sanguíneos y de un revestimiento especial, el **endometrio**. El útero es diferente en los distintos mamíferos y en muchos de ellos está adaptado para poder recibir y mantener a más de un embrión en desarrollo. Originalmente era doble, pero sus dos ramas tienden a fusionarse en muchos mamíferos cuaternarios.

La **vagina** es un tubo muscular adaptado para recibir el pene del macho y para servir como canal del parto durante la expulsión del feto desde el útero. En el lugar de unión de la vagina y el útero, éste hace saliente hacia el interior de la vagina para formar el **cérvix** (cuello).

Los órganos genitales externos femeninos, la **vulva**, están constituidos por una serie de repliegues de la piel, los **labios mayores** y los **labios menores**, y un pequeño órgano eréctil, el **clítoris** (el órgano femenino homólogo al pene masculino). Normalmente la abertura de la vagina tiene reducido su tamaño en el estado virgen de una hembra, debido a la presencia de una membrana, el **himen**, aunque en las mujeres sexualmente activas está muy reducida.

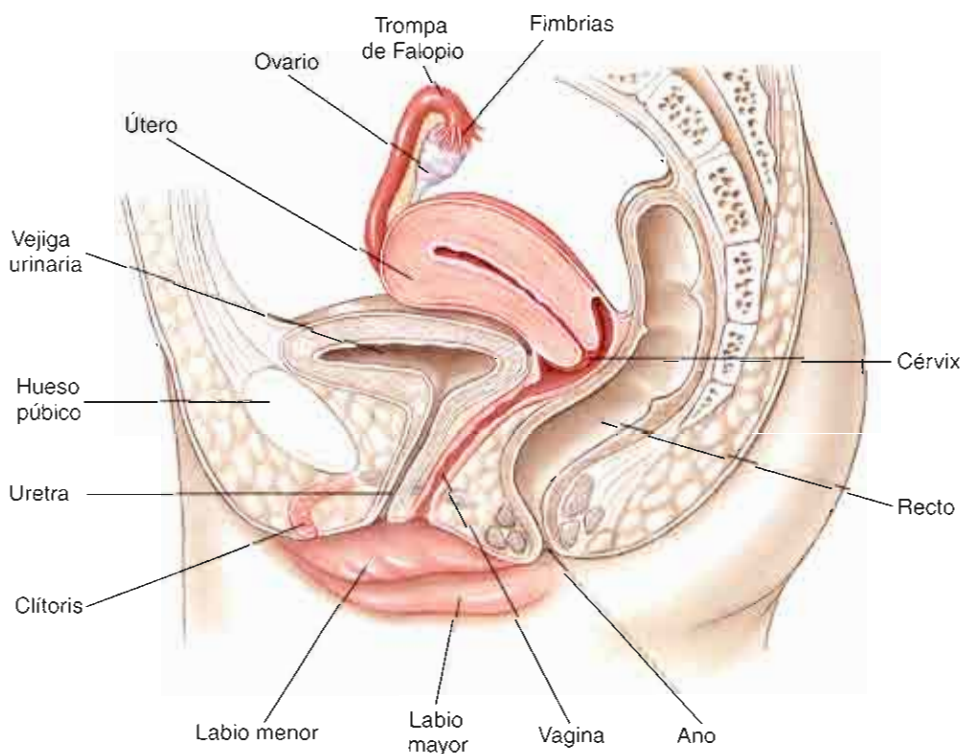


Figura 7-13

Órganos reproductores femeninos humanos, en sección sagital.

PROCESOS ENDOCRINOS QUE CONTROLAN LA REPRODUCCIÓN

El control hormonal del ritmo de los ciclos reproductores

Desde los peces hasta los mamíferos, la reproducción en los vertebrados, generalmente, es una actividad estacional o cíclica. Su exactitud es fundamental, ya que las crías nacerán cuando el alimento sea abundante y otras condiciones ambientales sean óptimas para su supervivencia. La reproducción está controlada por una serie de hormonas que, a su vez, están reguladas por estímulos ambientales como la disponibilidad de alimentos, cambios estacionales en el fotoperíodo, en el régimen de lluvias, la temperatura, o por algún estímulo de tipo social. Una región del encéfalo, el hipotálamo (p. 856), regula la liberación de las hormonas de la hipófisis anterior, las cuales estimulan a los tejidos endocrinos de las gónadas (la neurosecreción y la hipófisis se describen en el Capítulo 34). Este sistema hormonal, extraordinariamente equilibrado, controla el desarrollo de las gónadas, las estructuras sexuales accesorias y las características sexuales secundarias (p. 164) así como la exactitud del ciclo reproductor en relación con el tiempo.

Los patrones de reproducción cíclica en los mamíferos son de dos tipos: el **ciclo estral**, característico de la mayoría de los mamíferos, y el **ciclo menstrual**, que se da solamente en los primates antropoides (monos, simios y el hombre). Estos dos tipos de ciclo difieren en dos aspectos importantes. En primer lugar, en los ciclos estrales la hembra es receptiva para el macho sólo durante breves períodos de **estro**, o «celo», mientras que en los ciclos menstruales la receptividad puede prolongarse a lo largo de todo el ciclo. En segundo lugar, el ciclo menstrual, pero no el estral, termina con el colapso y desprendimiento de la porción interna del útero (endometrio). En los animales con estro, cada ciclo termina, simplemente, volviendo el revestimiento uterino a su estado original, sin que se produzca la «descarga» característica del ciclo menstrual.

Los esteroides genitales y su control

Los ovarios producen dos tipos de hormonas sexuales esteroides: **estrógenos** y **progesterona** (Figura 7-14). Hay tres tipos de estrógenos: estradiol, estrona y estriol, de los cuales el estradiol es el que se produce en mayor cantidad durante el ciclo reproductor. Los estrógenos son responsables del desarrollo de las estructuras sexuales accesorias de la hembra (oviductos, útero y vagina) y de la estimulación de la actividad reproductora de la hembra. Los caracteres sexuales secundarios, es decir, las características que no están directamente relacionadas con la formación y liberación de los óvulos (o el esperma en el caso del macho), pero que son fundamentales para el éxito reproductor, tanto en sus aspectos de comportamiento como funcionales, también están controlados o deben su mantenimiento a los estrógenos. Entre estos caracteres se pueden citar la coloración característica de la piel o las plumas, el desarrollo óseo, el tamaño corporal y, en los mamíferos, el desarrollo inicial de las glándulas mamarias. En los mamíferos, tanto los estrógenos como la progesterona se encargan de preparar al útero para recibir al embrión en desarrollo. Estas hormonas están controladas por las **gonadotropinas de la hipófisis**: la **hormona foliculo-estimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)** (Figura 7-15). A su vez, la liberación de estas dos gonadotropinas está controlada por la **hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)** que se produce en los centros neurosecretorios del **hipotálamo** (p. 856 y Tabla 34.1). Por medio de este sistema de control, los factores ambientales como la luz, el estado de nutrición o el estrés pueden influir en los ciclos reproductores.

La hormona sexual masculina, la **testosterona**, (Figura 7-14) se produce en las **células intersticiales** del testículo. La testosterona y su metabolito, la **dihidrotestosterona (DHT)**, son necesarias para el crecimiento y desarrollo de las estructuras sexuales accesorias del macho (pene, espermiductos y glándulas accesorias), de los caracteres sexuales secundarios masculinos (desarrollo del esqueleto y de la musculatura, coloración del plumaje o del pelo, cornamenta de los cérvidos, y, en el hombre, el tono de la voz) y para que el comportamien-

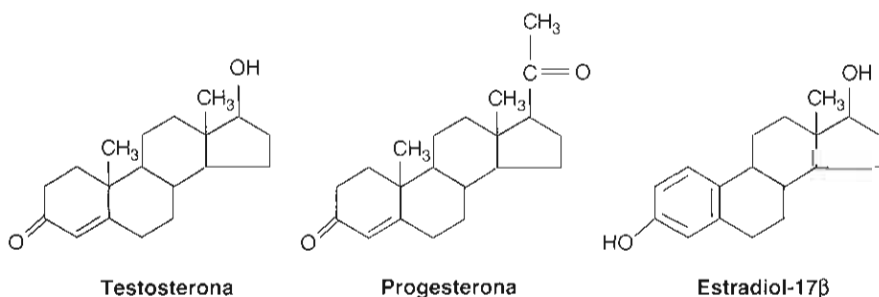


Figura 7-14

Hormonas sexuales. Estas tres hormonas sexuales muestran una estructura esteroide básica con cuatro anillos. La principal hormona sexual femenina, estradiol-17 (un estrógeno), es un esteroide C_{18} (con 18 átomos de carbono), con un anillo aromático A (el primero de la izquierda). La testosterona, la principal hormona sexual masculina, es un esteroide C_{19} con un grupo carbonilo ($C=O$) en el anillo A. La progesterona, otra hormona sexual femenina, es un esteroide C_{21} que también posee un grupo carbonilo en el anillo A.

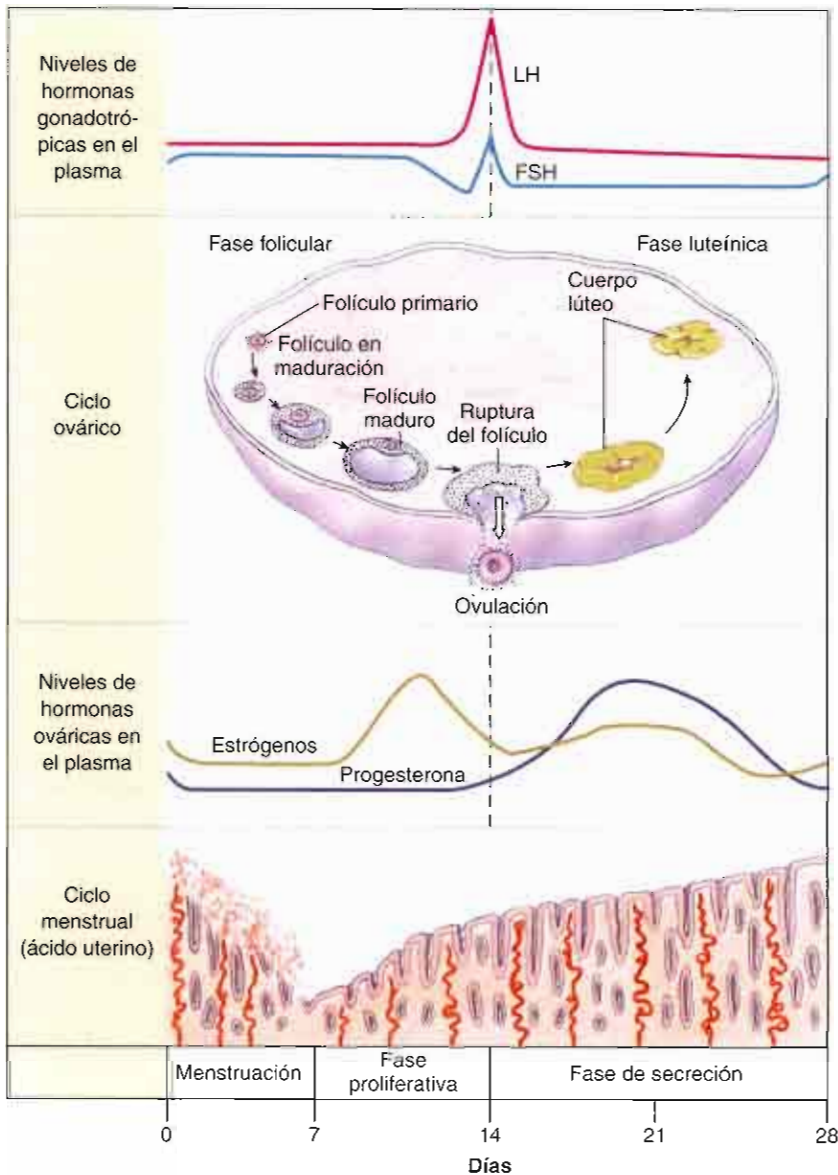


Figura 7-15

Ciclo menstrual humano, en el que se representan los niveles hormonales en sangre y el endometrio uterino a lo largo de los 28 días del ciclo. La FSH induce la maduración de los folículos ováricos, que secretan estrógenos. Estos preparan el endometrio uterino y hacen que el nivel de LH aumente bruscamente, lo que a su vez estimula al cuerpo lúteo a secretar progesterona y estrógenos. La producción de progesterona y estrógenos se mantendrá, únicamente, si el óvulo es fecundado; si no se produce el embarazo, el nivel de progesterona y estrógenos irá disminuyendo y se producirá la menstruación.

to reproductor del macho sea normal. El desarrollo de los testículos y la secreción de testosterona están bajo el control de la FSH y la LH, las mismas hormonas de la hipófisis que controlan el ciclo reproductor de la hembra, y por las GnRH del hipotálamo. La testosterona y la DHT actúan, mediante un sistema de retroalimentación, sobre el hipotálamo y la hipófisis anterior, para que la secreción de GnRH, FSH y LH sean las adecuadas (ver la discusión sobre la retroalimentación negativa de las hormonas en el Capítulo 34).

Tanto los ovarios como los testículos también producen otra hormona, la **inhibina**, un péptido, que es secretada por los folículos en desarrollo en la hembra y por las células de Sertoli (células de soporte) en el macho. Esta hormona también actúa como reguladora de la secreción de FSH por la hipófisis anterior mediante un sistema de retroalimentación negativa.

El ciclo menstrual

El ciclo menstrual (*L. mensis*, mes) en la especie humana consta de dos fases en el interior del ovario, la fase folicular y la fase luteínica y de tres fases que ocurren en el útero, la fase menstrual, la fase proliferativa y la fase de secreción (Figura 7-15). La menstruación (el «período») señala la **fase menstrual**, cuando parte del revestimiento del útero (endometrio) degenera y se desprende, produciéndose la hemorragia menstrual. Mientras tanto, en el ovario está ocurriendo la **fase folicular** y, hacia el día 3 del ciclo, los niveles en sangre de FSH y LH empiezan a subir lentamente, y casi inmediatamente algunos folículos ováricos empiezan a desarrollarse y a producir estrógenos. A medida que el nivel de estrógenos en sangre va aumentando, el endometrio uterino empieza a engrosarse y las glándulas uterinas que hay en el endometrio aumentan de tamaño (**fase proliferativa**). Hacia el día 10, la mayor parte de los folículos ováricos, que empezaron a desarrollarse el día 3, comienzan a degenerar (se transforman en **atrésicos**), quedando sólo uno de ellos (a veces quedan dos o tres) que continúa madurando hasta que toma el aspecto de una ampolla sobre la superficie del ovario. Esto se conoce como folículo maduro o **folículo de Graaf**. Durante la última parte de la fase folicular, el folículo de Graaf secreta más estrógenos, así como inhibina. A medida que aumenta el nivel de inhibina disminuye el de FSH.

En el día 13 ó 14 del ciclo, el nivel, ahora elevado, de estrógenos producidos por el folículo de Graaf hacen que se produzca un aumento brusco de la cantidad de GnRH procedentes del hipotálamo, lo que a su vez estimula a la hipófisis anterior para que produzca más LH (y en menor medida FSH). El aumento de LH provoca la ruptura del folículo de mayor tamaño (**ovulación**), liberándose un ovocito desde el ovario. A partir de este momento comienza un período crítico, en que si el óvulo maduro no es fecundado morirá. El óvulo es

viable durante un período de aproximadamente 12 horas. Durante la **fase luteínica**, a partir de la pared del folículo que ha liberado el óvulo durante la ovulación, se forma un **corpus luteum** («cuerpo lúteo o amarillo», por la apariencia que tiene en el ovario de la vaca) (Figuras 7-10 y 7-15). El cuerpo lúteo, como respuesta a la estimulación continua por parte de la LH, funciona temporalmente como una glándula endocrina y secreta progesterona (y, en los primates, también estrógenos). La progesterona («antes de la gestación»), como su nombre indica, estimula al útero para que sufra los cambios finales que conduzcan a su maduración y lo preparen para la gestación (**fase de secreción**). En este momento el útero está completamente preparado para alojar y nutrir al embrión. Si la fecundación *no* tiene lugar, el cuerpo lúteo degenera y, por tanto, deja de secretar hormonas. Dado que el revestimiento del útero (endometrio) depende de la progesterona y de los estrógenos para mantenerse, la falta de estas hormonas hace que el endometrio se deteriore y se produzca la descarga menstrual.

Los anticonceptivos orales (la «píldora») son preparados, por regla general, a base de una combinación de estrógenos y progesterona, que actúan disminuyendo la liberación de las gonadotropinas FSH y LH desde la hipófisis. Esto evita la maduración de los folículos ováricos y la ovulación. Este método de control de la natalidad es sumamente eficaz, con menos de un 1% de fallos, si se siguen con exactitud las pautas de administración. Los anticonceptivos a base de progesterona exclusivamente («minipíldora», Depo-Provera) pueden no llegar a producir el bloqueo del desarrollo folicular o de la ovulación. En lugar de ello, actúan sobre el conjunto del aparato reproductor, haciéndolo «poco confortable» para los espermatozoides y para los ovocitos fecundados.

Las GnRH del hipotálamo, así como la LH y la FSH de la hipófisis anterior, están controladas por los esteroides del ovario (y por la inhibina) mediante una **retroalimentación negativa**. Esta retroalimentación se produce durante todo el ciclo menstrual salvo en unos pocos días justo antes de la ovulación. Como se ha indicado antes la ovulación se debe a los *altos niveles de estrógenos* que hacen que aumente bruscamente la producción de GnRH, LH y FSH. Los mecanismos de **retroalimentación positiva** como éste, son bastante raros, ya que hacen que un fenómeno sobrepase el nivel de equilibrio. (Para ver más información sobre los mecanismos de retroalimentación, ver el Capítulo 34, p. 854). En este caso el proceso finaliza con la ovulación, ya que los niveles de estrógenos bajan bruscamente al liberarse un ovocito desde el folículo).

Mientras que las mujeres de más de 90 países disponen de métodos anticonceptivos seguros, modernos y de fácil utilización, hasta hace poco tiempo las parejas estadounidenses se han visto limitadas al empleo de métodos anticonceptivos desarrollados hace más de 40 años: la píldora, el preservativo, DIU, diafragma y la esterilización quirúrgica. Recientemente se han comercializado en este país anticonceptivos obtenidos exclusivamente a partir de progesterona, como la «mini píldora», Depo-Provera. Aún más recientemente, los estrógenos y la progesterona se administran en forma de una inyección mensual (Lunelle), como parches cutáneos (Orto Evra) o como anillos vaginales (Nuva Ring). Los anticonceptivos masculinos, salvo los preservativos, aún no están disponibles. Los anticonceptivos modernos han reducido el número de embarazos no deseados, pero su precio suele ser prohibitivo y no suelen estar al alcance de los jóvenes con una sexualidad activa. Algunas de las desafortunadas consecuencias de la no utilización de estos métodos anticonceptivos, junto con los «fallos» que a veces se producen, es que anualmente se producen alrededor de 2 millones de embarazos no deseados en los Estados Unidos y a esto se deben aproximadamente la mitad de los 1.3 millones de abortos que se practican al año en dicho país, una de las cifras más altas entre los países industrializados. Sin un cambio político al respecto, es poco probable que se reduzca el número de embarazos no deseados y de abortos practicados.

Hormonas de la gestación y el parto en la especie humana

Si se produce la fecundación, generalmente lo hace en el primer tercio del oviducto (**ampolla**) y el **zigoto** emigra desde aquí hasta el útero, y se va dividiendo por mitosis hasta formar un blastocisto (Capítulo 8, p. 197). El blastocisto en desarrollo entra en contacto con la superficie uterina, aproximadamente a los 6 días, y se fija en el endometrio. Este proceso se conoce como **implantación**. El crecimiento del embrión continúa, produciéndose un **trofoblasto** de forma esférica. En este estado hay tres capas tisulares diferentes, el amnios, el corion y una masa de células internas, el embrión propiamente dicho (Figura 8-25, p. 197). El **corion** empieza a producir **gonadotropina coriónica humana (hCG)**, que aparece en el torrente circulatorio inmediatamente después de producirse la implantación. La hCG estimula al cuerpo lúteo para que siga sintetizando y liberando tanto estrógenos como progesterona (Figura 7-16).

La **placenta** representa el punto de unión entre el trofoblasto y el útero (la evolución y desarrollo de la placenta se describen en el Capítulo 8, p. 196). Además de funcionar como medio para el intercambio de materiales entre los torrentes circulatorios materno y fetal, la placen-

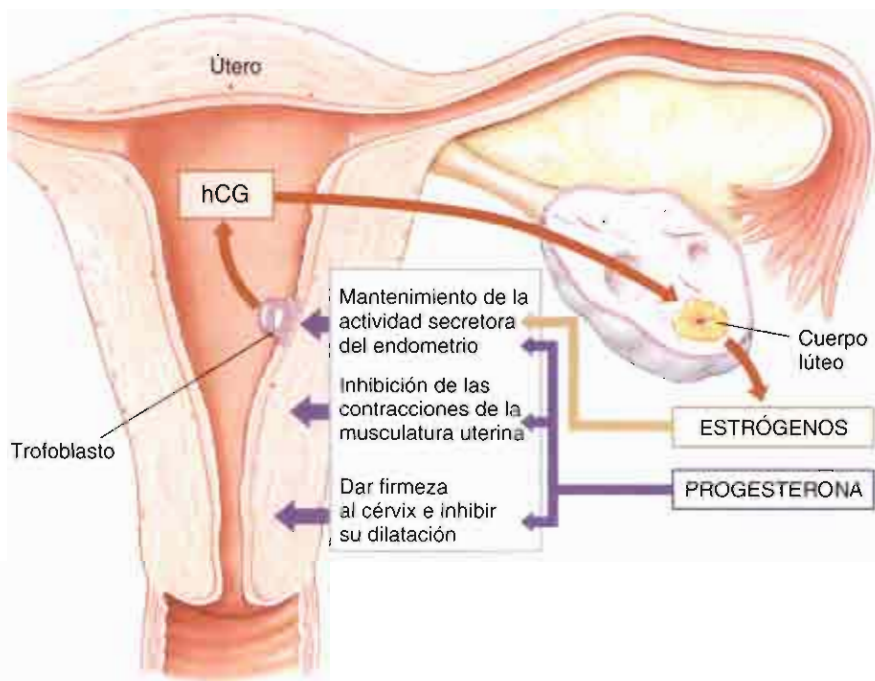


Figura 7-16

Los diferentes papeles de la progesterona y los estrógenos durante el embarazo en la especie humana. Después de la implantación del embrión en el útero, el trofoblasto (el futuro embrión y la futura placenta), secreta gonadotropina coriónica humana (hCG), que mantiene el cuerpo lúteo hasta que, alrededor de la séptima semana del embarazo, comienzan a producir las hormonas sexuales, progesterona y estrógenos.

ta también actúa como glándula endocrina. La placenta continúa secretando hCG y también produce estrógenos (principalmente estriol) y progesterona. Hacia el tercer mes de la gestación el cuerpo lúteo degenera, y entonces la placenta queda como fuente principal de progesterona y estrógenos (Figura 7-17).

La preparación de las glándulas mamarias para que produzcan leche requiere de otras dos hormonas: la **prolactina (PRL)** y el **lactógeno placentario humano (hPL)** (o **somatotropina coriónica humana**). La PRL se produce en la hipófisis anterior, pero en la mujer no embarazada su secreción está inhibida. Durante el embarazo, los elevados niveles de progesterona y estrógenos disminuyen la señal inhibitoria, y la PRL empieza a aparecer en la sangre. La PRL, junto con el hPL, prepara las glándulas mamarias para la secreción de leche. La hPL, junto con la **hormona placentaria del crecimiento (hPGH)** y la hormona del crecimiento de la madre, también estimula el aumento de los nutrientes disponibles en la madre, de manera que se destinen más para el embrión en desarrollo. La placenta también produce β -endorfina y otros opiáceos endógenos (Capítulo 33, p. 857) que regulan el apetito y el estado de ánimo durante el embarazo. Estas sustancias también pueden contribuir al bienestar y contribuyen a aliviar algunas de las incomodidades que se producen durante los últimos meses del embarazo. Más tarde la placenta comienza a sintetizar **relaxina**: esta hormona contribuye a la dilatación de la

pelvis aumentando la flexibilidad de la sínfisis del pubis y dilatando el cuello del útero (cérvix) como preparación para el parto.

El nacimiento, o **parto**, comienza con una serie de contracciones de los músculos uterinos, fuertes y rítmicas, denominadas **dolores del parto (contracciones)**. Aún no se conoce totalmente la señal que provoca el comienzo del parto en la especie humana, pero parece que el proceso del parto se inicia por la acción de la **hormona liberadora de corticotropina placentaria (CRH)**. Inmediatamente antes del parto, la secreción de estrógenos, que estimulan las contracciones del útero, aumenta rápidamente mientras que el nivel de progesterona, que inhibe las contracciones uterinas, disminuye (Figura 7-17). Esto elimina el «bloqueo de la progesterona» que mantiene al útero «tranquilo» durante el embarazo. El nivel de las **prostaglandinas**, unos ácidos grasos de cadena larga que funcionan como hormonas, también aumenta en este momento, ha-

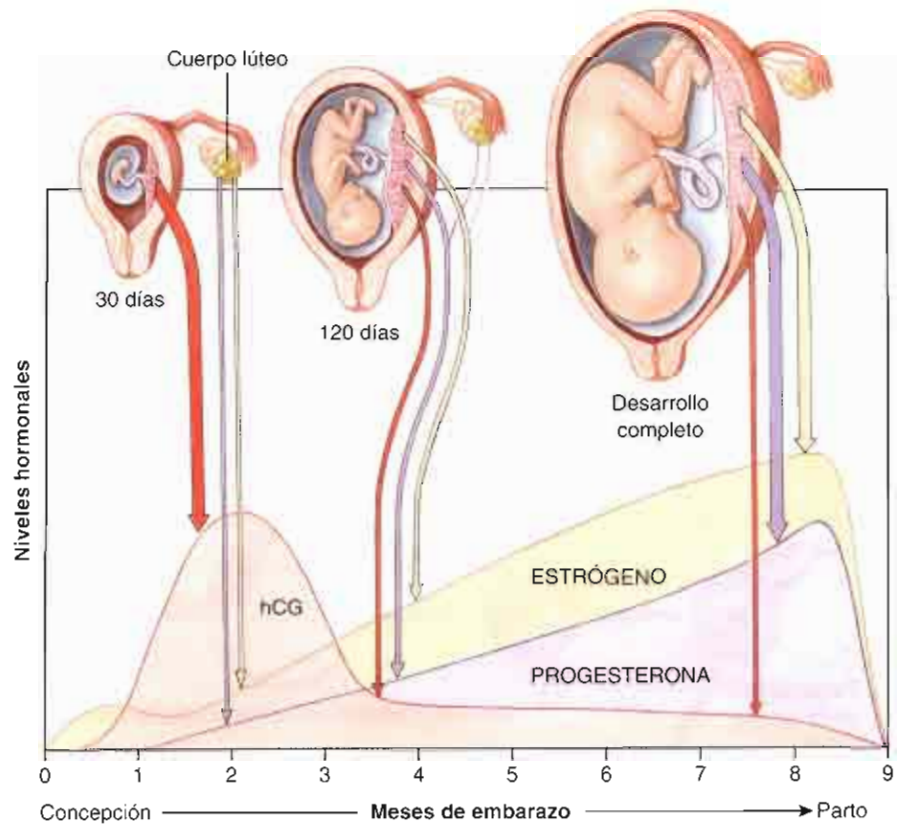
ciendo al útero más irritable (para más detalles sobre las prostaglandinas, véase Capítulo 34, p. 859). Finalmente, la dilatación del útero dispara una serie de reflejos nerviosos que estimulan la producción de **oxitocina** por parte de la hipófisis. La oxitocina también estimula la contracción de los músculos lisos del útero, produciéndose unos dolores de parto cada vez más fuertes y frecuentes. La secreción de oxitocina durante el parto es otro ejemplo de **retroalimentación positiva**. Todos estos acontecimientos terminan con el nacimiento del bebé.

El nacimiento, o **parto**, se produce en tres fases. En la primera, el cuello (cérvix), o abertura del útero en la vagina, se ensancha por la presión que el bebé hace en su bolsa de líquido amniótico, que, en ese momento, puede romperse (Figura 7-18B). En la segunda fase, el bebé es empujado hacia fuera del útero y a través de la vagina hacia el exterior (Figura 7-18C). En la tercera fase, o **posparto**, la placenta es expulsada del cuerpo de la madre, generalmente dentro de los 10 minutos posteriores al nacimiento del niño (Figura 7-18D).

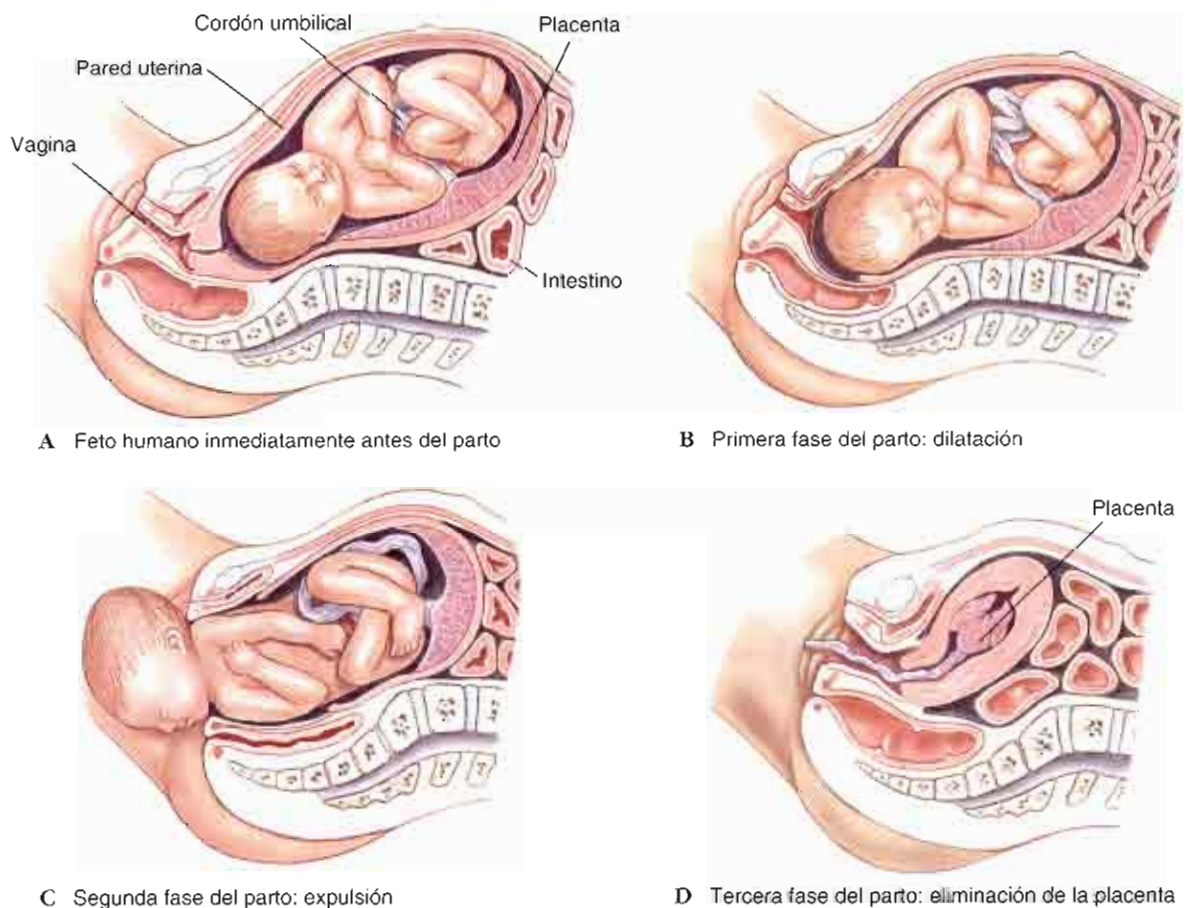
Después del nacimiento, la verdadera secreción de leche está provocada por la succión en el pezón por parte del niño, lo que produce la liberación refleja de oxitocina desde la hipófisis; cuando la oxitocina llega a la glándula mamaria, causa la contracción de la capa de músculos lisos de los conductos y senos de las glándulas mamarias y la salida de la leche. La succión también estimula la liberación de prolactina desde la hipófisis anterior, lo que a su vez hace que se siga produciendo leche en las glándulas mamarias.

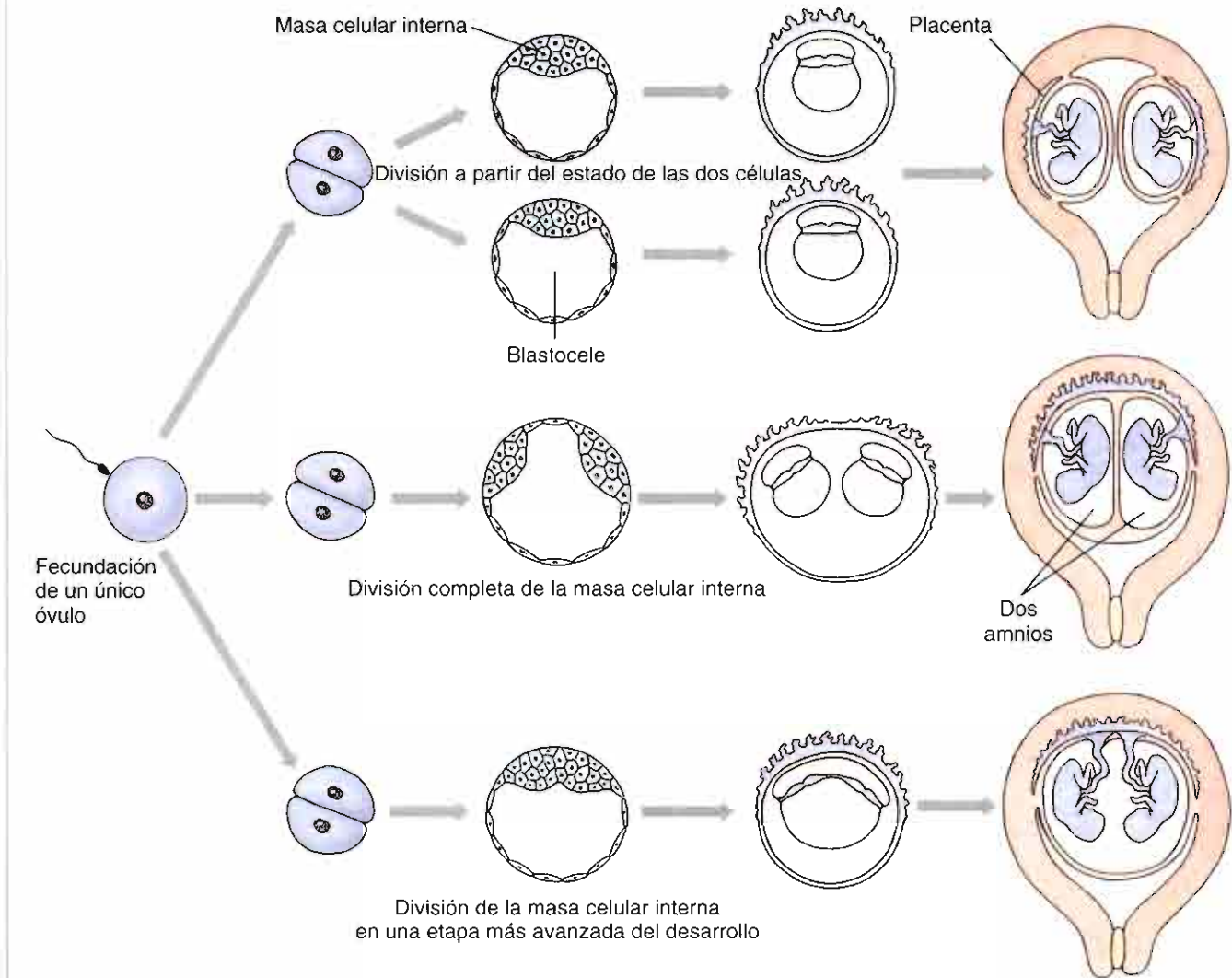
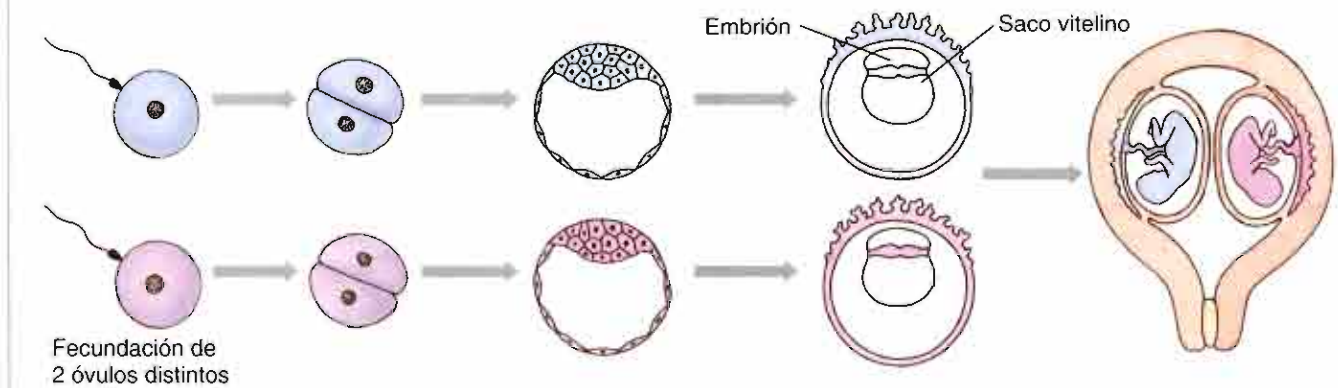
Figura 7-17

Niveles de liberación de hormonas desde el cuerpo lúteo y la placenta durante el embarazo. El grosor de las flechas indica la cantidad de hormonas liberadas. La gonadotropina coriónica humana (hCG), sólo es producida por la placenta. La síntesis de progesterona y estrógenos, durante el embarazo, pasa de producirse en el cuerpo lúteo a tener lugar en la placenta.

**Figura 7-18**

El parto en la especie humana.



A GEMELOS MONOZIGÓTICOS (IDÉNTICOS)**B GEMELOS DIZIGÓTICOS (FRATERNOS)****Figura 7-19**

Formación de gemelos idénticos en la especie humana. **A**, Gemelos monozigóticos (idénticos). **B**, Gemelos dizigóticos (fraternos). Véase el texto para una mejor comprensión.

Dada la complejidad del embarazo, es de destacar la salud con que nacen los bebés. En realidad, tenemos una gran fortuna por haber sobrevivido al embarazo, ya que los abortos son bastante frecuentes y sirven como un mecanismo para eliminar anomalías prenatales, como las debidas a daños cromosómicos o a otros errores genéticos, a daños causados por la acción de las drogas u otras toxinas, a anomalías inmunológicas o a las irregularidades hormonales en la preparación del útero. Las modernas pruebas hormonales ponen de manifiesto que aproximadamente el 30% de los zigotos fértiles sufren un aborto espontáneo antes o inmediatamente después de la implantación; estos abortos pasan desapercibidos a la madre o simplemente se presentan como un breve período menstrual tardío. Cerca de otro 20% de los embarazos bien establecidos termina en un aborto (que sí es notado por la madre); por tanto, la tasa de abortos espontáneos es de alrededor del 50%.

Partos múltiples

Muchos mamíferos paren más de una cría (**multíparos**), es decir, alumbran camadas; en una camada, cada miembro procede de un óvulo diferente. No obstante, hay muchos mamíferos que únicamente tienen una cría cada vez (**uníparos**), aunque ocasionalmente puedan tener varias. El armadillo (*Dasypus*) es casi único entre los mamíferos, puesto que en cada parto tiene cuatro crías, todas del mismo sexo, bien machos o bien hembras, pero todas procedentes de un mismo cigoto.

Los gemelos humanos pueden proceder de un único cigoto (gemelos **idénticos** o **monozigóticos**; Figura 7-19A) o de dos cigotos (gemelos **no idénticos**, **dizigóticos** o **fraternos**, también llamados **mellizos**; Figura 7-19B). Los gemelos fraternos no se parecen entre sí más que los otros niños que hayan nacido en otros partos en el seno de la misma familia, pero los idénticos, por supuesto, son llamativamente parecidos y siempre del mismo sexo. En el caso de los partos triples, cuádruples o quíntuples, pueden darse pares de gemelos idénticos, pero los otros

bebés proceden, generalmente, de cigotos diferentes. Aproximadamente, el 33 % de los gemelos idénticos tienen placentas independientes, lo que indica que los blastómeros se separaron muy pronto, probablemente en el estado de dos células (Figura 7-19A, *arriba*). El resto de los gemelos idénticos comparten una única placenta, de lo que se deduce que la separación se produjo tras la formación de la masa celular interna (Figura 8-25, p. 198). Si la separación se produce después de la formación de la placenta, pero antes de que aparezca el amnios, los gemelos tendrán sacos amnióticos separados (Figura 7-19A, *centro*). Esto es lo que sucede en la mayoría de los gemelos idénticos. Finalmente, un porcentaje muy pequeño de gemelos idénticos comparten un único saco amniótico y una única placenta (Figura 7-19A, *abajo*), lo que es señal de que la separación se produjo pasado el noveno día de embarazo, ya que el amnios se forma aproximadamente entonces. En estos casos, los gemelos tienen el riesgo de fusionarse, dando lugar a los conocidos gemelos siameses. Embriológicamente, cada gemelo fraterno o mellizo tiene su propia placenta y su amnios (Figura 7-19B).

La frecuencia de nacimientos de gemelos en comparación con los nacimientos de un solo individuo es, aproximadamente, de 1 por cada 86, la de nacimientos triples es de 1 por cada 86³ y la de los cuádruples, de alrededor de 1 por cada 86⁴. La frecuencia de gemelos idénticos respecto al resto de nacimientos es aproximadamente la misma en todo el mundo, mientras que la frecuencia de gemelos fraternos, varía con la raza y el país. En Estados Unidos, tres cuartas partes de los gemelos son dizigóticos (fraternos) mientras que en Japón solamente un poco más de la cuarta parte de los gemelos son dizigóticos. La tendencia a nacer gemelos fraternos (pero al parecer, no gemelos idénticos) tiende a seguir líneas familiares; la frecuencia de nacimiento de los gemelos fraternos (pero no los idénticos) también aumenta a medida que lo hace la edad de las madres.

RESUMEN

La reproducción es la producción de una nueva vida y proporciona la oportunidad para que pueda existir la evolución. La reproducción asexual es un proceso rápido y directo, en el que un único individuo produce copias genéticamente idénticas de sí mismo. Puede producirse por división, gemación, gemulación o fragmentación. La reproducción sexual implica la formación de células germinales (células sexuales o gametos), generalmente por parte de dos progenitores diferentes (reproducción biparental), que al unirse (fecundación) dan lugar a un cigoto, a partir del cual se formará un nuevo individuo. Las células germinales, los gametos, se forman por meiosis, reducién-

dose el número de cromosomas al haploide y recuperándose el número diploide tras la fecundación. En la reproducción sexual se recombinan los caracteres de los progenitores, por lo que se establece y amplía la variabilidad genética; esto es muy importante para la evolución. El hermafroditismo, esto es, la presencia de órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo, y la partenogénesis, el desarrollo de un huevo sin fecundar, son dos alternativas a la reproducción biparental típica.

La reproducción sexual supone un elevado coste en tiempo y energía; requiere comportamientos cooperativos durante la cópula y supone un 50% de pérdida de la representación ge-

nética de cada progenitor en la prole. Generalmente se acepta que el sexo es necesario para que se mantenga la variabilidad en la descendencia, lo que puede contribuir a la supervivencia de una población frente a los cambios ambientales.

En los vertebrados, las células germinales primordiales se originan a partir del endodermo del saco vitelino, y luego emigran al interior de las gónadas. En los mamíferos, las gónadas se desarrollan como testículos, en respuesta a una serie de estímulos masculinizantes del cromosoma Y del macho, y los conductos sexuales se masculinizan como respuesta a los esteroides sexuales de la circulación. Los órganos reproductores femeninos (ovarios, oviductos, útero y vagina) pueden desarrollarse en la hembra en ausencia de estos estímulos del cromosoma Y, aunque recientemente se han puesto de manifiesto ciertas evidencias que sugieren que una región del cromosoma X de las hembras podría tener un papel importante en la diferenciación de los órganos sexuales femeninos.

Las células germinales maduran en las gónadas mediante un proceso denominado gametogénesis (espermatogénesis en el macho y ovogénesis en la hembra), en el que hay tanto mitosis como meiosis. En la espermatogénesis, cada espermatozoides primario origina, por meiosis y crecimiento, cuatro espermatozoides móviles, cada uno de ellos con el número haploide de cromosomas. En la ovogénesis, cada ovocito primario origina un único óvulo maduro, inmóvil y haploide; el resto del material nuclear es desechado en los llamados cuerpos polares. Durante la ovogénesis, el óvulo acumula una gran cantidad de sustancias de reserva en su citoplasma.

Los órganos reproductores son enormemente variables en lo referente a su complejidad, que puede ir desde lo que sucede en algunos invertebrados, como los anélidos poliquetos que carecen de órganos reproductores permanentes, hasta los complejos sistemas de los vertebrados y otros muchos invertebrados, en los que hay gónadas permanentes y diversos órganos accesorios para la transferencia, almacenamiento y nutrición de los gametos y embriones.

El aparato reproductor masculino humano está constituido por los testículos, compuestos de túbulos seminíferos, en los que se forman millones de espermatozoides, un sistema de conductos (eferentes y deferentes) que se unen a la uretra, una serie de glándulas (vesículas seminales, próstata y glándula bulbouretral) y el pene. El aparato reproductor femenino humano incluye los ovarios, que contienen miles de óvulos en el interior de folículos, los oviductos por los que se desplazan los óvulos, el útero y la vagina.

La naturaleza estacional, o cíclica, de la reproducción en los vertebrados, ha necesitado del desarrollo de mecanismos hormonales precisos, que controlen la actividad de las células

sexuales, señalen la disponibilidad para el apareamiento y preparen los conductos y glándulas para que se logre la fecundación de los óvulos. Los centros neurosecretorios del encéfalo producen hormonas liberadoras de gonadotropinas (GnRH), que estimulan a las células endocrinas de la hipófisis anterior para que liberen hormona foliculoestimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH), que a su vez estimulan a las gónadas. Los estrógenos y la progesterona en las hembras, y la testosterona y la dihidrotestosterona (DHT) en el macho, controlan el desarrollo de las estructuras sexuales accesorias y de los caracteres sexuales secundarios.

En el ciclo menstrual humano, los estrógenos inducen la proliferación inicial del endometrio uterino. Un aumento brusco de GnRH y LH, aproximadamente a mitad del ciclo, induce la ovulación y hace que el cuerpo lúteo produzca progesterona (y estrógenos en la especie humana), que terminan de preparar al útero para la implantación. Si el óvulo resulta fecundado, el embarazo se mantiene gracias a las hormonas sexuales producidas por la placenta y por la madre. La gonadotropina coriónica humana (hCG) mantiene los niveles de secreción de progesterona y de estrógenos por parte del cuerpo lúteo, hasta que la placenta crece y empieza a producir progesterona, hCG, lactógeno placentario humano (hPL), hormona placentaria del crecimiento (hPGH), prolactina (PRL), opiáceos endógenos, hormona liberadora de corticotropina placentaria (CRH) y relaxina. Los estrógenos, la progesterona, la PRL y la hPL, así como la prolactina materna, estimulan el desarrollo de las glándulas mamarias y las preparan para la lactancia. La hPL, la hPGH y la hormona del crecimiento de la madre también aumentan la disponibilidad de nutrientes para el embrión en desarrollo.

El parto, al menos en la mayoría de los mamíferos, parece que se inicia por la liberación de CRH por la placenta. Esta liberación va seguida de un descenso en el nivel de progesterona y un aumento del nivel de estrógenos, lo que provoca que los músculos del útero empiecen a contraerse. La oxitocina (hipófisis posterior) y las prostaglandinas uterinas hacen que el proceso continúe hasta que el feto (y posteriormente la placenta) son expulsados al exterior. La relaxina placentaria facilita el proceso del parto, permitiendo la expansión de la pelvis y la dilatación del cérvix.

Los nacimientos múltiples, en los mamíferos, pueden ser el resultado de la división de un cigoto, lo que produce gemelos idénticos (monozigóticos), o de cigotos independientes, lo que produce gemelos fraternos (dizigóticos). En el hombre, los gemelos idénticos pueden tener placentas separadas o, lo que es más frecuente, compartir una única placenta, pero tener sacos amnióticos independientes.

CUESTIONARIO

1. Defina la reproducción asexual y describa cuatro formas de reproducción asexual en invertebrados.
2. Defina la reproducción sexual y explique por qué la meiosis es uno de los principales acontecimientos de la misma.
3. Explique por qué las mutaciones genéticas en los organismos asexuales conducen a cambios evolutivos más rápidos que en los organismos sexuales.
4. Defina las dos alternativas a la reproducción biparental —hermafroditismo y partenogénesis— e indique un ejemplo concreto de cada una de ellas en el Reino Animal. ¿Qué diferencia hay entre la partenogénesis ameiotica y la meiotica?
5. Defina los términos dioico y monoico. ¿Puede utilizarse alguno de dichos términos para definir a un hermafrodita?

6. Una paradoja de la reproducción sexual es que a pesar del despilfarro que supone, el por qué de su existencia aún no está totalmente aclarado. ¿Cuáles son los inconvenientes del sexo? ¿Qué consecuencias tiene el sexo que hacen que sea tan importante?
7. ¿Qué es una línea germinal? ¿Cómo pasan las células germinales (o el plasma germinal) desde una generación a la siguiente?
8. Explique la forma en que una espermatogonia, que posee el número diploide de cromosomas, da lugar a cuatro espermatozoides, cada uno de ellos con una dotación haploide de cromosomas. ¿En qué se diferencian la ovogénesis y la espermatogénesis?
9. Defina y diferencie los términos: ovíparos, ovovivíparos y vivíparos.
10. Indique la situación general y la función de las siguientes estructuras reproductoras: túbulos seminíferos, conductos deferentes, uretra, vesículas seminales, próstata, glándulas bulbouretrales, folículo maduro, oviductos, útero, vagina y endometrio.
11. ¿En qué se diferencian los dos tipos de ciclo reproductor de los mamíferos: estral y menstrual?
12. ¿Cuáles son las hormonas sexuales masculinas y cuáles son sus funciones?
13. Explique cómo interactúan las hormonas sexuales femeninas (GnRH, FSH, LH y estrógenos) durante el ciclo menstrual, para que se produzca la ovulación y la correspondiente formación del cuerpo lúteo.
14. Explique cuál es la función del cuerpo lúteo en el ciclo menstrual. Si el óvulo es fecundado, ¿qué sucesos endocrinos se producen para que se mantenga el embarazo?
15. Describa el papel de las diferentes hormonas que actúan durante el embarazo en la especie humana. ¿Qué hormonas preparan las glándulas mamarias para la lactancia y qué hormonas mantienen este importante proceso?
16. Si los gemelos humanos idénticos se desarrollan en placentas independientes, ¿cuándo podemos deducir que se separaron los embriones? ¿Cuándo se habrá producido la separación si los gemelos comparten una única placenta, pero se desarrollan en el interior de amnios diferentes?

BIBLIOGRAFÍA

- Cole, C. J. 1984. Unisexual lizards. *Sci. Am.* **250**:94-100 (Jan.). *Algunas poblaciones de lagartos de cola de látigo del sudoeste Americano están formadas exclusivamente por hembras que se reproducen sin tener contacto con machos.*
- Crews, D. 1994. Animal sexuality. *Sci. Am.* **270**:108-114 (Jan.). *El sexo está genéticamente determinado en los mamíferos y en la mayoría de los vertebrados, pero no en muchos reptiles y peces que carecen de cromosomas sexuales. El autor describe la determinación no genética del sexo y sugiere un nuevo punto de vista para entender el origen de la sexualidad.*
- Forsyth, A. 1986. A natural history of sex: the ecology and evolution of sexual behavior. New York, Charles Scribner's Sons. *Se trata de una recopilación, escrita de manera agradable, muy objetiva y precisa, sobre la vida sexual de los animales desde los protozoos al hombre, con numerosas ilustraciones comparativas. Muy recomendable.*
- Halliday, T. 1982. Sexual strategy. Survival in the wild. Chicago, University of Chicago Press. *Tratado de divulgación sobre las estrategias sexuales, en especial sobre las formas de apareamiento de los vertebrados, en relación con la selección natural. Con ilustraciones muy bien seleccionadas.*
- Jameson, E. W. 1988. Vertebrate reproduction. New York, John Wiley & Sons. *Tratado comparativo sobre la diversidad de los modelos reproductores en vertebrados, incluye explicaciones sobre el coste de la reproducción y las respuestas ambientales.*
- Johnson, M. H., and B. J. Everitt. 2000. Essential reproduction, ed. 5. Oxford, U.K. Blackwell Sciences Ltd. *Excelente tratado sobre la fisiología de la reproducción, con especial énfasis en la humana.*
- Jones, R. E. 1997. Human reproductive biology, ed. 2. San Diego, Academic Press. *Tratado de fisiología reproductora humana.*
- Lombardi, J. 1998. Comparative vertebrate reproduction. Boston, Kluwer Academic Publishers. *Tratado muy completo de la fisiología reproductora de los vertebrados.*
- Maxwell, K. 1994. The sex imperative: an evolutionary tale of sexual survival. New York, Plenum Press. *Un divertido libro sobre el sexo en el Reino Unido.*
- Michael, R. E. 1995. Eros and evolution: a natural philosophy of sex. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *En este atractivo libro, el autor propone que el sexo evolucionó como un modo de perpetuar los errores genéticos y evitar la homocigosis.*
- Pollard, I. 1994. A guide to reproduction, social issues and human concerns. Cambridge, Cambridge University Press. *Este extenso tratado sobre reproducción humana abarca la biología y las consecuencias sociales y ambientales del potencial reproductor humano.*
- Pinón, R. 2002. Biology of human reproduction. Sausalito, University Science Books. *Un examen actualizado de la fisiología reproductora humana.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

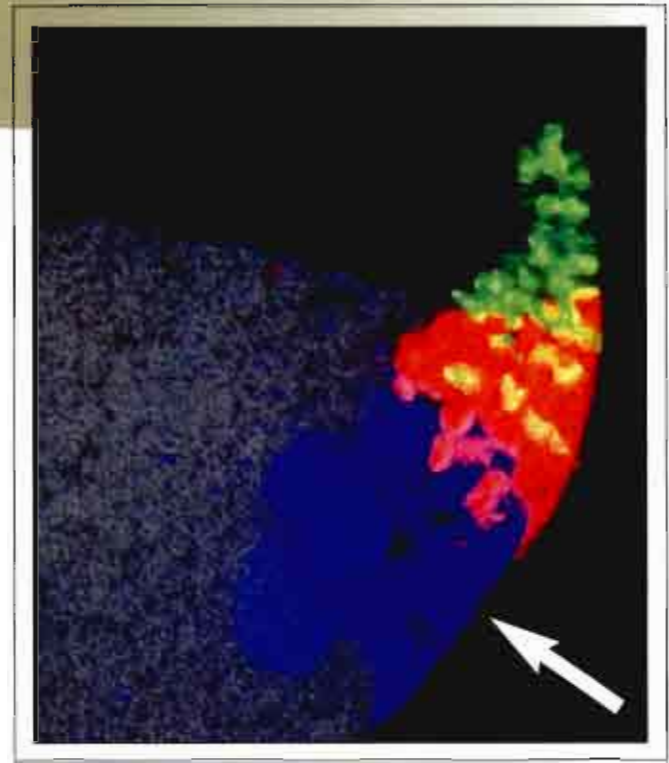
Reproduction
Reproductive System

Animal Reproduction
Asexual Reproduction
Development of Male Gametes
Development of Female Gametes
Hormonal Control of Events During Gestation

Principios del desarrollo

El organizador primario

Durante la primera mitad del siglo xx, los experimentos del embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941) y de su discípula Hilde Pröscholdt Mangold (1898-1924) iniciaron la primera de las dos épocas doradas de la embriología. Trabajando con salamandras, descubrieron que el tejido trasplantado de un embrión a otro podía inducir el desarrollo de un órgano completo, como un globo ocular, en el lugar del trasplante. Este fenómeno se conoce como inducción embrionaria. Mangold descubrió más tarde que un tejido en particular, el borde o labio dorsal de un estado embrionario denominado gástrula, podía inducir el desarrollo de una salamandra completa unida a la salamandra original por el lugar del trasplante. Este trabajo le valió a Spemann el Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 1935, pero Hilde Mangold había fallecido a consecuencia de un accidente doméstico unas pocas semanas después de publicar el trabajo. Spemann denominó al tejido del labio dorsal del blastoporo **organizador primario**, hoy también conocido como **organizador de Spemann**. Las recientes investigaciones en Biología Molecular han inaugurado la segunda época dorada de la embriología, que sigue vigen-



Las células del organizador de Spemann (en color) migran desde el labio dorsal (flecha) de una gástrula.

te. Con ella estamos comenzando a comprender que la inducción se debe a la secreción de ciertas moléculas que desencadenan o reprimen la actividad de determinadas combinaciones de genes en las células vecinas. Por ejemplo, las células del organizador de Spemann emigran sobre la línea mediodorsal, secretando proteínas con nombres como nogina, cordina y folistatina. Estas proteínas permiten a las células cercanas desarrollarse como tejido nervioso y otros tipos de tejidos a lo largo del dorso, y estos tejidos liberan a su vez proteínas que inducen el desarrollo de otras partes del cuerpo. Estas proteínas organizadoras no aparecen solamente en las salamandras; proteínas notablemente semejantes están también implicadas en el desarrollo de otros vertebrados e incluso de invertebrados. Como todos los animales parecen compartir mecanismos moleculares semejantes para su desarrollo, puede que hoy podamos comprender cómo los cambios en dichos controles del desarrollo conducen a la evolución de una gran variedad de animales. La investigación en este campo ha dado lugar a un interesante campo de estudio, denominado biología evolutiva del desarrollo.

¿Cómo es posible que un minúsculo huevo humano fecundado, de forma esférica, difícilmente visible a simple vista, pueda transformarse en una persona única, totalmente formada y que consta de miles de millones de células, y que cada una de ellas cumpla un determinado papel funcional o estructural? ¿Cómo se controla esta maravillosa transformación? Obviamente toda la información necesaria debe originarse en el núcleo y en el citoplasma que lo rodea. Pero saber dónde reside el programa para el desarrollo es algo diferente a conocer cómo este sistema de control rige la conversión de un huevo fecundado en un animal perfectamente constituido. A pesar de las intensas investigaciones de miles de científicos durante décadas, parecía hasta hace muy poco que la biología del desarrollo era la única de las ciencias biológicas que carecía de coherencia conceptual. Actualmente no es así. Durante la última década, la combinación de la genética con otras técnicas modernas de la biología molecular y celular ha producido una avalancha de información que ha resuelto muchos problemas. Al fin parece que disponemos de un marco conceptual para los procesos del desarrollo.

ANTIGUOS CONCEPTOS: PREFORMACIÓN CONTRA EPIGÉNESIS

Los primeros científicos y gente no versada especularon largamente acerca del misterio del desarrollo, mucho antes de que el proceso fuese sometido a las técnicas modernas de la bioquímica, la biología molecular, el cultivo de tejidos y la microscopía electrónica. Una creencia antigua y persistente era la de que el joven animal estaba preformado en el huevo, y que el desarrollo era simplemente cuestión de crecimiento de lo que ya había allí. Algunos proclamaban que verdaderamente habían podido ver una miniatura del adulto en el huevo o en el espermatozoide (Figura 8-1). Incluso los más cautos argüían que todas las



Figura 8-1

Niño preformado en un espermatozoide, como lo imaginó en el siglo XVII el histólogo holandés Niklaas Hartsoeker, uno de los primeros en observar espermatozoides con un microscopio construido por él mismo. Otras notables ilustraciones publicadas durante esta época dibujaban la figura a veces ¡llevando un gorro de dormir!

partes del embrión se encontraban en el huevo y necesitaban solamente crecer, pero como era tan pequeño y transparente no podía verse. El concepto de **preformación** fue tercamente aducido por la mayoría de los filósofos de la naturaleza de los siglos XVII y XVIII.

En 1759, el embriólogo alemán Kaspar Friedrich Wolff demostró claramente que en las primeras etapas del desarrollo del pollo no había un embrión, sino solamente un material granular indiferenciado que acabaría disponiéndose en capas. Éstas se continuaban engrosando en algunos lugares y permanecían finas en otros, plegándose y segmentándose, hasta que aparecía el cuerpo del embrión. Wolff llamó a este proceso **epigénesis** («origen sobre, o después de»), la idea de que el huevo fecundado contiene solamente el material de construcción, que era ensamblado de una forma u otra por una fuerza directora desconocida. Las creencias actuales sobre el desarrollo son esencialmente epigenéticas, aunque sabemos bastante más sobre lo que dirige el crecimiento y la diferenciación.

El desarrollo describe los progresivos cambios de un individuo desde su comienzo a la madurez (Figura 8-2). El desarrollo en los organismos pluricelulares sexuales generalmente empieza con el huevo fecundado, que se divide por mitosis para producir un embrión multicelular. Estas células sufren profundas reorganizaciones e interactúan unas con otras hasta producir el patrón general del

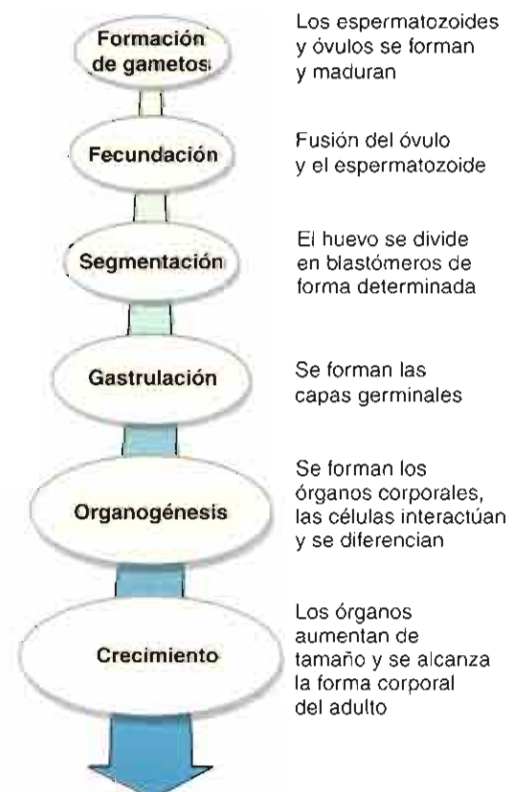


Figura 8-2

Sucesos clave en el desarrollo animal.

organismo y todos los principales tipos de células de su cuerpo. Esta generación de la diversidad celular no se produce de una vez, sino que se forma como resultado de una **jerarquía de acontecimientos en el desarrollo**. Los diversos y conocidos tipos celulares que constituyen el organismo no «aparecen» sencillamente en un punto, sino que surgen a partir de condiciones creadas en los estados precedentes. En cada etapa del desarrollo aparecen nuevas estructuras a partir de la interacción de rudimentos menos especializados. Cada subdivisión es más y más restrictiva, y lo establecido en cada etapa jerárquica limita aún más el destino final en el desarrollo. Pero una vez que unas células se implican en un proceso de diferenciación, quedan irrevocablemente comprometidas en él. Ya no dependen de las etapas precedentes, ni tienen opción de formar algo diferente. Una vez que se ha adquirido una estructura, se dice que el poder de diferenciación está **determinado**. Así pues, la diferenciación es progresiva e irreversible, y el tejido diferenciado final es relativamente estable. Los dos procesos básicos responsables de esta subdivisión progresiva son la **localización citoplásmica** y la **inducción**. Trataremos de ambos a lo largo del capítulo.

FECUNDACIÓN

El acontecimiento inicial del desarrollo en la reproducción sexual es la **fecundación**, la unión de los gametos masculino y femenino para formar un **zigoto**. Este proceso abarca dos cosas: permite la recombinación de los genes paternos y maternos, restableciendo así el número diploide de cromosomas originario y característico de la especie, y activa el huevo para iniciar el desarrollo. Sin embargo, no siempre es necesario el espermatozoide para iniciar el desarrollo. Los huevos de muchas especies pueden ser inducidos artificialmente a desarrollarse sin fecundación (partenogénesis artificial), aunque en la gran mayoría de las ocasiones el embrión no progresará mucho en su desarrollo sin que aparezcan anomalías letales. Sin embargo, algunos animales son partenogénicos de un modo natural (p. 154). Entre ellos, unos tienen huevos que se desarrollan normalmente en ausencia de espermatozoides, y otros (algunos peces y salamandras) **necesitan** espermatozoides para la activación del óvulo, pero sin que proporcione material genético. Así pues, ni el contacto con el espermatozoide ni el genoma paterno son *siempre* esenciales para la activación del óvulo.

Maduración del ovocito

Durante la ovogénesis, descrita en el capítulo precedente, el óvulo se prepara para la fecundación y para el comienzo de la segmentación. Mientras que el espermatozoide pierde todo su citoplasma y condensa su núcleo lo

más posible, el óvulo aumenta de tamaño por la acumulación de reservas de vitelo para el crecimiento posterior. El citoplasma del óvulo también contiene grandes cantidades de RNA mensajero, ribosomas, RNA de transferencia y otros elementos que serán necesarios para la síntesis de proteínas. Además, los óvulos de la mayoría de las especies tienen **determinantes morfológicos** que dirigirán la activación y la represión de genes específicos durante el desarrollo subsiguiente a la fecundación. El núcleo también crece rápidamente durante la maduración del óvulo, llenándose de RNA y adquiriendo un aspecto hinchado y tan diferente que recibe un nombre especial, la **vesícula germinal**.

La mayor parte de esta intensa preparación tiene lugar durante la prolongada profase de la primera división meiótica. El ovocito está ahora dispuesto para las divisiones meióticas, esenciales para producir el pronúcleo femenino haploide que se unirá al correspondiente pronúcleo masculino haploide en la fecundación. Tras la resolución de la meiosis, el huevo se libera del exceso de material cromosómico en forma de corpúsculos polares (descritos en el Capítulo 7, p. 159). Una gran actividad de síntesis ha precedido a este estado. El ovocito es ahora un complejo sistema provisto de los materiales que, tras la fecundación, satisfarán las necesidades nutricionales del embrión y dirigirán su desarrollo durante la segmentación.

Fecundación y activación

Nuestro conocimiento actual de la fecundación y la activación es en gran medida el producto de más de un siglo de investigación en invertebrados marinos, principalmente el erizo de mar. Los erizos de mar producen gran cantidad de óvulos y espermatozoides, que pueden manejarse con facilidad en el laboratorio para su estudio. También se ha estudiado la fecundación en muchos vertebrados y, más recientemente, en los mamíferos, utilizando óvulos y espermatozoides de ratón, hámster y conejo.

Contacto y reconocimiento del óvulo y el espermatozoide

Muchos peces y la mayoría de los invertebrados marinos simplemente expulsan sus óvulos y espermatozoides a la deriva en el océano. Aunque el óvulo es un gran blanco al que apunta el espermatozoide, el enorme efecto dispersante del océano, la corta vida de los gametos (generalmente sólo unos pocos minutos) y el limitado alcance del pequeño espermatozoide conspiran contra el encuentro de éste con el óvulo. Para aumentar la probabilidad de contacto, los óvulos de numerosas especies marinas liberan un factor quimiotáctico que atrae los espermatozoides. La molécula quimiotáctica es específica de la especie, por lo que solamente tiene efecto sobre los espermatozoides de su misma especie.

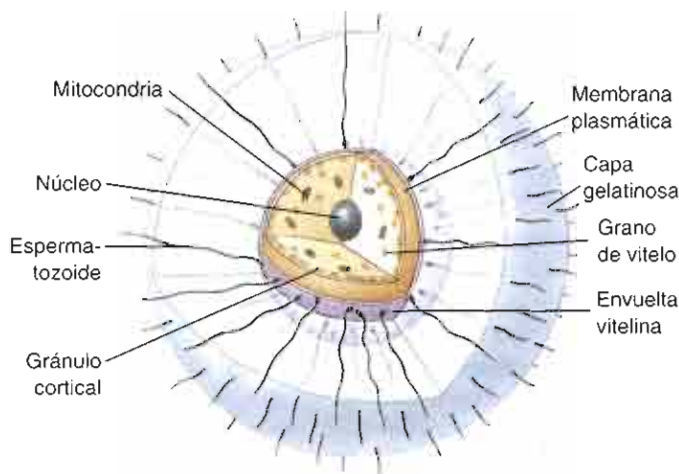


Figura 8-3

Estructura de un óvulo de erizo de mar en el momento de la fecundación.

En los óvulos del erizo de mar, el espermatozoide penetra primero en una capa gelatinosa que envuelve al óvulo, hasta llegar a la envuelta vitelina de éste, una delgada membrana situada inmediatamente por encima de la membrana plasmática del ovocito (Figura 8-3). En este punto, el saliente acrosomal de espermatozoide (Figura 8-4) libera

una proteína de reconocimiento del óvulo que se fija a receptores específicos de la envuelta vitelina. Esto asegura que el óvulo solamente reconocerá los espermatozoides de su propia especie; cualquier otro será rechazado. Esto es importante en el ambiente marino, donde especies distintas pero estrechamente emparentadas pueden frezar al mismo tiempo. Se han encontrado proteínas de reconocimiento semejantes en los espermatozoides de varias especies de vertebrados (incluidos los mamíferos), y probablemente se trata de una propiedad universal de todos los animales.

Impedimento de la polispermia

En el punto de contacto del espermatozoide con la envuelta vitelina aparece un **cono de fecundación** en el que se hunde posteriormente la cabeza del espermatozoide (Figura 8-4). Esto viene seguido inmediatamente por cambios importantes en la superficie del huevo, que bloquean la entrada de otros espermatozoides, ya que, especialmente en animales marinos, pueden rodear rápidamente el huevo en gran número (Figura 8-5). La entrada de más de un espermatozoide, llamada **polispermia**, debe evitarse debido a que la unión de más de dos núcleos haploides sería ruinosa para el desarrollo normal. En el erizo de mar, la entrada en el óvulo del primer espermatozoide va seguida de modo instantáneo de un

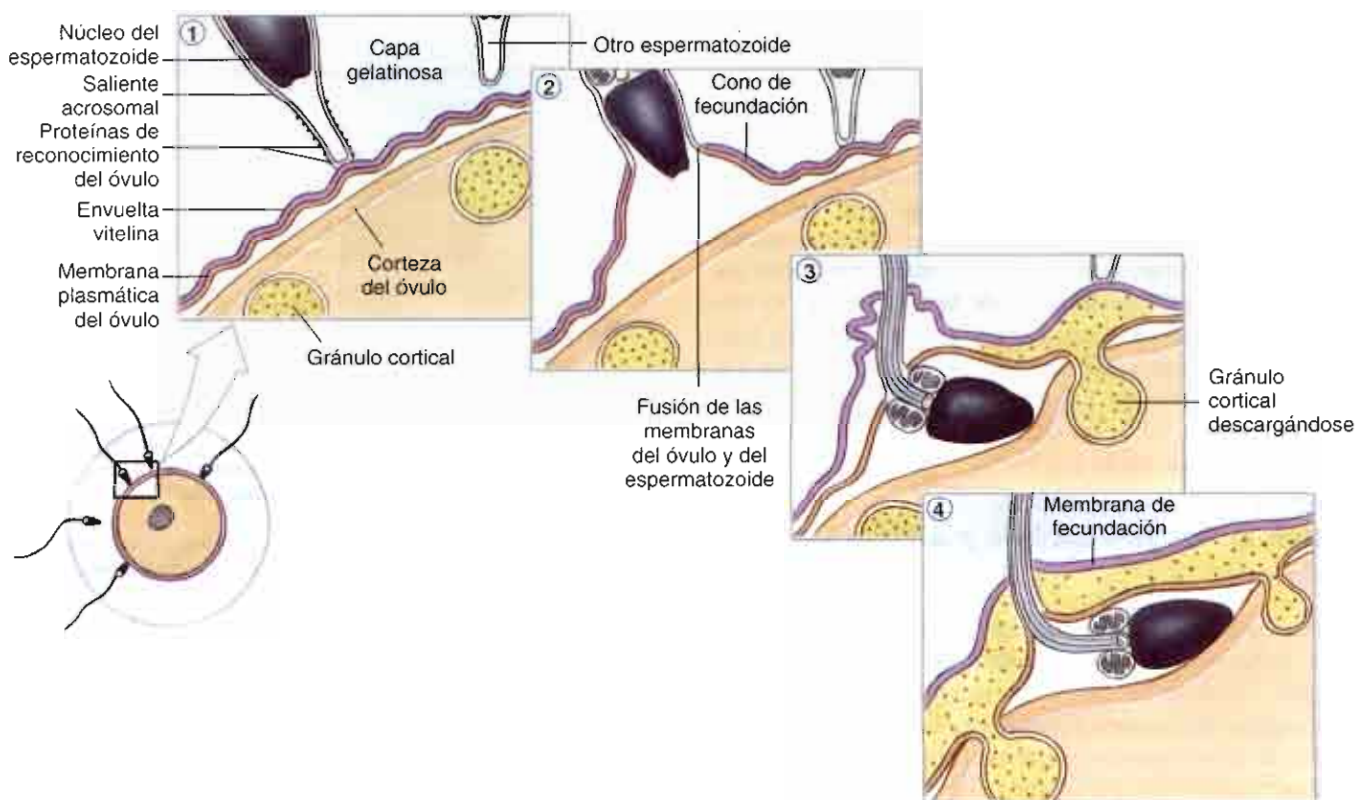


Figura 8-4

Secuencia del contacto y penetración de un espermatozoide en un óvulo de erizo de mar.

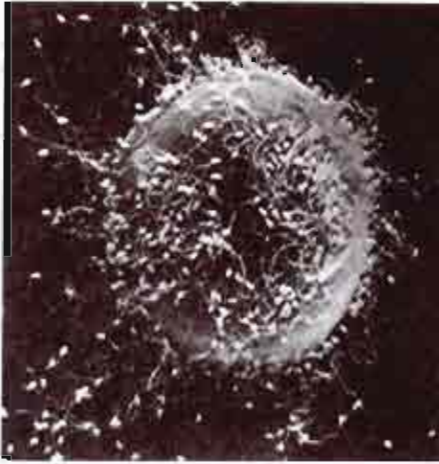


Figura 8-5

Unión de espermatozoides a la superficie de un óvulo de erizo de mar. Solamente un espermatozoide atraviesa la superficie del óvulo; los otros quedan bloqueados por los rápidos cambios en la membrana del óvulo. Los espermatozoides que no han tenido éxito son rápidamente eliminados por la formación de la membrana de fecundación.

cambio de potencial eléctrico en la membrana ovular, que impide a los demás espermatozoides unirse a la membrana. A este fenómeno, llamado **bloqueo rápido**, le sigue la **reacción cortical**, en la que miles de gránulos corticales, repletos de enzimas y situados inmediatamente bajo la membrana del óvulo, se fusionan con ella y liberan su contenido en el espacio que queda entre dicha membrana y la envuelta vitelina (Figura 8-4). La reacción cortical crea un gradiente osmótico, por el que el agua fluye al interior de este espacio, elevando la envuelta y levantando así todos los espermatozoides unidos a ella, excepto el único que se ha fusionado a la membrana del óvulo. Una de las enzimas de los gránulos corticales hace que la envuelta vitelina se endurezca, por lo que pasa a denominarse **membrana de fecundación**. El bloqueo de la polispermia es ya completo. La secuencia temporal de todos estos sucesos se resume en la Figura 8-6. Los mamíferos tienen un sistema de seguridad similar, que se organiza en segundos tras la fusión de membranas del espermatozoide y el óvulo.

Fusión de los pronúcleos y activación del huevo

Una vez que las membranas del huevo y del espermatozoide se han fusionado, éste pierde su flagelo, que se desintegra. La envuelta nuclear se rompe, lo que permite a la cromatina del espermatozoide expandirse a partir de su estado de condensación extrema. Este núcleo agrandado del espermatozoide, que recibe el nombre de **pronúcleo**, migra hacia el interior del óvulo, en busca del pronúcleo femenino. Su fusión forma el **núcleo del cigoto**, que es diploide. La fusión nuclear dura mucho menos de una ho-

ra en los huevos de erizo de mar (Figura 8-6), pero en los mamíferos requiere unas 12 horas.

La fecundación pone en marcha varios cambios importantes en el citoplasma del huevo, ahora llamado con propiedad cigoto, que se prepara así para la segmentación. Se eliminan uno o varios inhibidores que habían bloqueado el metabolismo, manteniendo el óvulo en un estado quiescente de animación suspendida. Inmediatamente se inicia una frenética síntesis de DNA y proteínas, para lo que se utiliza el abundante RNA mensajero almacenado previamente en el citoplasma del huevo. La fecundación también desencadena una casi total reorganización del citoplasma, en el que se encuentran los determinantes morfogénéticos que activarán o reprimirán genes específicos conforme avance el desarrollo embrio-

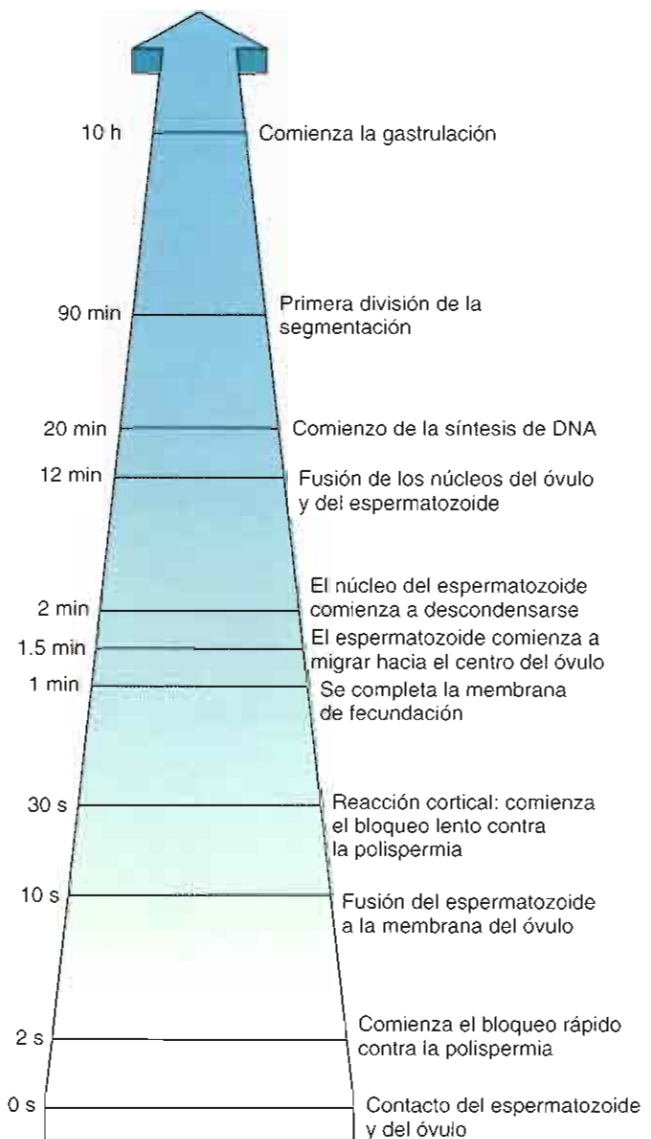


Figura 8-6

Secuencia temporal de los acontecimientos durante la fecundación y el desarrollo inicial en el erizo de mar.

nario. El movimiento del citoplasma recoloca los determinantes en nuevas y correctas disposiciones espaciales, esenciales para un desarrollo adecuado. A partir de aquí el cigoto inicia la segmentación.

SEGMENTACIÓN Y PRIMERAS FASES DEL DESARROLLO

Durante la segmentación, el cigoto se divide repetidamente para convertir la grande y pesada masa citoplásmica en un gran número de células manejables llamadas **blastómeros**. No hay aumento de tamaño durante este período, solamente subdivisión de la masa, que continúa hasta que se alcanzan el tamaño normal de una célula somática. Al final de la segmentación el cigoto se ha dividido en cientos o miles de células y se forma el estado de gástrula.

Antes de que comience la segmentación se puede observar un eje animal-vegetativo en el embrión. Este eje existe porque el vitelo, el alimento para el embrión en crecimiento, se encuentra solamente en un extremo, lo que establece la **polaridad** del embrión. El extremo con el vitelo es el **polo vegetativo**, y el opuesto el **polo animal** (Figura 8-7B); el polo animal contiene fundamentalmente citoplasma y muy poco vitelo. El eje animal-vegetativo proporciona un sistema de referencia en el embrión. La segmentación es generalmente una secuencia ordenada de divisiones celulares de forma que una célula se divide para dar lugar a dos, cada una de las cuales se vuelve a dividir y forman cuatro, estas cuatro, ocho y así sucesivamente. Durante cada división se hace patente en la célula un surco de segmentación. Este **surco de segmentación** puede ser paralelo o perpendicular al eje animal-vegetativo.

Cómo afectan a la segmentación la cantidad y la distribución del vitelo

La cantidad de vitelo en el polo vegetativo varía entre los distintos taxones. Los huevos con muy poco vitelo distribuido uniformemente (Figura 8-7A, C y E) se denominan **isolecitos** (Gr. *isos*, igual, + *lekithos*, vitelo). Los huevos **mesolecitos** (Gr. *mesos*, medio, + *lekithos*, vitelo) tienen una cantidad moderada de vitelo concentrada en el polo vegetativo (Figura 8-7B), mientras que los huevos **telolecitos** (Gr. *telos*, extremo, + *lekithos*, vitelo) presentan una gran cantidad de vitelo densamente concentrado en el polo vegetativo (Figura 8-7D). Los huevos **centrolecitos** tienen una gran masa central de vitelo.

La presencia de vitelo entorpece la segmentación en distintos grados: cuando hay poco vitelo, los surcos de segmentación se extienden por completo a través del huevo en la segmentación **holoblástica** (Gr. *holo*, completo, + *blastos*, germen) (Figura 8-7A, B, C y E). Cuando hay mucho vitelo, la segmentación es **meroblástica** (Gr.

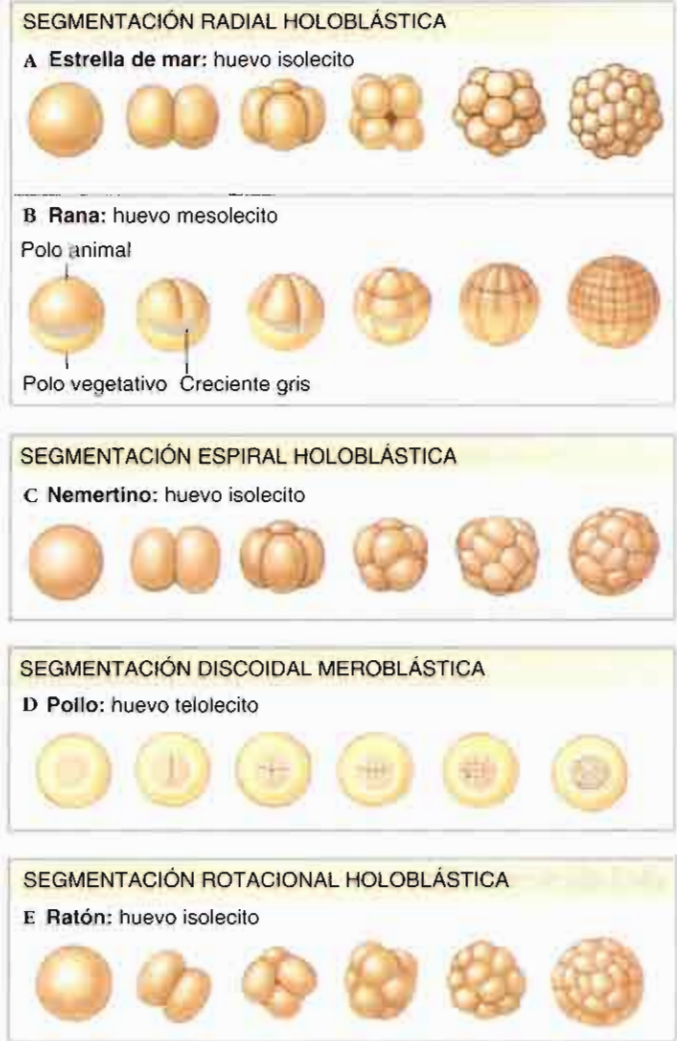


Figura 8-7

Desarrollo inicial de una estrella de mar, una rana, un nemertino, un pollo y un ratón. Las zonas amarillas en los diagramas representan el vitelo.

meros, parte, + *blastos*, germen), con las células sobre una masa de vitelo sin dividir (Figura 8-7D). La segmentación meroblástica es incompleta porque los surcos de segmentación no pueden progresar a través de la densa masa de vitelo, y se detienen en el límite entre el citoplasma y el vitelo subyacente.

La segmentación holoblástica se produce en huevos isolecitos, y tiene lugar en los equinodermos, los tunicados, los cefalocordados, los nemertinos y la mayoría de los moluscos, así como en los marsupiales y los mamíferos placentarios, incluido el hombre (Figura 8-7A, C y E). Los huevos mesolecitos también se segmentan holoblásticamente, pero la segmentación se produce más lentamente por el vitelo, dejando la zona vegetativa con unas pocas células grandes y llenas de vitelo, mientras que la zona animal presenta muchas células pequeñas. Los huevos de los anfibios (Figura 8-7B) ilustran este proceso.

La segmentación meroblástica tiene lugar en los huevos telolecitos y centrolecitos. En los huevos telolecitos de las aves, los reptiles, la mayoría de los peces, algunos anfibios, los moluscos cefalópodos y los mamíferos monotremas, la segmentación queda restringida al citoplasma de un estrecho disco sobre el vitelo (véase el desarrollo del pollo en la Figura 8-7D). En los huevos centrolecitos de los insectos y muchos otros artrópodos, la segmentación citoplasmática está limitada a una capa superficial del citoplasma libre de vitelo, mientras que el citoplasma interno, con abundante vitelo, permanece sin segmentar (Figura 8-15).

La función del vitelo es nutrir al embrión. Cuando existe mucho vitelo, como en los huevos telolecitos, las crías muestran **desarrollo directo**, pasando del embrión a un adulto en miniatura. Cuando hay poco vitelo, como en los huevos isolecitos y mesolecitos, las crías forman diversos estados larvarios, capaces de alimentarse por sí mismos. En este **desarrollo indirecto**, las larvas son distintas de los adultos y deben pasar una metamorfosis hasta el cuerpo del adulto (Figura 8-8). Existe otra forma de compensar la ausencia de vitelo: en la mayoría de los mamíferos, la madre nutre al embrión mediante una placenta.

¿Qué podemos aprender del desarrollo?

Los biólogos estudian el desarrollo por diferentes razones. Algunos estudios se centran en comprender cómo el cigoto, una única célula de gran tamaño, puede dar lugar a la multitud de partes corporales en un organismo. Comprender los mecanismos del desarrollo requiere saber cómo la segmentación divide el citoplasma, cómo interactúan las distintas células y cómo procede la expresión génica. Estos asuntos se tratan en las páginas 188 a 193.

Otra razón para estudiar el desarrollo es estudiar los rasgos comunes entre los organismos. Las características comunes en los mecanismos del desarrollo se tratan en la

página 192, pero también hay coincidencias entre los organismos en la secuencia de los sucesos del desarrollo. Todos los animales pluricelulares comienzan como cigotos y todos pasan por la segmentación y diversos estados subsecuentes. Los embriones de las esponjas, los caracoles y las ranas se diferencian en un momento determinado para dar lugar a adultos distintos. ¿Cuándo se produce esta divergencia? No todos los cigotos se segmentan de la misma forma; ¿hay tipos de segmentación característicos de grupos de animales en particular? Los tipos de segmentación caracterizan determinados grupos de animales, pero la forma de la segmentación se une a otros rasgos del desarrollo para constituir un conjunto de caracteres. Por tanto, es necesaria una panorámica de la secuencia del desarrollo para explicar los otros caracteres del conjunto.

De acuerdo con estos rasgos, se pueden hacer varios grupos con los 32 filos de animales pluricelulares. Mejor que intentar desgranar los detalles de los 32 filos, podemos interpretar estos filos como variaciones de un número mucho menor de formas de desarrollo. Los conjuntos de caracteres se tratan en la página 182 y en el Capítulo 9.

PANORÁMICA DEL DESARROLLO TRAS LA SEGMENTACIÓN

Blastulación

La segmentación subdivide la masa del cigoto hasta formar un grupo de células llamado **blástula** (Gr. *blastos*, germen, + *ula*, pequeño) (Figura 8-9). En los mamíferos, el conjunto de células recibe el nombre de blastocisto (Figura 8-13E). En la mayoría de los animales, las células se disponen alrededor de una cavidad hueca llena de fluido (Figura 8-9) denominada **blastocelo** (Gr. *blastos*, germen, + *kóilos*, cavidad). Una blástula hueca puede recibir el nombre de celoblástula para distinguirla de una

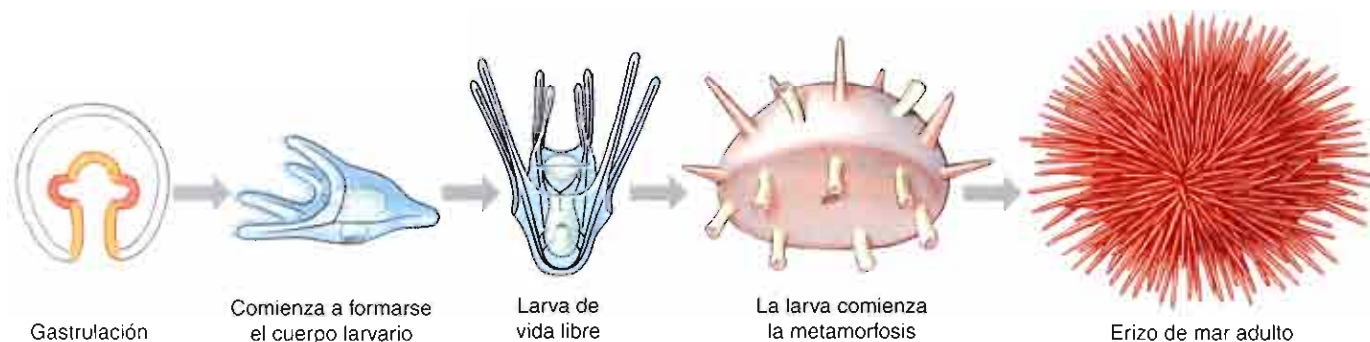


Figura 8-8

Desarrollo indirecto de un erizo de mar. Tras la gastrulación, se desarrolla una larva nadadora, que se alimenta y crece en aguas oceánicas libres. La larva sufrirá una metamorfosis hasta un diminuto erizo bentónico; este erizo se alimenta y crece, alcanzando la madurez sexual.

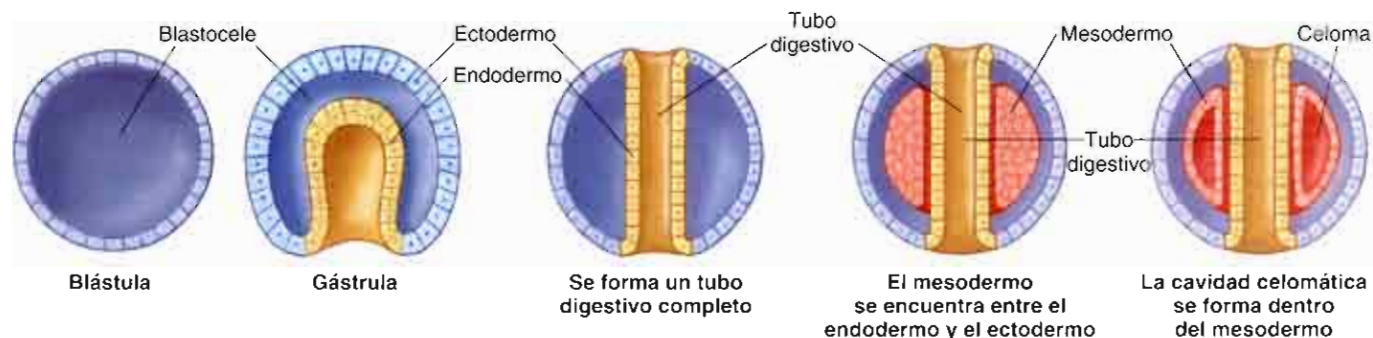


Figura 8-9

Secuencia generalizada del desarrollo que muestra la formación de las tres hojas embrionarias y dos cavidades corporales que se mantienen en el adulto.

estereoblástula maciza; la exposición general que ofrecemos aquí asume que la blástula es hueca. En el estado de blástula, el embrión se compone desde unos pocos cientos de células hasta varios miles. Ha habido un gran incremento del contenido total de DNA, ya que cada uno de los núcleos de las numerosas células hijas contiene tanto DNA como el cigoto original. Sin embargo, el embrión no tiene ahora mayor tamaño que el cigoto.

La formación de un estado de blástula, con su única capa de células, tiene lugar en los animales pluricelulares. En todos los animales, excepto en las esponjas, el desarrollo continúa tras el estado de blástula hasta formar una o dos hojas embrionarias más. Estas hojas embrionarias producen en último término todas las estructuras del cuerpo del adulto; los derivados de las hojas embrionarias de los vertebrados se muestran en la Figura 8-26.

Gastrulación y formación de las capas embrionarias

La gastrulación convierte la blástula esférica en una estructura más compleja y forma una segunda hoja embrionaria (Figura 8-9). Existen variaciones en este proceso (pp. 183-186), pero generalmente un lado de la blástula se dobla hacia adentro en un proceso conocido como invaginación. Esta entrada hacia el interior continúa hasta que la superficie que se introduce se extiende aproximadamente hasta un tercio de la distancia en el blastocele, formando una nueva cavidad interna (Figura 8-9). Podemos imaginar un globo en el que hacemos presión por un lado; la parte que empujamos forma una cavidad. Esta cavidad interna es la cavidad digestiva, denominada **arquenteron** (Gr. *archae*, antiguo, + *enteron*, tubo digestivo) o **gastrocele** (Gr. *gaster*, estómago, + *koilos*, cavidad). Se sitúa en el interior del blastocele, ahora reducido. La abertura del tubo digestivo, por la que comenzó el proceso, es el **blastoporo** (Gr. *blastos*, germen, + *poros*, orificio).

El estado de **gástrula** (Gr. *gaster*, estómago, + *ula*, pequeño) tiene dos capas: una externa que rodea al blastocele, llamada **ectodermo** (Gr. *ecto*, externo, + *deros*, piel) y una capa interna, que tapiza el tubo digestivo, llamada **endodermo** (Gr. *endon*, dentro, + *deros*, piel). Al formar una imagen mental del proceso del desarrollo, recuerde que los espacios o cavidades solamente pueden definirse por sus límites. Por ello, la cavidad digestiva es un espacio definido por el epitelio que la tapiza (Figura 8-9).

Esta cavidad digestiva se abre solamente en el blastoporo, por lo que se califica de ciega o **incompleta**. Cualquier cosa consumida por un animal con un tubo digestivo ciega debe ser digerida por completo o los restos deben ser expulsados por la boca. Ciertos animales, por ejemplo, las anémonas de mar o los gusanos planos, tienen un tubo digestivo ciega. Sin embargo, la mayoría de los animales presentan un **tubo digestivo completo**, con una segunda abertura, el ano (Figura 8-9). El blastoporo forma la boca en organismos con un determinado conjunto de caracteres del desarrollo, pero se convierte en el ano en organismos que muestran otro conjunto de rasgos (Figura 8-10).

Formación de un tubo digestivo completo

Cuando se forma un tubo digestivo completo, el movimiento hacia dentro del arquenteron continúa hasta que su extremo contacta con la pared ectodérmica de la gástrula. La cavidad del arquenteron se extiende a través del animal, y el ectodermo y el endodermo llegan a encontrarse. Esto da lugar a un tubo endodérmico, el digestivo, rodeado por el blastocele y dentro a su vez del tubo ectodérmico formado por la pared del cuerpo (Figura 8-9). El tubo endodérmico tiene ahora dos aberturas, el blastoporo y una segunda abertura sin denominación que se formó al unirse el arquenteron con el ectodermo (Figura 8-9).

Formación del mesodermo, la tercera hoja embrionaria

Todos los animales pluricelulares, aparte de las esponjas, pasan de una blástula a una gástrula, con la formación de dos hojas embrionarias. En una de las muchas incoherencias de la terminología biológica, no existe una denominación para los organismos con una sola hoja embrionaria, pero los animales que poseen dos se llaman **diblásticos** (Gr. *diploos*, doble, + *blastos*, germen). Son animales diblásticos las anémonas de mar y los ctenóforos. La mayor parte de los animales tienen una hoja embrionaria más y se conocen como **triblásticos** (L. *tri*, tres, + *blastos*, germen).

La tercera hoja, el **mesodermo** (Gr. *mesos*, medio, + *deros*, piel) se situará entre el ectodermo y el endodermo (Figura 8-9). El mesodermo se puede formar de dos maneras: a partir de una zona ventral cerca del labio del blastoporo aparecen unas células que proliferan en el espacio entre el arquenteron y la pared externa del cuerpo (Figura 8-13C), o bien la región central de la pared del arquenteron sobresale hacia fuera en el espacio entre el arquenteron y la pared externa del cuerpo (Figura 8-13A). Independientemente del método, las células iniciales del mesodermo proceden del endodermo. En unos pocos grupos, como los anfibios, parte de la tercera capa de células proceden del ectodermo; esto se conoce como **ectomesodermo** (Gr. *ecto*, exterior, + *mesos*, medio + *deros*, piel) para distinguirlo del verdadero mesodermo, formado a partir del endodermo.

Al final de la gastrulación, el ectodermo cubre al embrión, y el mesodermo y el endodermo se encuentran en su interior (Figura 8-9). Como resultado, las células tienen nuevas posiciones y nuevos «vecinos», con lo que las interacciones entre las células y las hojas embrionarias generarán nuevos rasgos del modelo corporal.

Formación del celoma

Un **celoma** (Gr. *koilos*, cavidad) es una cavidad corporal limitada completamente por mesodermo; la banda de mesodermo con su celoma interno se encuentra en el interior del espacio ocupado previamente por el blastocoele (Figura 8-9). ¿Cómo ocurre esto? Durante la gastrulación, el blastocoele es ocupado, parcial o totalmente, por el mesodermo. La cavidad celomática aparece en el mesodermo por uno de los dos siguientes procesos: **esquizocelia** o **enterocelia**. Estos métodos se tratan más adelante y en la página 162. Un celoma formado por esquizocelia es funcionalmente equivalente a otro formado por enterocelia. El proceso por el que se forma el celoma es un carácter heredado que resulta útil para agrupar animales de acuerdo con los conjuntos de caracteres del desarrollo mencionados anteriormente.

Cuando se completa la formación del celoma, el cuerpo tiene tres hojas embrionarias y dos cavidades

(Figura 8-9). Una cavidad es el tubo digestivo, y la otra es la cavidad celomática, llena de líquido. El celoma, limitado por paredes mesodérmicas, ha ocupado por completo el blastocoele. El mesodermo que rodea al celoma producirá eventualmente capas de músculos, entre otras estructuras. El conjunto del celoma y la musculatura puede constituir un esqueleto hidrostático, como en las lombrices de tierra.

CONJUNTOS DE CARACTERES DEL DESARROLLO

Existen dos grandes grupos de animales triblásticos, los **protóstomos** y los **deuteróstomos**. Estos grupos se distinguen por un conjunto de cuatro caracteres del desarrollo: (1) posición radial o espiral de las células durante la segmentación, (2) segmentación del citoplasma reguladora o en mosaico, (3) destino del blastoporo para dar lugar a la boca o al ano, y (4) formación del celoma esquizocélica o enterocélica. Los moluscos y las lombrices, entre otros, pertenecen a los protóstomos. Las estrellas de mar, los peces y las ranas, entre otros, son deuteróstomos.

Desarrollo de los deuteróstomos

Patrones de segmentación

La **segmentación radial** (Figura 8-10) recibe este nombre porque las células embrionarias se disponen con una simetría radial con respecto al eje polo animal-polo vegetativo. En la segmentación radial de las estrellas de mar el primer plano de división pasa exactamente por el eje, dando lugar a dos células hijas idénticas (llamadas blastómeros). En la segunda división, se forman surcos simultáneamente en los dos blastómeros, también paralelos al eje animal-vegetativo, pero perpendiculares al surco de la primera división. Los siguientes surcos se forman a la vez en los cuatro blastómeros hijos, esta vez perpendiculares al eje animal-vegetativo, produciendo dos filas de cuatro células cada una. Cada hilera de células se sitúa exactamente sobre las células de la hilera subyacente (Figura 8-10). Las divisiones subsiguientes dan como resultado un embrión compuesto por varias hileras de células.

Una segunda característica de la segmentación se refiere al destino de blastómeros aislados y del citoplasma que contienen. Este rasgo no cobró importancia hasta que los biólogos llevaron a cabo experimentos con embriones al comienzo de la segmentación. Imaginemos un embrión en el estado de cuatro células (Figura 8-10). En último término, todas las células de un organismo derivan de estas cuatro, pero ¿cuándo quedan determinados los productos de cada una de ellas? Si se quita una célula del grupo ¿pueden el resto seguir desarrollándose hasta formar un organismo normal?

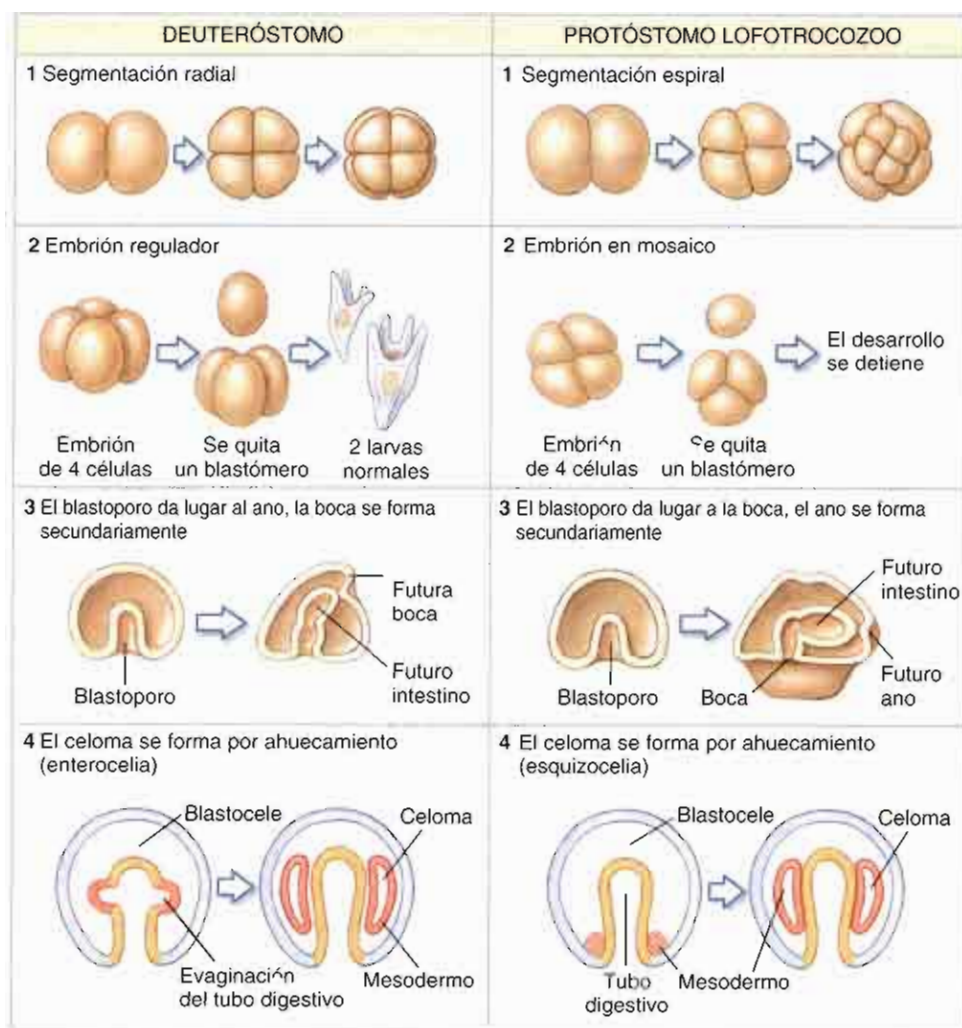


Figura 8-10

Tendencias del desarrollo en protóstomos y deuteróstomos. Estas tendencias están muy modificadas en algunos grupos, como los vertebrados. La segmentación en los mamíferos es rotacional, antes que radial; en los reptiles, las aves y muchos peces, la segmentación es discoidal. Los vertebrados también han desarrollado un mecanismo derivado de la formación del celoma, que es básicamente esquizocélico.

La mayoría de los deuteróstomos tienen un **desarrollo en mosaico**, en el que el destino de cada célula depende más de sus interacciones con las células vecinas que de la porción de citoplasma que recibe durante la segmentación. En estos embriones, y al menos al principio del desarrollo, cada célula es capaz de dar lugar a un embrión completo si se la separa del resto (Figura 8-11). En otras palabras, un blastómero temprano tiene originalmente la capacidad de seguir más de un patrón de diferenciación, pero la interacción con otras células limita sus posibilidades. Si un blastómero resulta eliminado de un embrión temprano, el resto de los blastómeros pueden alterar sus destinos normales para compensar la pérdida y dar lugar a un embrión completo. Esta capacidad de adaptación se denomina desarrollo regulador.

Destino del blastoporo

Un embrión **deuteróstomo** (Gr. *deuteros*, segundo, + *stoma*, boca) pasa por los estados de blástula y gástrula y forma un tubo digestivo completo. El blastoporo forma ano, y una segunda abertura, sin denominación, da lugar a la boca, como indica la etimología del nombre del grupo.

Formación del celoma

La última característica de los deuteróstomos está relacionada con el origen del celoma. En la **enterocelia** (Gr. *enteron*, tubo digestivo, + *koilos*, cavidad), el mesodermo y el celoma se forman a la vez. En la enterocelia, la gastrulación comienza en un lado de la gástrula que se introduce en el interior, para constituir el arquenteron o cavidad digestiva. Conforme el arquenteron continúa creciendo hacia dentro, sus paredes laterales se expanden formando un compartimiento celomático semejante a un saco (Figura 8-10). El compartimiento celomático se desprende para constituir un espacio limitado por mesodermo que rodea al tubo digestivo (Figura 8-10). En este espacio se acumula líquido. Nótese que las células que forman el celoma durante la enterocelia proceden de una región del endodermo distinta de la que configura el celoma durante la esquizocelia (Figura 8-10).

Ejemplos del desarrollo de los deuteróstomos

Las líneas generales del desarrollo de los deuteróstomos que acabamos de dar varían en ciertos detalles según el animal estudiado. La presencia de grandes cantidades de vitelo en algunos embriones complica además la secuencia del desarrollo. Unos pocos ejemplos de secuencias específicas ilustrarán esta variación.

Variaciones en la segmentación de los deuteróstomos

El patrón típico de los deuteróstomos es la segmentación radial, pero las ascidias (cordados tunicados) tienen **segmentación bilateral**. En los huevos de las ascidias, el eje anteroposterior queda definido antes de la fecundación por la distribución asimétrica de diversos

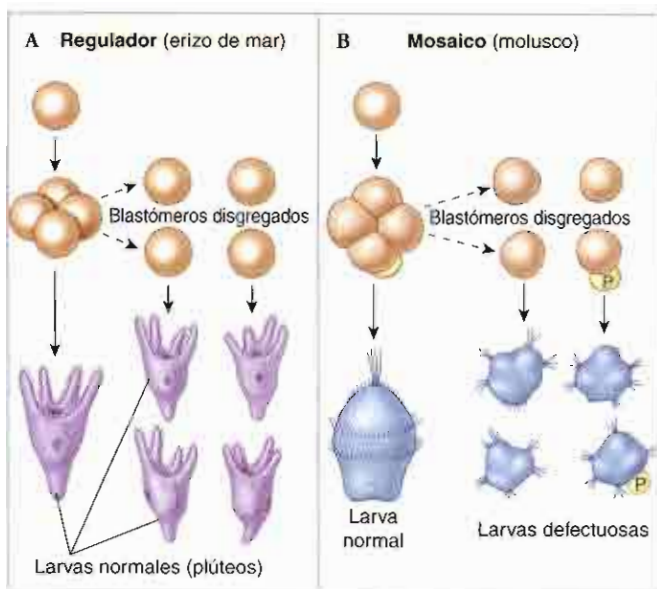


Figura 8-11

Desarrollos regulador y en mosaico. **A**, desarrollo regulador. Cada uno de los blastómeros iniciales (como los del erizo de mar), cuando se separa de los demás, forma una pequeña larva plúteo. **B**, Desarrollo en mosaico. En un molusco, cuando los blastómeros se separan, cada uno da lugar a una parte del embrión. El mayor tamaño de algunas de las larvas defectuosas es debido a la formación de un lóbulo polar (P) compuesto de citoplasma del polo vegetativo, que recibe únicamente este blastómero.

componentes del citoplasma (Figura 8-12). El primer surco de división pasa por el eje animal-vegetativo, dividiendo el citoplasma asimétrico por igual entre los dos primeros blastómeros. De esta forma, la primera división separa en el embrión sus futuras mitades izquierda y derecha, lo que establece su simetría bilateral (de aquí la denominación de segmentación holoblástica bilateral). Cada sucesiva división se orienta de acuerdo con este plano de simetría, de manera que la mitad del embrión formado en un lado de la primera división es la imagen especular de la otra mitad, en el lado opuesto.

La mayoría de los mamíferos poseen huevos isolecitos y un tipo de segmentación exclusivo, que recibe el calificativo de **rotacional** debido a la orientación respectiva de los blastómeros durante la segunda división de la segmentación (véase el desarrollo del ratón en la Figura 8-7E). La segmentación en los mamíferos es más

lenta que en cualquier otro grupo animal. En la especie humana, la primera división se completa unas 36 horas después de la fecundación, y las divisiones subsiguientes se suceden a intervalos de 12 a 24 horas. Como en muchos otros animales, el primer plano de división en la segmentación sigue el eje animal-vegetativo y forma un embrión de dos células. Sin embargo, durante la segunda división uno de estos blastómeros se divide meridionalmente (es decir, por el eje animal-vegetativo), mientras que el otro lo hace ecuatorialmente (perpendicularmente al eje animal-vegetativo). De esta forma el plano de división de un blastómero gira 90° con respecto al del otro blastómero, de donde deriva la denominación de segmentación rotacional. Además, las primeras divisiones son asincrónicas: no todos los blastómeros se dividen a la vez. Por ello, los embriones de los mamíferos no crecen regularmente de dos a cuatro y a ocho blastómeros, sino que muchas veces contienen un número impar de células. Tras la tercera división, las células adoptan repentinamente una configuración muy apretada, que se estabiliza mediante uniones celulares estrechas entre las células externas del embrión. Estas células externas constituyen el **trofoblasto**, que no es parte del embrión en sí mismo, sino que formará la porción embrionaria de la placenta cuando el embrión se implante en la pared uterina. Las células que dan lugar al embrión propiamente dicho son las células del interior, denominadas **masa celular interna** (véase el estado de blástula en la Figura 8-13E).

Los cigotos telolecitos de los reptiles, las aves y la mayoría de los peces se dividen por **segmentación discoidal**. Debido a la gran masa de vitelo de estos huevos meroblasticos, la segmentación está limitada a un pequeño disco de citoplasma situado sobre una gran esfera de vitelo (véase el desarrollo del pollo, Figura 8-7D). Los primeros surcos de la segmentación dividen este disco de citoplasma para dar lugar a una única capa de células llamada blastodermo. Las siguientes divisiones escinden el blastodermo en cinco o seis capas de células (Figura 8-13D).

Variaciones en la gastrulación de los deuteróstomos En las estrellas de mar, la gastrulación comienza cuando todo el polo vegetativo de la blástula se aplatina hasta constituir la **placa vegetativa**. A esto le sigue un proceso llamado **invaginación**, en el que la placa vegetativa (una lámina de tejido epitelial) se pliega hacia dentro y se extiende en el interior del blastoceles aproximada-

Figura 8-12

Segmentación bilateral en embriones de ascidia. La primera división de la segmentación reparte el citoplasma, distribuido asimétricamente, por igual entre los dos primeros blastómeros, estableciendo los futuros lados derecho e izquierdo del animal adulto. La simetría bilateral del embrión se mantiene en las divisiones subsiguientes.



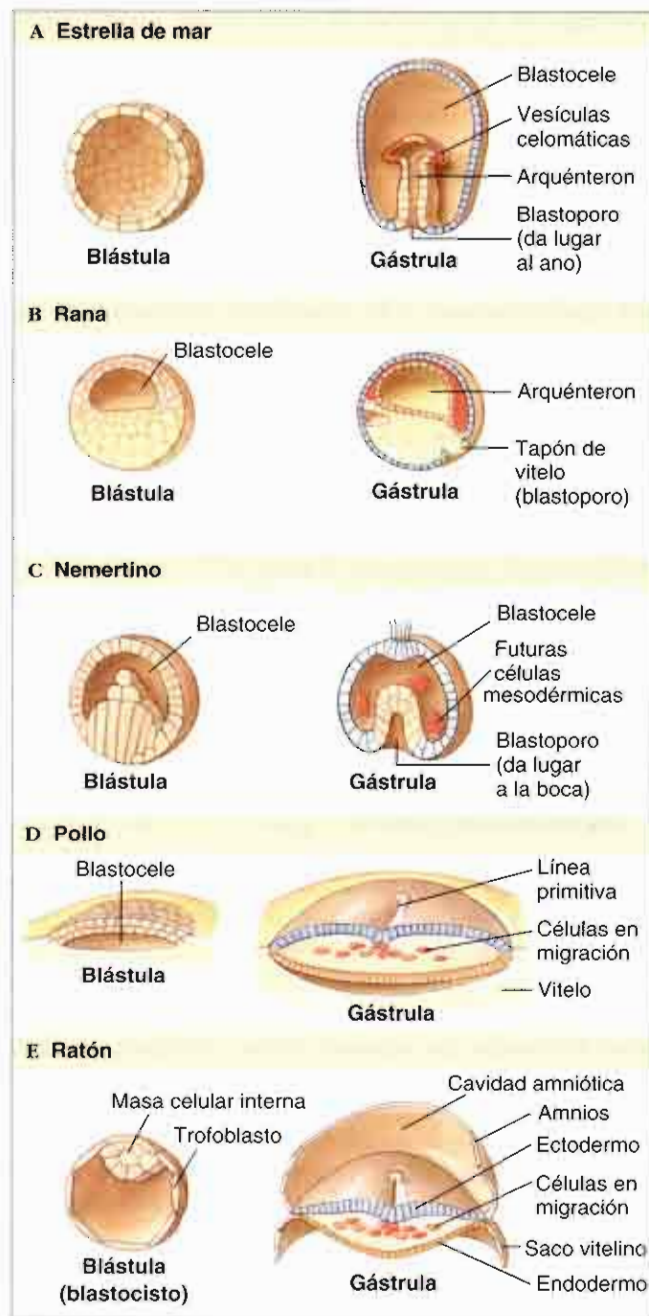


Figura 8-13

Estados de blástula y de gástrula en los embriones de una estrella de mar, una rana, un nemertino, un pollo y un ratón.

damente un tercio de su longitud, creando el **arquenteron** (Figura 8-13A). La formación del celoma es una enterocelia típica. A medida que el arquenteron continúa invaginándose hacia el polo animal, su extremo anterior se expande en dos divertículos sacciformes, las **vesículas celomáticas**, que se separan posteriormente para dar lugar a los compartimientos celomáticos izquierdo y derecho (Figura 8-13A).

El **ectodermo** dará lugar al epitelio de la superficie corporal y al sistema nervioso. El **endodermo** se con-

vertirá en epitelio digestivo. Las saculaciones del arquenteron son el origen del **mesodermo**. Esta tercera hoja embrionaria formará el sistema muscular, el reproductor, el peritoneo (que tapiza las cavidades celomáticas) y las placas calcáreas del endoesqueleto de la estrella de mar.

Las ranas son deuteróstomos con segmentación radial pero los movimientos morfogenéticos de gastrulación están influidos en gran manera por la masa de vitelo inerte del hemisferio vegetativo del embrión. Las divisiones de la segmentación quedan retardadas en este hemisferio, de forma que la blástula resultante consiste en numerosas células de pequeño tamaño en el polo animal y unas pocas células muy grandes en el polo vegetativo (Figuras 8-7B y 8-13B). La gastrulación en los anfibios comienza cuando las células situadas en el futuro dorso del embrión comienzan a hundirse hacia el interior (invaginarse) hasta constituir un blastoporo en forma de hendidura. Así, al igual que en la estrella de mar, la formación del arquenteron se inicia por una invaginación, pero la gastrulación de los anfibios comienza en la zona marginal de la blástula, donde se unen los hemisferios animal y vegetativo y donde hay menos vitelo que en el polo vegetativo se forma un embrión con dos capas embrionarias (endodermo y ectodermo). La gastrulación progresa conforme las capas de células de esta zona marginal se pliegan hacia dentro sobre el labio del blastoporo y emigran al interior de la gástrula para formar el mesodermo y el endodermo (véase la figura introductoria del Capítulo, p. 174). Las tres láminas así formadas constituyen las capas estructurales primarias que tienen papeles cruciales en la posterior diferenciación del embrión.

En los embriones de aves y reptiles (Figura 8-13D), la gastrulación comienza con un engrosamiento del blastodermo en el extremo caudal del embrión, que migra hacia delante para formar la **línea primitiva** (Figura 8-14). Ésta se convierte en el eje anteroposterior del embrión y en el centro del crecimiento temprano. La línea primitiva es homóloga del blastoporo del embrión de rana, pero en el pollo no se abre a la cavidad digestiva, porque lo impide la masa de vitelo. El blastodermo consiste en dos capas (epiblasto e hipoblasto) entre las que se encuentra el blastocele. Las células de la capa superior, o epiblasto, migran como una lámina hacia la línea primitiva, se enrollan sobre el borde y se introducen como células individuales en el blastocele. Estas células migradoras se separan en dos corrientes: una, que se dirige hacia zonas profundas, desplaza al hipoblasto a lo largo de la línea media y forma el endodermo; la otra corriente se mueve entre el epiblasto y el hipoblasto para dar origen al mesodermo. Las células de la superficie del embrión constituyen el ectodermo. El embrión ya presenta tres capas embrionarias, que en este momento tienen forma de hojas o láminas, con el ectodermo encima y el endodermo debajo. Esta disposición cambia, sin embargo, cuando las tres capas embrionarias se separan del vitelo subyacente

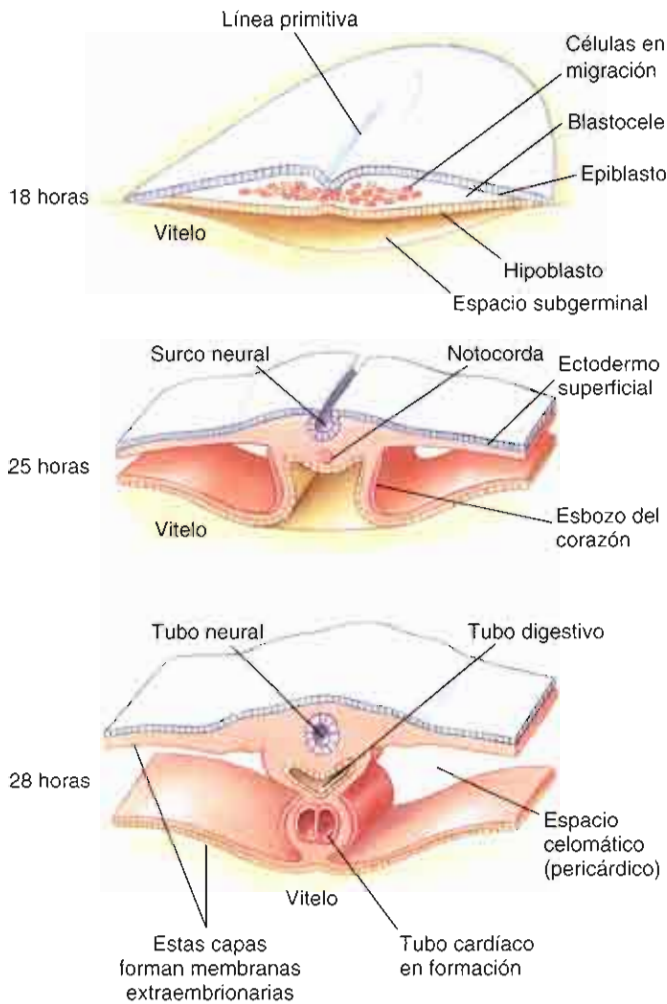


Figura 8-14

Gastrulación en el pollo. Secciones transversales de la región de formación del corazón a las 18, 25 y 28 horas de incubación.

(Figura 8-14) doblándose hacia abajo para formar un embrión trilaminar, que se independiza del vitelo excepto por un pedúnculo laminar en el centro del organismo en formación (Figura 8-22).

La gastrulación en los mamíferos es muy similar a la de las aves y reptiles (Figura 8-13E). Los movimientos de la gastrulación en la masa interna de células producen una línea primitiva. Las células del epiblasto se mueven medialmente a través de la línea primitiva hacia el interior del blastocel, y a continuación células aisladas migran lateralmente a través del blastocel para formar el mesodermo y el endodermo. Las células del endodermo (derivadas del hipoblasto) forman un saco vitelino desprovisto de vitelo, ya que los embriones de mamífero obtienen los nutrientes directamente de la madre a través de la placenta.

Los anfibios, los reptiles y las aves, que tienen cantidades de vitelo moderadas o grandes concentradas en el polo vegetativo del embrión, han desarrollado patrones de gastrulación derivados en los que el vitelo no

interviene en el proceso. El vitelo es un impedimento para la gastrulación, y consecuentemente, ésta se produce alrededor (anfibios) o por encima (reptiles y aves) del vitelo vegetativo. Los huevos de los mamíferos son isolecitos, por lo que podría esperarse que presentasen un modelo de gastrulación similar al de las estrellas de mar. En vez de ello, tienen un patrón más cercano al de los huevos telolecitos. La mejor explicación para ello es el linaje común con aves y reptiles. Los reptiles, las aves y los mamíferos comparten un antecesor común cuyos huevos eran telolecitos. Por ello, los tres grupos heredaron sus respectivos patrones de gastrulación de dicho antecesor y los mamíferos desarrollaron después huevos isolecitos pero manteniendo el modelo telolecito.

Una complicación adicional de los vertebrados es que la formación del celoma se produce por una forma modificada de esquizocelia (Figura 8-10), no por enterocelia. Los cordados invertebrados forman su celoma por enterocelia, como es típico de los deuteróstomos.

Desarrollo de los protóstomos

Patrones de segmentación

La **segmentación espiral** (Figura 8-10) se da en la mayoría de los protóstomos. Se diferencia en dos importantes aspectos de la radial: en vez de dividirse según planos paralelos o perpendiculares al eje polo animal-polo vegetativo, el huevo se divide oblicuamente con respecto a dicho eje, dando lugar típicamente a cuartos de células que se sitúan, no unas sobre otras, sino sobre los surcos que separan células contiguas, es decir, al tresbolillo. Esto hace que la capa superior de células aparezca desplazada (como en una espiral) con relación a la capa inferior de células (Figura 8-10). Además, los huevos con segmentación espiral «empaquetan» sus células como pompas de jabón, mucho más estrechamente de lo que lo hacen los embriones con segmentación radial, cuyas células simplemente se tocan unas a otras (Figura 8-10).

El **desarrollo en mosaico** caracteriza a la mayoría de los protóstomos (Figura 8-10). En él, el destino celular está determinado por la distribución de ciertas proteínas y RNA mensajeros denominados **determinantes morfogenéticos** en el citoplasma del huevo. Conforme progresa la segmentación, estos determinantes morfogenéticos se distribuyen desigualmente entre las células. Cuando un blastómero determinado se aísla del resto del embrión, sigue formando las estructuras características definidas por los determinantes morfogenéticos que contiene (Figura 8-11). Si falta un blastómero en particular, el animal carece de las estructuras normalmente formadas por dicho blastómero, por lo que no puede desarrollarse con normalidad. Este patrón se denomina desarrollo en mosaico, porque el embrión parece ser un mosaico de partes autodiferenciadas.

Destino del blastoporo

Un **protóstomo** (Gr. *protos*, primero, + *stoma*, boca) recibe este nombre porque el blastoporo da lugar a la boca, y la segunda abertura, sin denominación, se convierte en el ano.

Formación del celoma

En los protóstomos se forma una banda de tejido mesodérmico alrededor del tubo digestivo antes de que aparezca el celoma. Cuando existe, la cavidad celomática se forma por **esquizocelia**. Para formar el mesodermo, unas células endodérmicas surgen ventralmente del labio del blastoporo (Figura 8-10) y se desplazan, por **ingresión**, al espacio entre las paredes del arquéteron (endodermo) y la pared externa del cuerpo (ectodermo). Estas células se dividen y producen nuevas células, denominadas precursores mesodérmicos, entre las dos capas celulares existentes (Figura 8-13C). Al proliferar, estas células constituyen el mesodermo. Los embriólogos han estudiado detalladamente los linajes celulares y han establecido que en muchos organismos con segmentación espiral, como los platelmintos, los moluscos y otros animales semejantes, estos precursores mesodérmicos proceden de un gran blástómero, denominado célula 4d, que se encuentra en los embriones de entre 29 y 64 células.

Algunos embriones no desarrollan un celoma. Los platelmintos como *Planaria* llegan hasta el estado de gástrula temprana y forman una hoja mesodérmica como acabamos de describir. El mesodermo ocupa por completo el blastocele y nunca aparece un celoma (Figura 9-3). Los animales sin celoma se denominan **acelomados**. En otros protóstomos, el mesodermo sólo tapiza una cara del blastocele, dejando una cavidad blastocélica lleno de fluido adyacente al tubo digestivo (Figura 9-3). Esta cavidad que rodea al digestivo recibe el nombre de **pseudoceloma** (Gr. *pseudos*, falso, + *koilos*, cavidad); está limitado en su cara interna por el epitelio digestivo, y en su cara externa por una capa de mesodermo yuxtapuesta al ectodermo. De esta forma, el pseudoceloma tiene mesodermo sólo en un lado, mientras que un verdadero **celoma** es una cavidad llena de líquido limitada completamente por mesodermo (Figura 9-3). Los modelos corporales acelomado y pseudocelomado se tratan con detalle en el Capítulo 9.

En los celomados **protóstomos**, como las lombrices de tierra y los moluscos, la hoja mesodérmica se forma como acabamos de describir, y el celoma se origina por **esquizocelia** (Gr. *schizein*, separar, + *koilos*, cavidad). El celoma aparece, como indica la etimología, cuando la banda mesodérmica alrededor del tubo digestivo se abre por el centro y se llena de líquido (Figura 8-10).

Ejemplos de desarrollo protóstomo

Los protóstomos se dividen en dos clados. Uno de ellos, los **protóstomos lofotrocozoos**, contiene a los gusanos

segmentados, a los moluscos (caracoles, babosas, pulpos y demás) y a otros taxones menos conocidos. El nombre de este clado hace referencia a dos rasgos presentes en algunos miembros del grupo: una corona de tentáculos con forma de herradura, llamada el **lofóforo** (pp. 511-512), y una **larva trocófora** (p. 381). Los lofotrocozoos presentan los cuatro rasgos protóstomos que ya hemos descrito (Figura 8-10). Típicamente forman el mesodermo a partir de la célula 4d.

El otro clado, los **protóstomos ecdisozoos**, incluye a los artrópodos (insectos, arañas, cangrejos y sus parientes), los gusanos redondos y otros taxones que mudan su exoesqueleto. El nombre de este clado hace referencia a la muda cuticular, la **ecdisis** (Gr. *ekdýo*, desnudar, pelar).

Variaciones en la segmentación de los protóstomos

La segmentación espiral es típica de los protóstomos, pero una clase de moluscos muy especializada, los Cefalópodos, tiene una segmentación bilateral, como la de las ascidias, unos cordados (p. 184, Figura 8-12). Los pulpos, los calamares y las sepias pertenecen a los Cefalópodos.

Muchos ecdisozoos no presenta segmentación espiral; en algunos, la segmentación es radial y en otros, es de un tipo exclusivo, como la segmentación superficial característica de los insectos.

Los huevos centrolecitos de los insectos sufren una **segmentación superficial** (Figura 8-15), en la que una masa de vitelo central restringe la segmentación al borde citoplásmico del huevo. Este patrón es muy raro, porque la división del citoplasma (citocinesis) no se produce hasta que han tenido lugar muchos ciclos de división nuclear. Tras aproximadamente ocho ciclos mitóticos sin división del citoplasma (lo que da lugar a 256 núcleos), los núcleos migran a la periferia del huevo, libre de vitelo. Unos pocos núcleos en el extremo posterior del huevo quedan rodeados de citoplasma para formar las células polares, que darán lugar a las células germinales del adulto. Después, toda la membrana plasmática del huevo se pliega hacia dentro, aislando cada núcleo en una única célula, lo que da como resultado una capa de células periféricas alrededor de una masa central de vitelo (Figura 8-15). Como el vitelo es un impedimento para la segmentación, este proceso evita la división del mismo, limitando la partición del citoplasma a las zonas que no lo poseen.

Variaciones en la gastrulación de los protóstomos

En la mayoría de los protóstomos, todas las células del mesodermo derivan de la célula 4d (p. 187). Sin embargo, en algunos nemertinos (Figura 8-13C), el mesodermo deriva de un blástómero temprano. En muchos protóstomos ecdisozoos es difícil determinar el origen del mesodermo, debido a la modificación de los patrones de segmentación.

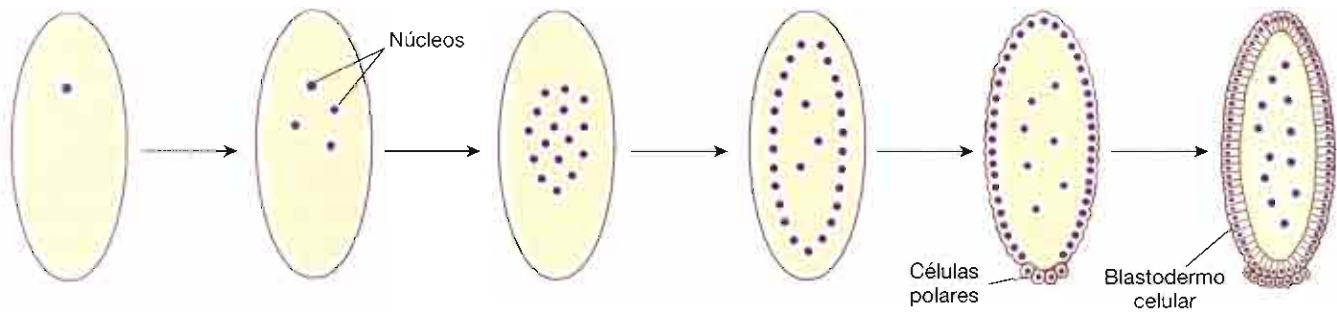


Figura 8-15

Segmentación superficial en un embrión de *Drosophila*. Primeramente, el núcleo del cigoto se divide repetidamente en el endoplasma rico en vitelo, mediante mitosis pero sin citocinesis. Tras varias mitosis, la mayoría de los núcleos migran a la superficie, donde se separan mediante citocinesis dando lugar a células individuales. Algunos núcleos migran al polo posterior para formar las células germinales primordiales, llamadas células polares. Varios núcleos permanecen en el endoplasma donde regularán la degradación del vitelo. La etapa de blastodermo celular corresponde al estado de blástula de otros embriones.

MECANISMOS DE DESARROLLO

Equivalencia nuclear

¿Cómo genera el embrión en desarrollo la multitud de tipos celulares de un organismo multicelular desde el punto de partida del simple núcleo diploide del cigoto? Para muchos embriólogos del siglo XIX solamente parecía haber una respuesta posible: conforme se sucedían las divisiones celulares, el material hereditario tenía que dividirse desigualmente entre las células hijas. Según esta idea, el genoma se iba rompiendo gradualmente, aislándose en unidades cada vez más pequeñas hasta que finalmente quedaba solamente la información necesaria para los rasgos característicos de un único tipo celular. Esto se conoció como la hipótesis de Roux-Weismann, en honor de los dos embriólogos alemanes que desarrollaron el concepto.

Los esfuerzos de Hans Driesch para alterar el desarrollo del huevo fueron descritos poéticamente por Peattie: «He aquí a Driesch sujetando entre dos placas de vidrio huevos del erizo de mar favorito de Loeb, apretándolos, rompiéndolos y deformándolos de todos los modos posibles. Y cuando finalmente dejó de abusar de ellos, iniciaron su desarrollo normal y ordenadamente. ¿Se puede concebir una máquina, preguntaba Driesch, que pudiera ser volcada, sus partes desarmadas y translocadas, y que todavía funcionara con normalidad? Es inimaginable. Pero podemos decirlo del huevo, fecundado o no, que aloja vida latente, con todas las potencialidades presumidas por Aristóteles y con todos los sueños del escultor sobre las formas, sí, y con todo el poder de su brazo.» De Peattie, D.C. 1935. *An Almanac for Moderns*. New York, G. P. Putnam Sons.

Sin embargo, en 1892 Hans Driesch descubrió que si se separan las dos células de un embrión de erizo de mar, ambas daban lugar a larvas normales. Driesch dedujo que ambas células contenían toda la información genética del cigoto original. Sin embargo, esto no fue suficiente para muchos, ya que todavía gran cantidad de embriólogos pensaron que, incluso aunque todas las células contuvieran genomas completos, los núcleos deberían modificarse progresivamente de alguna manera, para deshacerse de la información que no fuera necesaria en el desarrollo de células especializadas.

Con el cambio de siglo, Hans Spemann introdujo un nuevo punto de vista para comprobar la hipótesis de Roux-Weismann. Spemann puso ligaduras de cabello humano alrededor de huevos de tritón cuando estaban a punto de dividirse; las apretó hasta que los huevos estaban casi, pero no del todo, separados en dos mitades. El núcleo quedaba solamente en una mitad del huevo parcialmente dividido; el otro lado permanecía anucleado, conteniendo solamente citoplasma. El cigoto completó su primera división de segmentación solamente en el lado que contenía el núcleo; la mitad anucleada permanecía sin dividirse. Eventualmente, cuando el lado nucleado se había dividido en 16 células, uno de los núcleos de la segmentación emigró atravesando el delgado puente citoplásmico hasta el lado anucleado. Inmediatamente este lado empezó a dividirse y se desarrolló normalmente.

Sin embargo, a veces Spemann observó que la mitad nucleada del embrión se desarrollaba solamente como una especie de esfera anormal de un tejido «gelatinoso». La explicación, según descubrió Spemann, depende de la posición de la media luna gris o creciente gris, un área libre de pigmentos que aparece en la Figura 8-7B. El creciente gris es necesario para el desarrollo normal porque es el precursor del organizador de Spemann del que se habla en la introducción de este capítulo (p. 174).

El experimento de Spemann demostró que cada blastómero contiene suficiente información genética para el desarrollo de un animal completo. En 1938 propuso otro experimento que demostraría que incluso las células somáticas de un adulto contienen un genoma completo. El experimento, que Spemann calificó de «algo fantástico» para la época, supondría extraer el núcleo de una célula huevo y sustituirlo por el núcleo de una célula somática de un individuo distinto. Si todas las células contuvieran la misma información genética que el cigoto, el embrión debería desarrollarse como un individuo genéticamente idéntico a aquel del que procedía el núcleo. Hubo que esperar varias décadas para resolver las dificultades técnicas, pero el experimento se llevó a cabo con éxito en anfibios, y hoy puede realizarse en diversos animales. Actualmente, el proceso se conoce familiarmente como **clonación**. Uno de los mamíferos clonados más famosos, la oveja Dolly, obtuvo el material genético de su núcleo de las glándulas mamarias de una oveja de seis años de edad.

Si todos los núcleos son equivalentes, ¿qué hace que algunas células se desarrollen como neuronas y otras como células musculares? En la mayoría de los animales, excepto en los insectos, hay dos formas fundamentales por las que las células alcanzan diferentes destinos durante el desarrollo: (1) separación citoplásmica de moléculas determinantes durante la segmentación, y (2) interacción entre células vecinas (interacciones inductivas). Todos los animales utilizan ambos mecanismos en cierta medida para producir distintos tipos celulares. Sin embargo, en algunos animales domina la especificación citoplásmica, mientras que en otros prevalecen las interacciones inductivas.

Especificación citoplásmica

Un huevo fecundado contiene componentes citoplásmicos distribuidos irregularmente en su interior. Se cree que estos distintos componentes citoplásmicos contienen determinantes morfogénicos que controlan la diferenciación de la célula hacia un determinado tipo celular. Estos determinantes morfogénicos se encuentran repartidos entre distintos blastómeros como resultado de la segmentación, de forma que el destino de cada célula queda especificado por el tipo de citoplasma que adquiere durante el desarrollo (véase el desarrollo en mosaico, p. 186).

Este proceso es especialmente evidente (y fácilmente observable) en algunas especies de tunicados en los que el huevo fecundado contiene hasta cinco tipos de citoplasma de distintos colores (Figura 8-12). Estos citoplasmas coloreados se separan en diferentes blastómeros que forman, en consecuencia, distintos tejidos y órganos. Por ejemplo, el citoplasma amarillo da lugar a células musculares, mientras que el citoplasma ecuatorial gris produce la notocorda y el tubo neural. El citoplasma claro forma la epidermis larvaria y el citoplasma vegetativo gris da lugar al tubo digestivo.

Inducción embrionaria

La **inducción**, o capacidad de algunas células de provocar una respuesta específica para el desarrollo de otras, es un fenómeno muy extendido en el desarrollo. Los experimentos clásicos, citados en la introducción de la página 174, fueron hechos públicos por Hans Spemann y Hilde Mangold en 1924. Cuando un pedazo del labio dorsal del blastoporo de una gástrula de salamandra se traslada a una posición lateral o ventral en otra gástrula, se invagina y desarrolla una notocorda y somitos musculares. También induce al ectodermo del *hospedador* a formar un tubo neural. Eventualmente se desarrolla un sistema completo de órganos donde se ha colocado el injerto, que puede crecer hasta formar un embrión secundario casi completo (Figura 8-16). Esta criatura está compuesta en parte de tejido injertado y en parte de tejido inducido por el injerto.

Pronto se descubrió que *sólo* los injertos del reborde dorsal del blastoporo son capaces de inducir la formación de un embrión secundario completo o casi completo. Esta zona corresponde a áreas presuntivas de la notocorda, somitos musculares y placa precordoide. Y también se ha sabido que solamente el ectodermo del huésped puede desarrollar un sistema nervioso en el injerto, y que la capacidad reactiva es máxima en el estado precoz de gástrula y declina cuando el embrión recipiente se hace más viejo.

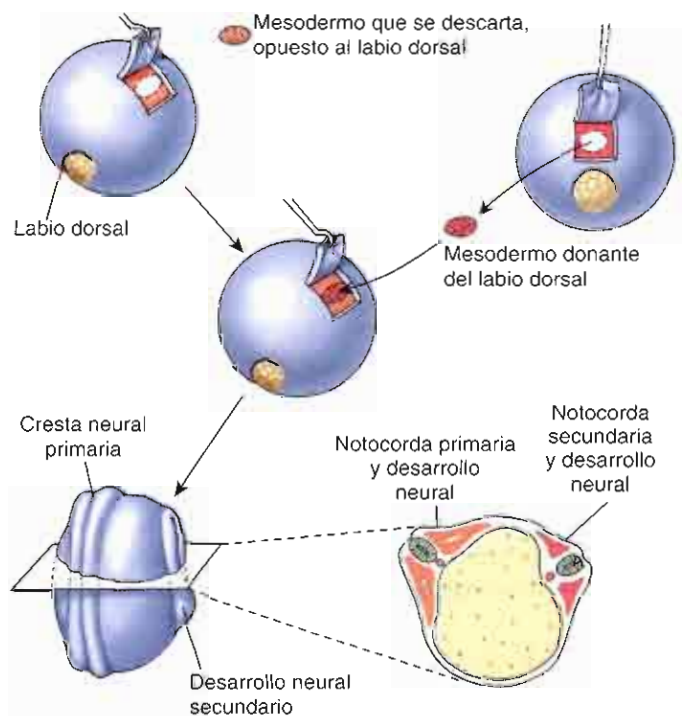


Figura 8-16

Experimento del organizador primario de Spemann y Mangold.

Spemann llamó **organizador primario** al área del reborde dorsal del blastoporo, puesto que ésta era la única región capaz de inducir el desarrollo de un embrión completo en el huésped. Así mismo, llamó al proceso **inducción primaria**, porque creyó que se trataba del primer suceso inductivo del desarrollo. Estudios posteriores demostraron que muchos otros tipos celulares se originan por interacciones inductivas, un proceso denominado **inducción secundaria**.

Generalmente, las células que se han diferenciado actúan como inductoras de otras, indiferenciadas y adyacentes. La secuencia temporal es importante. Una vez que un inductor primario pone en marcha un patrón específico de desarrollo de un tejido, le siguen numerosas inducciones secundarias. Lo que resulta es un patrón secuencial de desarrollo que implica no sólo a inductores, sino también a movimientos celulares, cambios en las propiedades adhesivas de la célula y proliferación celular. No hay un patrón de control general que dirija el desarrollo sino más bien una secuencia de patrones locales en los que cada paso en desarrollo es una subunidad del otro. Al demostrar que cada etapa de la jerarquía del desarrollo es un necesario preliminar para la siguiente, los experimentos de inducción de Hans Spemann se cuentan entre los acontecimientos más importantes de la embriología experimental.

EXPRESIÓN GÉNICA DURANTE EL DESARROLLO

Como cada célula, con escasas excepciones, recibe el mismo material genético, la especificidad y la inducción citoplasmáticas deben implicar la activación de diferentes combinaciones de genes en distintas células. Por tanto, la comprensión del desarrollo embrionario es, en último término, un problema de comprensión de los procesos genéticos implicados. No es sorprendente que la genética del desarrollo se estudiara en primer lugar en el organismo modelo favorito de los genetistas, la mosca del vinagre *Drosophila*. Estos estudios se han repetido en otros animales, como el nematodo *Caenorhabditis elegans*, el pez cebra *Danio rerio*, la rana *Xenopus laevis*, el pollo *Gallus gallus* y el ratón *Mus musculus*. Estas investigaciones sugieren que la epigénesis procede en tres estados generales: la formación de patrones, la determinación de posición en el cuerpo y la inducción de las extremidades y órganos adecuados para esa posición. Cada etapa está guiada por gradientes de productos génicos que funcionan como **morfógenos**.

Formación de patrones

La primera etapa en la organización del desarrollo de un embrión es la formación de patrones: determinación de los ejes anteroposterior, bilateral (izquierdo-derecho) y dorsoventral. Como Spemann demostró en salamandras

el eje anteroposterior del embrión está determinado por el organizador de Spemann, localizado en el creciente gris del cigoto. En *Drosophila*, el eje anteroposterior está ya determinado, incluso antes de la fecundación. Christiane Nüsslein-Volhard y sus colegas en Alemania encontraron que esta determinación se debe a un gradiente de mRNA segregado en el huevo por las células nodriza de la madre. El extremo del huevo que recibe las mayores cantidades de este mRNA está destinado a ser el extremo anterior del embrión y, eventualmente, el del adulto. El mRNA se transcribe a partir de un gen llamado *bicoide* en las células nodriza. Tras la fecundación del óvulo, el mRNA *bicoide* se traduce en una proteína morfogénica llamada bicoide (escrito en redonda, no en cursiva) que se une a otros genes. A su vez, los productos de estos genes inician una reacción en cascada que en último término provoca la aparición de las estructuras anteriores apropiadas. El gen *bicoide* es uno de los aproximadamente treinta genes maternos que controlan la formación de patrones en el embrión. Algunos determinan el eje dorsoventral. El gen *short gastrulation* conduce al desarrollo de estructuras ventrales, como el cordón nervioso.

Uno de los descubrimientos más interesantes de la genética del desarrollo ha sido que los genes del desarrollo de los vertebrados y de otros muchos animales son similares a los de *Drosophila*; se mantienen en una amplia gama de animales. Hay un gen parecido a *bicoide* que interviene en la formación de patrones en los vertebrados. Sin embargo, en los vertebrados, dicho gen, denominado *Pitx2*, determina la posición de ciertos órganos internos en ambos lados del cuerpo. Las mutaciones del *Pitx2* en ranas, pollos y ratones pueden hacer que el corazón y el estómago aparezcan en el lado derecho, en lugar del izquierdo. Tales mutaciones podrían ser también responsables de la inversión en la posición de órganos que a veces ocurre en los seres humanos. *Pitx2* es a su vez activado por una proteína producida por el gen *sonic hedgehog* (*Shh*), similar a un gen de *Drosophila* llamado *hedgehog* (el nombre «*hedgehog*», erizo o puercoespín en inglés, hace referencia al aspecto hirsuto de las moscas que carecen del gen. «*Sonic*» es el nombre de un personaje de videojuegos, *Sonic the Hedgehog*). En los vertebrados, *sonic hedgehog* está activo solamente en el lado izquierdo del extremo anterior de la línea primitiva (Figura 8-13). *Short gastrulation* también tiene su equivalente en los vertebrados, el gen *chordin*, que produce una de las proteínas del organizador de Spemann.

En *Drosophila*, al igual que en otros artrópodos, en los anélidos, en los cordados y en otros grupos hay un importante aspecto de la formación de patrones a lo largo del eje anteroposterior: la **segmentación**, también llamada **metamería**. La segmentación es la división del cuerpo en segmentos o metámeros (Figura 9-7, p. 214). Los segmentos son idénticos al principio del desarrollo, pero más tarde, la activación de diversas combinaciones de genes hace que cada segmento forme diversas estruc-

turas. Por ejemplo, el segmento anterior de los embriones de insectos formará las antenas, los ojos y las piezas bucales, mientras los segmentos posteriores darán lugar a las patas. Los segmentos son obvios en los insectos, pero en los cordados la segmentación sólo es aparente en los somitos que producen estructuras tales como las vértebras y las bandas musculares repetidas (miómeros) de los peces (Figura 24-24, p. 595). En *Drosophila*, el número y orientación de los segmentos están controlados por **genes de la segmentación**. Hay tres clases de genes de la segmentación: genes «gap», «pair-rule» y de la «polaridad de los segmentos»*. Los **genes gap** se activan primero, y dividen al embrión en regiones como cabeza, tórax y abdomen. Los **genes pair-rule** dividen estas regiones en segmentos. Finalmente, los **genes de polaridad de los segmentos** como *hedgehog*, organizan las estructuras en cada segmento, de las anteriores a las posteriores.

Genes homeóticos y *Hox*

Los genes de la segmentación parecen regular la expresión de otros genes, asegurando que sólo están activos en los segmentos adecuados. Estos genes específicos de los segmentos se denominan genes homeóticos. Las mutaciones de los genes homeóticos, o **mutaciones homeóticas**, producen la formación de apéndices u otras estructuras en zonas del cuerpo que no les corresponden. Por ejemplo, en *Drosophila*, el gen homeótico *Antennapedia*, que promueve el desarrollo de las patas, está activo normalmente sólo en el tórax. Si una mutación homeótica activa el gen *Antennapedia* en la cabeza de una larva, el adulto tendrá patas en lugar de antenas (Figura 8-17). *Antennapedia* y otros genes homeóticos, que como muchos otros genes implicados en el desarrollo, contienen una secuencia de 180 pares de bases de DNA, llamada **homeosecuencia** (-*homeobox*). La homeosecuencia produce la zona de una proteína por la que esta se une al DNA de otros genes, activando o bloqueando su expresión.

Hay otros genes, homeóticos o no, que se agrupan cerca de *Antennapedia* sobre el mismo cromosoma en *Drosophila* y que también incluyen una homeosecuencia. Los genes de estos grupos se denominan genes *Hom*. Los genes *Hom* no codifican extremidades u órganos concretos, sino que su función es especificar la situación en el cuerpo, a lo largo del eje anteroposterior. Es interesante que el orden de los genes *Hom* en el cromosoma es el mismo que el orden en que se expresan a lo largo del cuerpo (Figura 8-18). Uno de los descubrimientos más interesantes de finales del siglo veinte fue que existen genes similares a los *Hom* de *Drosophila* en otros insectos,

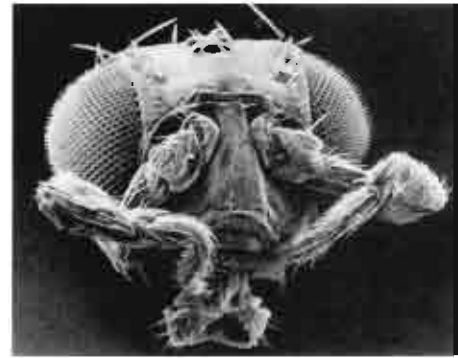


Figura 8-17

Cabeza de una mosca de la fruta, con un par de patas en el lugar en que normalmente se encuentran las antenas. El gen homeótico *Antennapedia* regula normalmente el segundo segmento torácico (con patas), pero la mutación dominante de este gen conduce a este extraño fenotipo.

al igual que en los cordados y en otros animales no segmentados, como las hidras y los nematodos. También existen en plantas y levaduras, y quizás en todos los eucariontes. Tales genes, en organismos distintos de *Drosophila*, se conocen como genes *Hox*. Al igual que los genes *Hom* de *Drosophila*, la mayoría de los genes *Hox* aparecen agrupados sobre un cromosoma. Los mamíferos tienen cuatro grupos, cada uno en un cromosoma diferente, y cada uno con entre 9 y 11 genes *Hox*. Como en *Drosophila*, el orden de los genes *Hox* de un grupo es el mismo que el orden anteroposterior en que se expresan en el organismo.

Morfogénesis de extremidades y órganos

Los genes *Hox* y otros genes de homeosecuencia también tienen un papel en la configuración de órganos y miembros concretos. Como se muestra en las Figuras 8-18 y 8-19, por ejemplo, las regiones cerebrales y la identidad de los somitos están especificadas por determinados genes *Hox* y de homeosecuencia. Muchos otros genes del desarrollo que también están implicados en los patrones generales del cuerpo también contribuyen a conformar extremidades y órganos mediante la producción de gradientes de morfógenos. Un ejemplo, que ha sido estudiado por Cheryll Tickle y sus colegas en el *University College* de Londres, es la formación y el desarrollo de los esbozos de las extremidades en el pollo. Han descubierto que se puede inducir el crecimiento de un nuevo primordio de extremidad en el costado de un embrión mediante el implante de una bolita con factor de crecimiento de los fibroblastos (FGF, siglas en inglés de *Fibroblast Growth Factor*). Este resultado supone que el desarrollo de los miembros se induce normalmente mediante la activación del gen para el FGF en las zonas adecuadas del organismo. El esbozo de miembro puede convertirse en

* N. del T. Existe confusión en la literatura sobre las denominaciones de los genes, que no están sometidas a ningún tipo de regulación o código. Para estos tres tipos de genes concretos, los nombres más extendidos son los que damos aquí, pero pueden encontrarse equivalencias en español más o menos afortunadas, como «gen de la regla de los pares» o «gen de la regla de paridad».

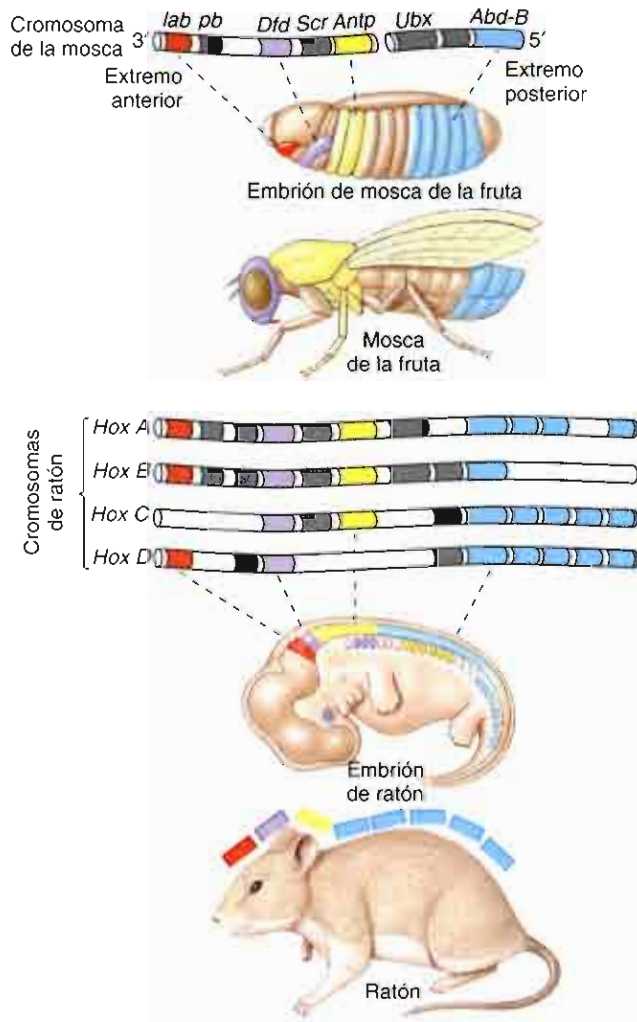


Figura 8-18

Homología de los genes homeóticos en insectos y mamíferos. Tanto en unos (mosca de la fruta) como en otros (ratón) controlan la subdivisión del embrión en regiones de distinto destino ontogénico a lo largo del eje anteroposterior. Los genes homeóticos se encuentran en un solo cromosoma de la mosca de la fruta y en cuatro cromosomas distintos en el ratón. Aparecen señaladas en color las homólogas entre ambos, y las partes del cuerpo en que se expresan. Las partes blancas denotan áreas en las que es difícil identificar homólogas. Los genes Hox mostrados aquí son solamente una pequeña parte de todos los genes homeóticos.

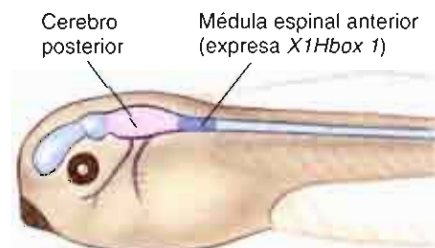
un ala o en una pata según si el FGF se aplica en la parte anterior o en la posterior del pollo.

El FGF también contribuye a dar forma al miembro. Está segregado por células de la **cresta ectodérmica apical**, en el extremo del primordio. El FGF actúa como un morfógeno que crea un gradiente desde la cresta ectodérmica apical hasta la base del primordio. Este gradiente contribuye a establecer un eje proximodistal, uno de los tres ejes que guía el desarrollo de un miembro (Figura 8-20). Los dedos se desarrollan en el extremo del eje proximodistal con la mayor concentración de FGF. El eje anteroposterior está establecido por un gradiente de

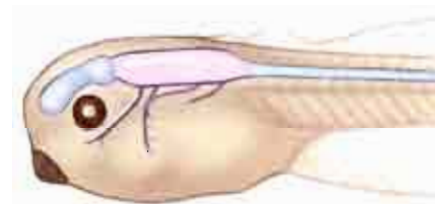
sonic hedgehog, y asegura que los dedos se formarán en el orden correcto. Finalmente, Wn7a, una proteína producida por un gen semejante al gen de polaridad de los segmentos *wingless* en *Drosophila*, contribuye a determinar el eje dorsoventral. Wn7a hace que el lado dorsal del ala o de la pata sea distinto del lado ventral.

Biología evolutiva del desarrollo

Los zoólogos siempre han buscado en la embriología las claves de la historia evolutiva, o filogenia, de los animales. Los rasgos del desarrollo, como el número de hojas embrionarias o el destino del blastoporo, sugieren relaciones evolutivas entre filos diferentes. Los avances en genética del desarrollo, como los descritos en la sección precedente, han hecho que la relación entre la evolución y el desarrollo sea aún más estrecha y han dado lugar a la aparición de una nueva disciplina, denominada biología evolutiva del desarrollo. La biología evolutiva del desarrollo, a menudo conocida familiarmente como evo-devo. Se basa en el hecho de que la evolución es esencialmente un proceso en el que los organismos se hacen diferentes como resultado de cambios en el control genético del desarrollo. El descubrimiento de que los genes que controlan el desarrollo son semejantes en animales tan distintos como las moscas del vinagre y los



Renacuajo control



Renacuajo inyectado con anticuerpos para la proteína X1Hbox 1

Figura 8-19

Alteración del desarrollo normal del sistema nervioso central de un renacuajo por la inhibición de una proteína reguladora de homeodominio. Cuando la proteína (codificada por una secuencia homeótica de DNA conocida por X1Hbox 1) fue inactivada por anticuerpos específicos contra ella, el área que debería haber formado la porción anterior de la espina dorsal se transformó en su lugar en la parte posterior del cerebro.

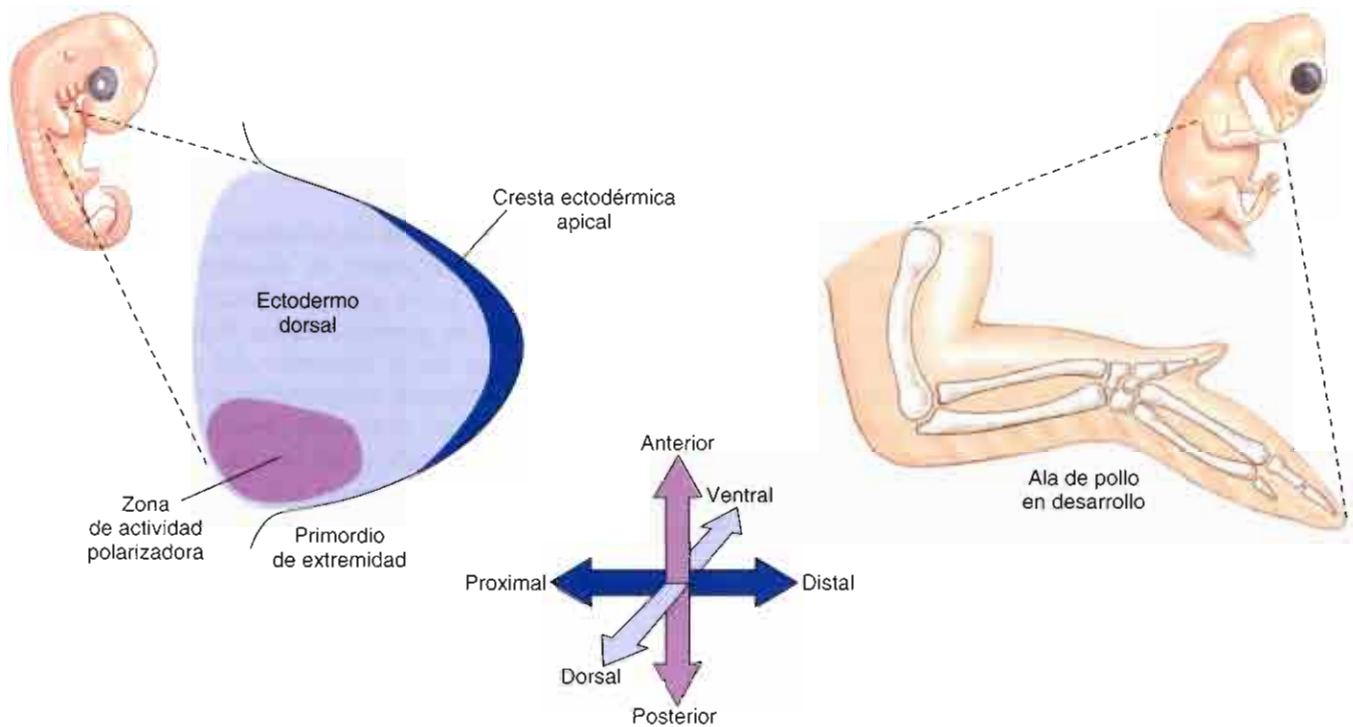


Figura 8-20

Morfogénesis de un esbozo de extremidad en un vertebrado. Se muestra el esqueleto del miembro en un pollo adulto para comparación. Se establecen tres ejes en el primordio: un eje proximo-distal por el factor de crecimiento de fibroblastos (FGF) procedente de la cresta ectodérmica apical; un eje anteroposterior por la proteína *sonic hedgehog* procedente de la zona de actividad polarizadora; y un eje dorsoventral por la proteína *Wn7a* procedente del ectodermo dorsal.

ratones indica esperanzadoramente que podremos reconstruir la historia evolutiva de los animales si comprendemos cómo llegó a diferir el funcionamiento de estos genes. La biología evolutiva del desarrollo ya ha aportado varios conceptos importantes a nuestra concepción de la evolución, pero el campo es tan nuevo que sería prematuro aceptar tales ideas como permanentes. Es mejor considerarlas como interrogantes para estudios posteriores.

¿Los modelos de organización de los animales bilaterales son fundamentalmente similares? Como se vio en la página 190, el gen *chordin*, uno de los responsables del desarrollo del sistema nervioso en la región dorsal de las ranas, es semejante a *Short gastrulation*, necesario para el desarrollo del cordón nervioso ventral en *Drosophila*. Además, el gen *decapentaplegic* promueve el desarrollo dorsal en *Drosophila*, y el gen similar *bone morphogenetic protein-4* hace lo mismo ventralmente en las ranas. En otras palabras, los insectos y los anfibios, cuyos diseños corporales son tan distintos, en realidad comparten un control similar de sus patrones dorsoventrales, excepto que uno está «boca abajo» comparado con el otro. Estos descubrimientos han llevado a retomar una idea propuesta por primera vez en 1822 por el naturalista francés Etienne Geoffroy St. Hilaire, cuando se dio cuenta que al hacer la disec-

ción de una langosta situada «boca arriba», el cordón nervioso se encontraba sobre el tubo digestivo, y el corazón por debajo, como en un vertebrado en posición normal. La idea de que un vertebrado es como un invertebrado «boca abajo» fue rápidamente rechazada, pero actualmente los biólogos están considerando de nuevo si los modelos corporales de protóstomos y deuteróstomos están simplemente invertidos uno con respecto al otro.

¿Puede deducirse la anatomía de las especies ancestrales extintas a partir de los genes del desarrollo compartidos por sus descendientes? El hecho de que los patrones dorsoventrales sean similares en protóstomos y deuteróstomos. Sugiere que el antecesor común más reciente de ambas ramas tenía un modelo de organización dorsoventral similar, con un corazón y un sistema nervioso separados por el tubo digestivo. También se puede deducir, a partir de la semejanza de los grupos *Hom/Hox* en los insectos y los cordados, que el antecesor común más reciente de protóstomos y deuteróstomos pudo haber sido segmentado, y que tales segmentos se diferenciaron por la acción de genes similares. Puede que también tuviera ojos rudimentarios, como se deriva del hecho de que genes semejantes, *eyeless/Pax-6*, están implicados en la formación de los ojos en diversos protóstomos y deuteróstomos.

¿La evolución progresa por la acumulación gradual de numerosas mutaciones pequeñas o puede actuar a través de relativamente pocas mutaciones en unos cuantos genes del desarrollo? El hecho de que la formación de patas o de ojos pueda inducirse mediante la mutación en un gen sugiere que estos y otros órganos se desarrollan modularmente. Si esto es así, se podrían haber adquirido o perdido miembros u órganos completos durante la evolución como resultado de una o unas pocas mutaciones, lo que desafiaría la teoría de Darwin del gradualismo (p. 134). Si esto es correcto, entonces la evolución aparentemente rápida de numerosos grupos de animales durante los pocos millones de años de la explosión cámbrica se explicaría con mayor facilidad. En vez de necesitar la mutación de numerosos genes, cada una de ellas con un pequeño efecto, la evolución de los distintos grupos podría ser el resultado de cambios en el ritmo, el número o la expresión de unos pocos genes del desarrollo.

DESARROLLO DE LOS VERTEBRADOS

La herencia común de los vertebrados

Un dato muy revelador de la herencia compartida por los vertebrados es su patrón de desarrollo común. Donde mejor se ve es en la gran semejanza de sus embriones tras el estado de gástrula (Figura 8-21). La similitud se produce en un breve momento del desarrollo, cuando los caracteres básicos compartidos por los cordados (tubo nervioso dorsal, notocorda, hendiduras faríngeas con arcos aórticos, corazón ventral y cola postanal) están presentes aproximadamente en la misma etapa del desarrollo. Este punto de igualdad, cuando los embriones son casi intercambiables, es de lo más extraordinario, si se tiene en cuenta la gran variedad de huevos y los muy di-

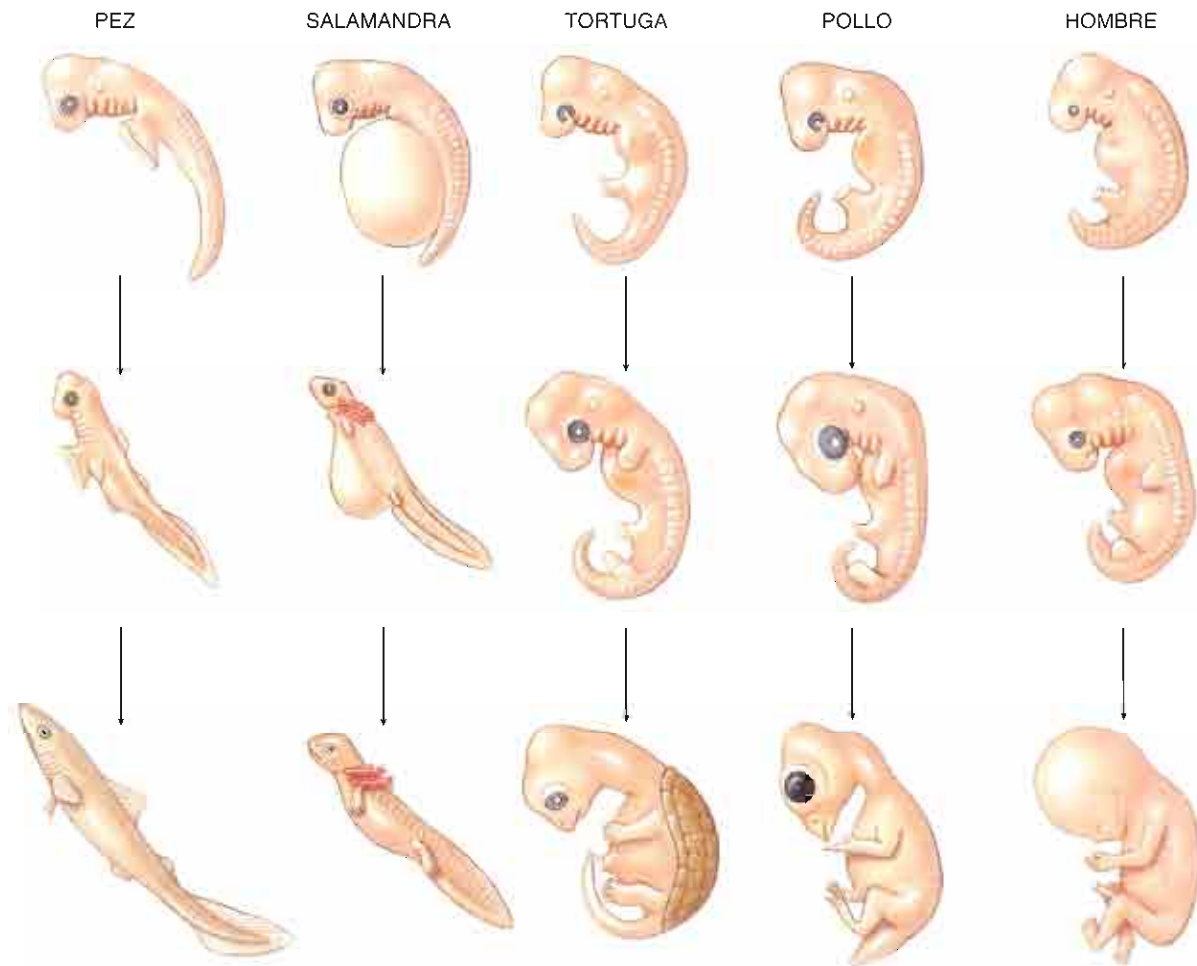


Figura 8-21

Embriones de vertebrados. Embriones tan distintos como los de un pez, un tritón, una tortuga, un ave y un ser humano muestran una gran semejanza tras la gastrulación. En este estado (fila de arriba) presentan rasgos comunes a todo el subfilo Vertebrados. Conforme avanza el desarrollo divergen, y cada uno se va haciendo más reconocible como miembro de su clase, orden, familia y especie respectivos.

ferentes tipos de desarrollo temprano que han convergido hacia un diseño común. Después, y conforme continúa el desarrollo, los embriones se diferencian en ritmo y en dirección, haciéndose reconocibles como miembros de su clase, después de su orden, luego de su familia y, finalmente, de su especie. La contribución fundamental del desarrollo de los vertebrados a nuestro conocimiento de la homología y la herencia evolutiva compartida se describe en el Capítulo 6, en la sección de Ontogenia, filogenia y recapitulación, página 129.

Los amniotas y el huevo amniótico

Los reptiles, las aves y los mamíferos forman un grupo monofilético de vertebrados denominado **Amniotas**, porque sus embriones se desarrollan en el interior de un saco membranoso, el **amnios**. El amnios es una de las cuatro **membranas extraembrionarias** que componen un sofisticado sistema de sustento y protección en el **huevo amniótico** (Figura 8-22), que evolucionó cuando los primeros amniotas aparecieron a finales del Paleozoico.

El **amnios**, es una bolsa llena de líquido que encierra al embrión y le proporciona un medio acuoso en el que flota, protegido de choques y adherencias. El huevo amniótico, provisto de cáscara, podía dejarse en un nido en tierra, lo que liberaba a los primeros amniotas del entorno acuático, haciendo así posible que los vertebrados conquistaran la tierra.

La evolución de la primera membrana extraembrionaria, el **saco vitelino**, es en realidad millones de años anterior a la aparición de los amniotas. El saco vitelino, con su vitelo interior, es un carácter patente en todos los embriones de peces. Tras la eclosión, la larva de pez en crecimiento depende del vitelo restante para mantenerse hasta que comience a alimentarse por sí misma (Figura 8-23). La masa de vitelo es una estructura extraembrionaria, ya que no es realmente una parte del embrión en sí, y el sa-

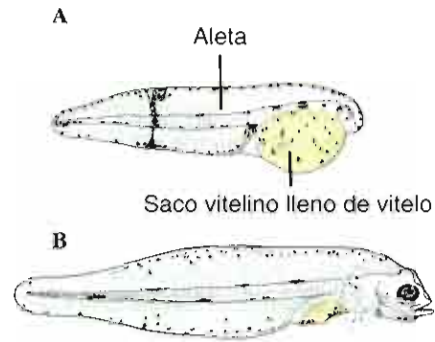


Figura 8-23

Larva de pez con su saco vitelino. **A**, La larva de un lenguado, de un día de edad, tiene un gran saco vitelino. **B**, Tras diez días de crecimiento, la larva ha desarrollado una boca, órganos sensoriales y un tubo digestivo. Agotadas sus reservas de vitelo, ahora debe procurarse su propio sustento para crecer y sobrevivir.

co vitelino es una **membrana extraembrionaria** porque es una estructura accesoria que se desarrolla aparte del cuerpo del embrión y se desecha una vez que se ha consumido el vitelo.

El **alantoides** es un saco que sale del tubo digestivo posterior y funciona como depósito de los desechos metabólicos que se acumulan durante el desarrollo y como superficie respiratoria para el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono.

El **corion**, la membrana más externa, que se encuentra justo bajo la cáscara de la concha y encierra a todo el sistema embrionario. Conforme el embrión crece y aumenta su demanda de oxígeno, el corion y el alantoides se fusionan para formar la **membrana corioalantoidea**. Esta doble membrana está provista de una rica red vascular conectada a la circulación del embrión. Situada inmediatamente por debajo de la cáscara porosa, la membrana corioalantoidea funciona como un pulmón provisional a través del cual se produce el libre intercambio de gases,

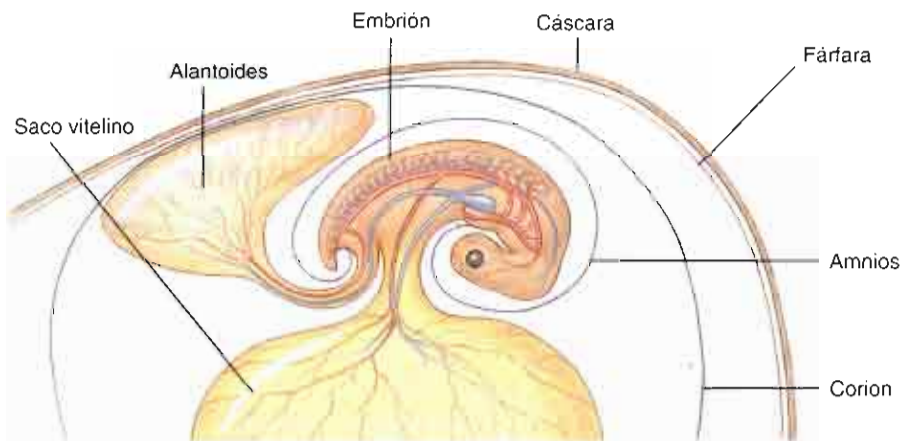


Figura 8-22

Huevo amniótico en una etapa inicial del desarrollo, en el que se muestra un embrión de pollo y sus membranas extraembrionarias.

niótico proporciona un completo sistema de sustento vital para el embrión, encerrado en una cáscara dura. El huevo amniótico es una de las adaptaciones más importantes que ha aparecido en la evolución de los vertebrados.

La evolución de un huevo amniótico con cáscara hizo que la reproducción necesitara de la fecundación interna. El macho debe introducir el esperma directamente en el tracto reproductor de la hembra, ya que los espermatozoides deben alcanzar el óvulo antes de que se forme la cáscara que lo envuelve.

La placenta y el desarrollo temprano de los mamíferos

En vez de desarrollarse en el interior del huevo como el resto de los amniotas, los embriones de los mamíferos pusieron en práctica la ocurrente estrategia de desarrollarse dentro del cuerpo de la madre. Ya hemos visto cómo el desarrollo de los mamíferos primitivos se parece mucho al de los amniotas que ponen huevos. Los primeros mamíferos también ponían huevos, y aún hoy en día, hay mamíferos, los **monotremas** (el ornitorrinco y el equidna) que ponen huevos con mucho vitelo, muy parecidos a los de las aves. En los **marsupiales** (mamíferos con marsupio, como el oposum y los canguros), los embriones se desarrollan durante algún tiempo en el útero de la madre. Pero el embrión no «echa raíces» (no se implanta) en la pared uterina, y en consecuencia recibe poco alimento de su madre antes del nacimiento. Por tanto, las crías de los marsupiales nacen inmaduras y deben guarecerse en una bolsa de la pared abdominal de la madre, donde se alimentan con leche (la reproducción de los marsupiales se describe en las pp. 703-706).

Todos los restantes mamíferos, que componen el 94% de la clase Mamíferos, son **mamíferos placentarios**. Han desarrollado una **placenta**, una sorprendente

Una de las cuestiones más intrigantes que plantea la placenta es ¿por qué no es rechazada inmunológicamente por la madre? Tanto la placenta como el embrión son genéticamente extraños para la madre porque contienen proteínas (el llamado complejo principal de histocompatibilidad, p. 874) distintas a las suyas. Cabría esperar que los tejidos uterinos rechazaran el embrión al igual que la madre rechazaría un órgano trasplantado de su propio hijo. La placenta es el único trasplante extraño con éxito, o **alógrafo**, porque ha desarrollado medidas para suprimir la respuesta inmunitaria que aparecería normalmente contra el feto por parte de la madre. Experimentos recientes sugieren que el corion produce proteínas y linfocitos que bloquean la respuesta inmunitaria normal al suprimir la formación de anticuerpos específicos por parte de la madre.

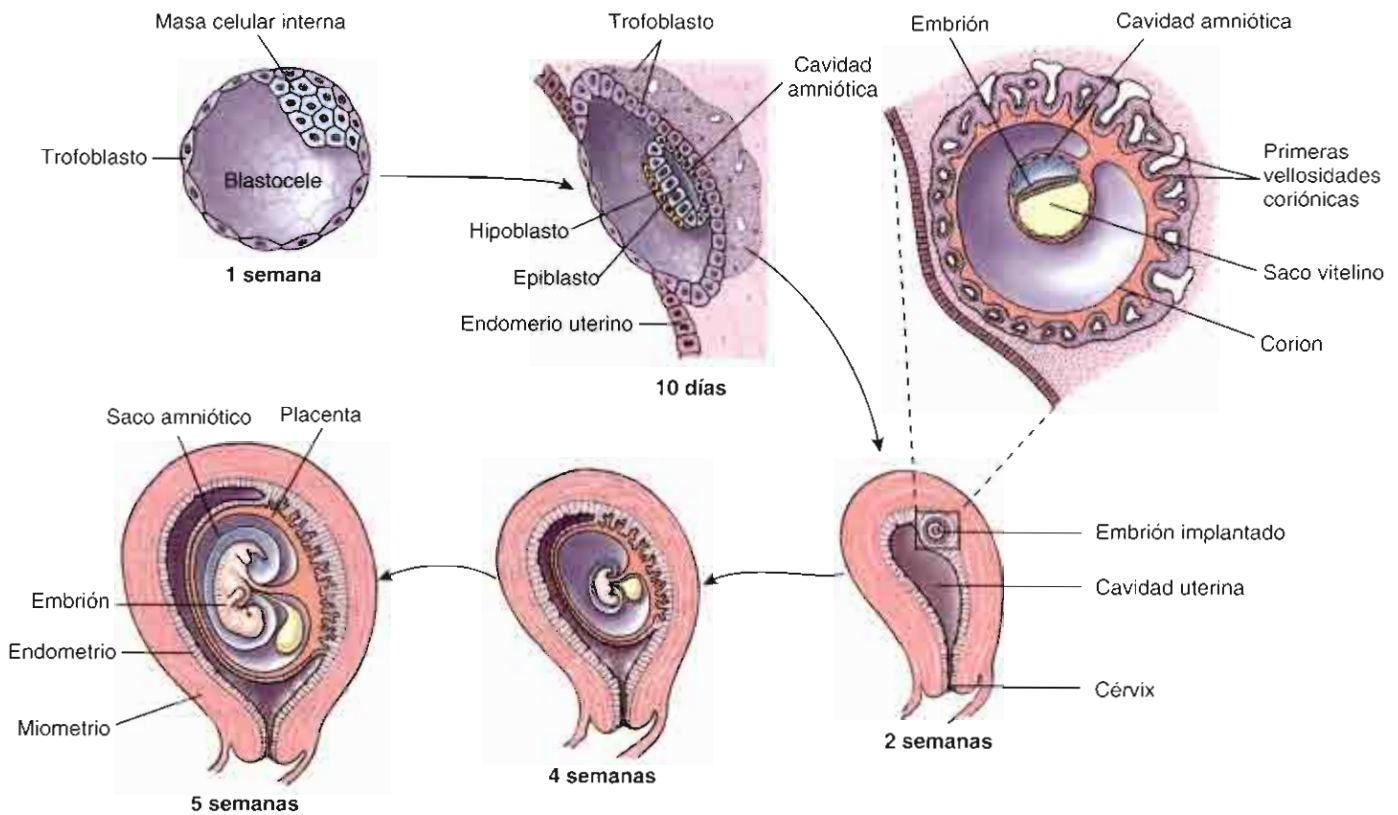
evolución de este órgano fetal requirió una reestructuración sustancial, no sólo de las membranas extraembrionarias que forman la placenta, sino también del oviducto materno, parte del cual tuvo que dilatarse para formar un alojamiento a largo plazo para el embrión, el **útero**. A pesar de estas modificaciones, el desarrollo de las membranas extraembrionarias en los mamíferos placentarios es muy similar al de los amniotas que ponen huevos (comparar las Figuras 8-22 y 8-24).

Los primeros estados de la segmentación de los mamíferos, descritos en la Figura 8-13E, tienen lugar mientras el **blastocisto** baja por el oviducto hacia el útero, propulsado por mecanismos ciliares y peristalsis muscular. Cuando el blastocisto humano tiene unos 6 días y está formado por unas 100 células, contacta con el endometrio uterino (el epitelio del útero) y se implanta (Figura 8-25). Al contactar, las células del trofoblasto proliferan rápidamente y producen enzimas que atacan y degradan el epitelio del endometrio, lo que permite al blastocisto hundirse en él. Para el undécimo o duodécimo día el blastocisto está totalmente enterrado y rodeado por una «laguna» de sangre materna. El trofoblasto se hace más grueso, y envía miles de diminutos salientes digitiformes, las **vellosidades coriónicas**. Estos salientes se hunden a modo de raíces en el endometrio uterino después de que se haya implantado el embrión. A medida que se produce el crecimiento y las necesidades embrionarias de alimento e intercambio de gases aumentan, la gran proliferación de vellosidades en la placenta invade ampliamente toda su superficie. Aunque la placenta humana de un feto llegado a término mida sólo 18 cm de



Figura 8-24

Esquema general de las membranas extraembrionarias de un mamífero, que muestra su desarrollo paralelo al del pollo (compárese con la Figura 8-22). La mayor parte de las membranas extraembrionarias de los mamíferos han sido redirigidas hacia nuevas funciones.

**Figura 8-25**

Desarrollo inicial del embrión humano y sus membranas extraembrionarias.

diámetro su superficie absorbente total es aproximadamente de 13 m^2 : 50 veces la superficie de la piel en el niño recién nacido.

Dado que el embrión de los mamíferos está protegido y alimentado por la placenta en vez de nutrirse del vitelo almacenado, ¿qué ocurre con las cuatro membranas extraembrionarias que ha heredado de los primeros amniotas? El amnios permanece sin modificar y es una cubierta acuática protectora en la que flota el embrión. El saco vitelino persiste, aunque no contiene vitelo. Ahora tiene una nueva función: durante la primera parte del desarrollo es la fuente de células madre que dan lugar a las células sanguíneas y los linfocitos. Estas células madre posteriormente emigran al interior del embrión en desarrollo. Las otras dos membranas, alantoides y corion, se destinan totalmente a nuevas funciones. El alantoides pronto deja de utilizarse como almacén de residuos metabólicos. En lugar de esto deviene el **cordón umbilical** que relaciona física y funcionalmente al embrión con la placenta. El corion, por otro lado, constituye la mayor parte de la placenta misma. El resto de la placenta se forma a partir del endometrio uterino adyacente.

El embrión crece rápidamente y, al final de la cuarta semana de desarrollo, todos los órganos principales del cuerpo han comenzado a formarse. En ese momento el embrión mide unos 5 mm y pesa 0.02 g. Durante las dos primeras semanas de desarrollo (el **período germinal**)

el embrión es bastante resistente a las influencias externas. Sin embargo, durante las siguientes 8 semanas, cuando se van a conformar la mayoría de los órganos y se delimitará la forma del cuerpo (el **período embrionario**), el embrión es más sensible a alteraciones que pueden causar malformaciones (como la exposición al alcohol o las drogas tomados por la madre) que en cualquier otro período. El embrión pasa a ser **feto** aproximadamente a los 2 meses tras la fecundación. Esto inicia el **período fetal**, que es fundamentalmente una fase de crecimiento, aunque algunos sistemas de órganos (especialmente los sistemas nervioso y endocrino) continúan su desarrollo. El feto crece desde aproximadamente 28 mm y 2.7 g a los 60 días hasta unos 350 mm y 3000 g a término (9 meses).

DESARROLLO DE ÓRGANOS Y SISTEMAS

Durante la gastrulación se forman las tres capas germinales. Se diferencian, como ya se ha visto, primero en una masa celular primordial y luego en órganos y tejidos específicos. Durante este proceso, las células quedan progresivamente comprometidas hacia su diferenciación específica. Los derivados de las tres capas aparecen en la Figura 8-26.

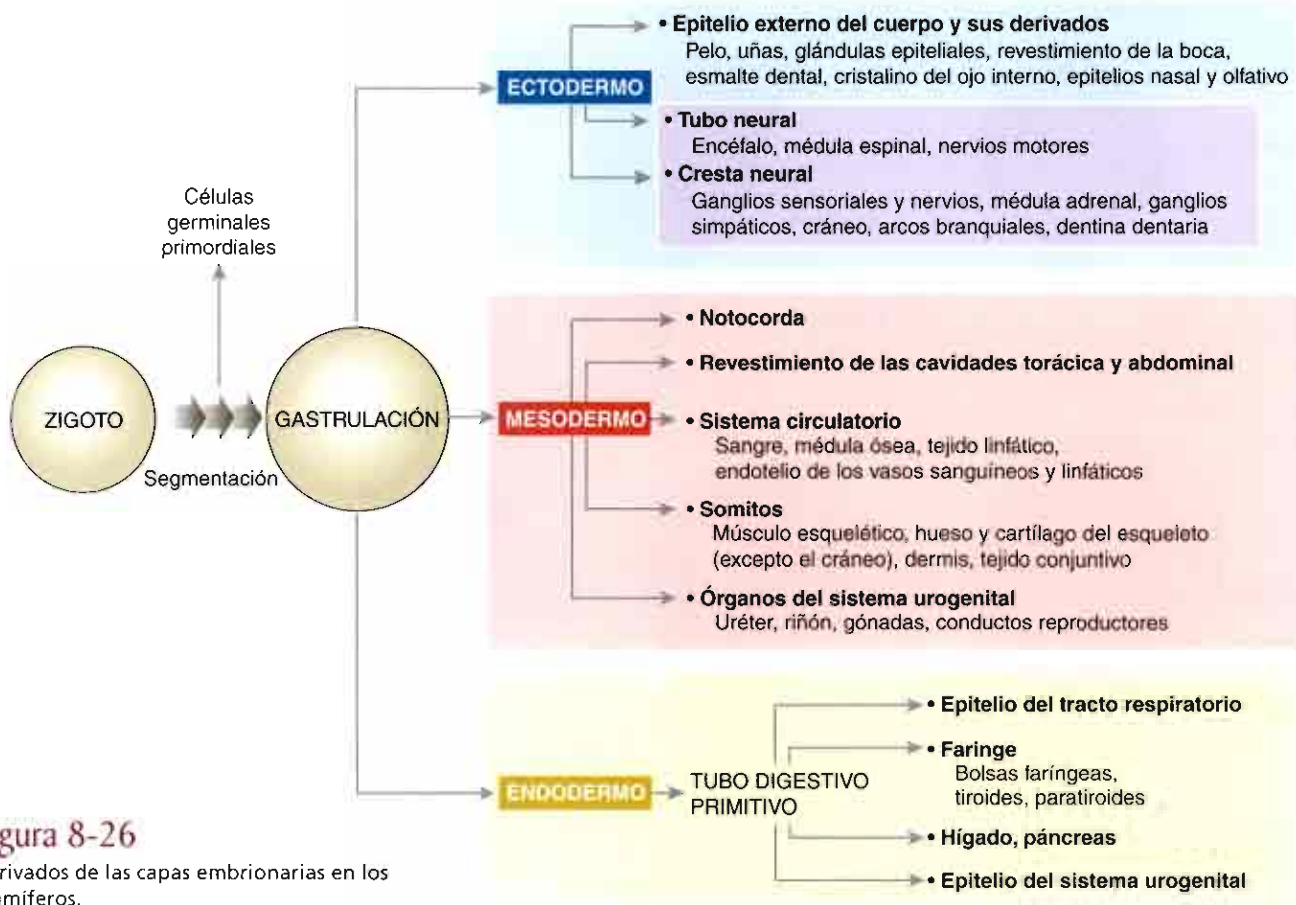


Figura 8-26

Derivados de las capas embrionarias en los mamíferos.

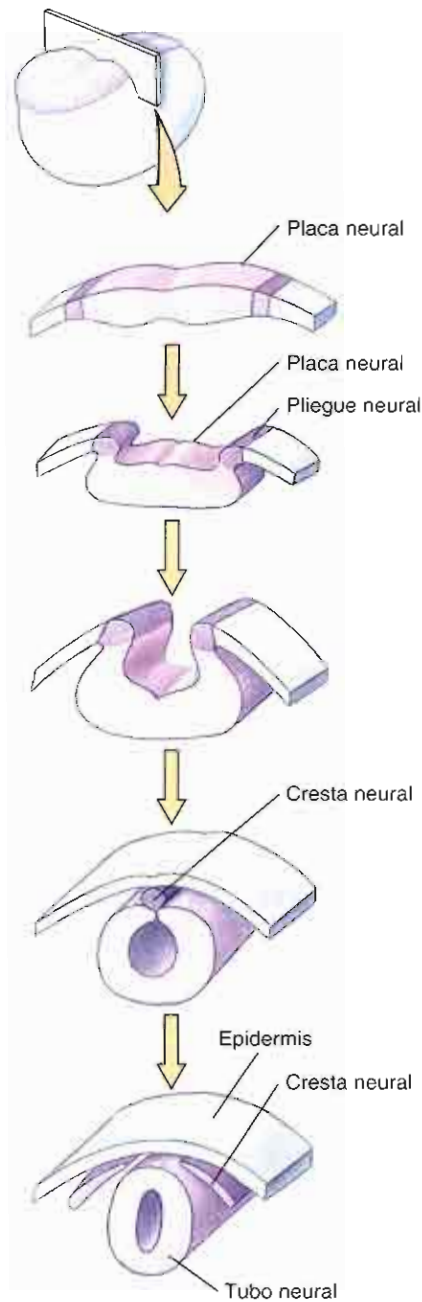
La asignación de las primeras membranas embrionarias a «láminas germinales» específicas (no deben confundirse con las «células germinales», óvulos y espermatozoides) se hace por conveniencia de los embriólogos, y no tiene que ver con el embrión en sí. Mientras que las tres láminas germinales se diferencian normalmente en los tejidos y órganos que se describen aquí, no es la lámina germinal por sí misma lo que determina la diferenciación, sino más bien la posición precisa de una célula embrionaria en relación con otras células.

Derivados del ectodermo: sistema nervioso y crecimiento de los nervios

El encéfalo, la médula espinal y casi todas las estructuras epiteliales del cuerpo derivan del ectodermo primitivo, y están entre los primeros órganos que aparecen. Inmediatamente sobre la notocorda, el ectodermo se engrosa para formar la **placa neural**. Los bordes de esta placa sobresalen, se pliegan y se unen por encima formando un largo tubo: el **tubo neural**. Este tubo da lugar a la mayor parte del sistema nervioso: anteriormente se ensancha y se diferencia en el encéfalo y los nervios cra-

neales; posteriormente forma la médula espinal y los nervios motores. La mayor parte del sistema nervioso periférico deriva de las **células de la cresta neural**, que emigran antes de que el tubo neural se cierre (Figura 8-27). Entre la multitud de tipos celulares y estructuras diferentes que se originan en la cresta neural están partes de los nervios craneales, células de pigmento, cartílago y huesos de la mayor parte del cráneo, incluidas las mandíbulas, ganglios del sistema nervioso autónomo, médula de las glándulas adrenales y contribuciones a otros diversos órganos endocrinos. El tejido de la cresta neural es exclusivo de los vertebrados y fue probablemente de vital importancia en la evolución del cráneo y las mandíbulas de este grupo.

¿Cómo se forman los miles de millones de axones en el cuerpo? ¿Qué es lo que dirige su formación? Los biólogos estuvieron intrigados con estas preguntas, que no parecen tener fácil respuesta. Puesto que un axón único puede alcanzar más de un metro de longitud (por ejemplo, los nervios motores que corren desde la médula hasta los dedos de los pies) parecía imposible que una sola célula pueda alargarse de esta forma. Una hipótesis suponía que numerosas células neurales se unían a modo de cadena, para formar el axón. Alternativamente, se pensó que la fibra nerviosa crecía a partir de una serie de puentes protoplásmicos preformados a lo largo de su ca-

**Figura 8-27**

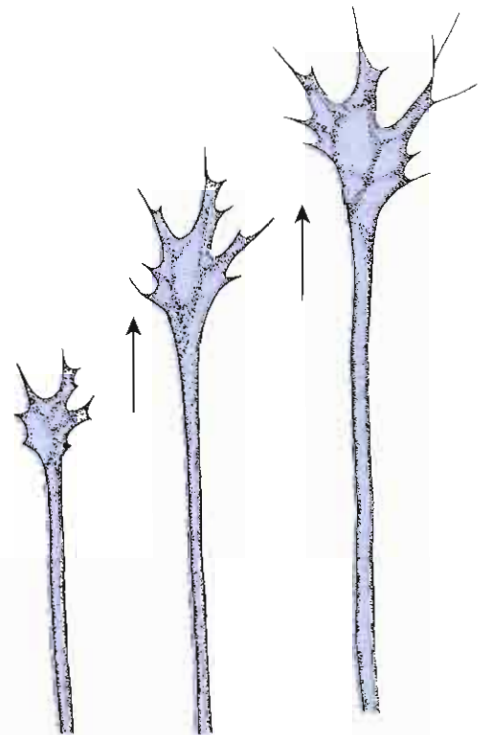
Desarrollo del tubo y cresta neurales a partir de la placa neural ectodérmica.

mino. La respuesta tuvo que esperar al desarrollo de uno de los más poderosos instrumentos de que disponen los biólogos: la técnica del cultivo celular.

En 1907, el embriólogo Ross G. Harrison descubrió que podía mantener neuroblastos (células nerviosas embrionarias) vivos durante semanas fuera del cuerpo, colocándolos en una gota de linfa de rana pendiente de la parte inferior de un cubreobjetos. Observando a los nervios crecer diariamente, comprobó que cada fibra nerviosa procedía de una sola célula. A medida que las fi-

bras se prolongan, los materiales para su crecimiento fluyen del centro del axón hacia el extremo en crecimiento, donde se incorporan en el nuevo protoplasma (Figura 8-28).

La segunda cuestión —¿qué dirige el crecimiento del nervio?— ha tardado más en desvelarse. Una opinión que se aceptó bien hacia los años 40 fue la de que el crecimiento del nervio es un proceso difuso y aleatorio. Se creyó que el sistema nervioso se formaba como un entramado equipotencial o página en blanco, que podría más tarde adquirir forma para usarse en un sistema funcional. El sistema nervioso parecía increíblemente complejo para pensar que las fibras nerviosas pudieran encontrar su camino selectivamente hacia tantos destinos predeterminados. ¡Sin embargo, parece que esto es exactamente lo que hacen! Trabajos recientes sobre el sistema nervioso de los invertebrados indican que cada uno de los miles de millones de axones nerviosos adquieren una ficha de identificación química que, de algún modo, les dirige correctamente a lo largo de la vía adecuada. Hace muchos años, Harrison observó que un axón en formación terminaba en un «cono de crecimiento», a partir del cual se extienden gran cantidad de finas prolongaciones pseudopodiales que forman numerosos filamentos o filopodios (Figura 8-28). Investigaciones recientes han demostrado

**Figura 8-28**

Cono de crecimiento en el extremo de un axón en elongación. Los materiales para el crecimiento fluyen del axón al cono de crecimiento, del que se extienden numerosas prolongaciones pseudopodiales filiformes. Estas sirven como un sistema de guía para el avance del axón en desarrollo. Las flechas indican la dirección de crecimiento.

que el cono de crecimiento está dirigido por un conjunto de moléculas-guía, secretadas a lo largo de su ruta y por el destino final del axón. Este sistema de indicadores químicos que debe, obviamente, estar dirigido genéticamente, es precisamente un ejemplo de la precisión asombrosa que caracteriza al proceso completo de diferenciación.

La técnica de cultivo de tejidos desarrollada por Ross G. Harrison es actualmente muy utilizada por científicos de todos los campos de la investigación biomédica, y no solamente por los embriólogos. El gran impacto de esta técnica se ha producido en los últimos tiempos. Harrison fue dos veces candidato al Premio Nobel (1917 y 1933), pero nunca le fue otorgado porque, irónicamente, se pensó que el método de cultivo de tejidos tenía «bastante poca importancia».

Derivados del endodermo: tubo digestivo y arcos branquiales

En el embrión de rana, el intestino primitivo aparece durante la gastrulación al formarse la cavidad interna, o **arquenteron**. A partir de esta cavidad endodérmica simple se desarrolla el revestimiento del tracto digestivo, de la faringe, de los pulmones, de la mayor parte del hígado y el páncreas, de las glándulas tiroides y paratiroides y el timo (Figura 8-26).

En otros vertebrados, el **tubo digestivo** se forma a partir del intestino primitivo y constituye un reborde que sobresale del saco vitelino por crecimiento y repliegue de la pared del cuerpo (Figura 8-29). Los extremos de ese tubo se abren al exterior y están revestidos de ectodermo, mientras que el resto del tubo lo está por el endodermo. Los **pulmones**, el **hígado** y el **páncreas** surgen del intestino anterior.

Entre los más intrigantes derivados del tracto digestivo se encuentran los arcos (branquias) y bolsas faríngeas que hacen su aparición en las primeras etapas embrionarias de todos los vertebrados (Figura 8-21). Durante el desarrollo, los sacos faríngeos tapizados por endodermo interactúan con el ectodermo que los cubre para formar los arcos branquiales. En los peces, los arcos branquiales se desarrollan como branquias y estructuras que las soportan y que sirven como órganos respiratorios. Cuando los primitivos vertebrados colonizaron la tierra, las branquias no se podían usar para la respiración aérea y fueron sustituidas por pulmones, desarrollados independientemente.

¿Por qué entonces persisten los arcos branquiales en los embriones de los vertebrados terrestres? Verdaderamente, no para la conveniencia de los biólogos, quienes han usado éstas y otras estructuras embrionarias para reconstruir las genealogías de los vertebrados. Aunque los arcos branquiales no sirven para la función respira-

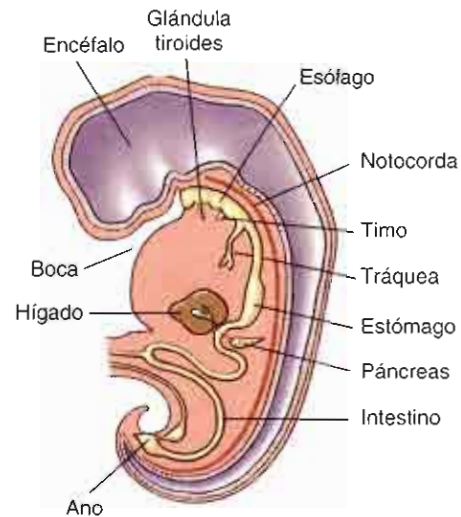


Figura 8-29

Derivados del tracto digestivo de un embrión humano.

toria ni en los embriones ni en los adultos de los vertebrados terrestres, permanecen como primordios necesarios para una gran variedad de otras estructuras. Por ejemplo, el primer arco y su saco revestido de endodermo (el espacio entre dos arcos adyacentes) forman las mandíbulas superior e inferior y el oído interno de los vertebrados superiores. La segunda, tercera y cuarta bolsas branquiales contribuyen a formar las amígdalas, las glándulas paratiroides y el timo. Así pues, podemos comprender por qué los arcos branquiales y otras estructuras de los peces aparecen en los embriones precoces de los mamíferos. La función original se ha perdido, pero las estructuras se conservan para nuevos usos. El gran conservadurismo de las primeras etapas del desarrollo embrionario nos ha proporcionado una historia evolutiva abreviada.

Estructuras derivadas del mesodermo: soporte, movimiento y corazón

La capa embrionaria intermedia, el mesodermo, forma el esqueleto de los vertebrados, el tejido muscular, el sistema circulatorio y el sistema genitourinario (Figura 8-26). Puesto que los vertebrados han aumentado en tamaño y complejidad, las estructuras esqueléticas, del movimiento y del transporte derivadas del mesodermo constituyen una parte aún mayor de la masa corporal.

La mayoría de los **músculos** proceden del mesodermo que se extiende a cada lado del tubo neural (Figura 8-30). Este mesodermo se divide en series longitudinales de somitos (38 en los seres humanos) que por delaminación, fusión y migración se convierten en el esqueleto axial, la dermis dorsal y los músculos de la espalda, la pared del cuerpo y las extremidades.

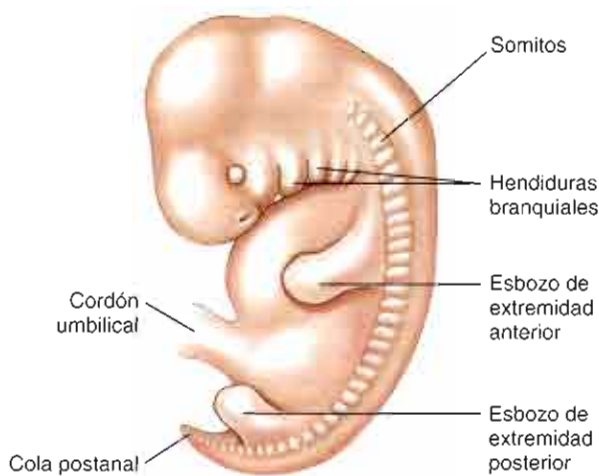


Figura 8-30

Embrión humano que muestra los somitos, que se diferenciarán en músculo esquelético y esqueleto axial.

El mesodermo primitivo da lugar al primer órgano funcional: el corazón embrionario. Guiados por el endodermo subyacente, grupos de células mesodérmicas precárdicas se desplazan igual que amebas hasta una posición central, a ambos lados del tubo digestivo primitivo. Estos grupos celulares se diferencian como un par de tubos de doble pared, que más tarde se fusionan en un único tubo fino y sencillo (Figura 8-14, p. 186).

Incluso mientras las células se están agrupando, se hacen evidentes las primeras contracciones. En el em-

brión de pollo, un animal muy apreciado y casi ideal para los estudios de embriología experimental, el corazón primitivo late hacia el segundo día de los 21 del período de incubación; empieza a latir antes de que se hayan formado verdaderos vasos sanguíneos y antes de que haya sangre que bombear. A medida que se desarrolla un primordio de ventrículo, las contracciones espontáneas de las células se combinan en un latido débil pero rítmico. Cada nueva cámara que se forma en el corazón tiene un latido intrínseco que es más rápido que el de su predecesora.

Finalmente, un área especializada del músculo cardíaco, llamada **nódulo sinoauricular** da lugar al seno venoso y toma la completa dirección del latido (el papel del nodo atriosinusal en la excitación del corazón se describe en la p. 780). De este modo se constituye el **marcapasos** cardíaco primario. Cuando el corazón ha logrado un latido fuerte y eficaz se abren los canales vasculares dentro del embrión y a través del vitelo. Dentro de los vasos están las primeras células sanguíneas, suspendidas en el plasma.

El temprano desarrollo del corazón y de la circulación es imprescindible para la continuación del desarrollo embrionario porque, sin circulación, el embrión no podría obtener los materiales para su crecimiento. El alimento es absorbido del vitelo y llevado al resto del cuerpo del embrión; el oxígeno es transportado a todos los tejidos y el dióxido de carbono y otros desechos se expulsan. El embrión depende totalmente de estos sistemas extraembrionarios, y la circulación es el enlace vital que los relaciona entre sí.

RESUMEN

La biología del desarrollo se ocupa de la aparición del orden y la complejidad durante el desarrollo de un nuevo individuo a partir de un huevo fecundado, y del control de este proceso. El primitivo concepto de la preformación del siglo XVIII dio paso a la teoría de la epigénesis, que mantiene que el desarrollo es la aparición progresiva de nuevas estructuras que surgen como producto de un desarrollo anterior. La fecundación de un óvulo por un espermatozoide restablece el número diploide de cromosomas y activa el desarrollo del huevo. Tanto el óvulo como el espermatozoide han desarrollado mecanismos que facilitan una fecundación eficaz. El espermatozoide es, en esencia, un núcleo haploide muy condensado provisto de un flagelo locomotor. Muchos óvulos liberan atrayentes químicos para el espermatozoide, y la mayoría poseen receptores de superficie que reconocen solamente a los espermatozoides de su misma especie; todos presentan mecanismos para impedir la polispermia.

Durante la segmentación, el cigoto se divide rápidamente y, en general, de forma sincrónica, produciendo una blástula multicelular. La segmentación está en gran manera influida por la cantidad y distribución del vitelo en el huevo. Los huevos con poco vitelo, como los de la mayoría de los invertebrados marinos, se dividen por completo (holoblásticos) y generalmen-

te presentan un desarrollo indirecto, con un estado larvario entre el embrión y el adulto. Los huevos con vitelo abundante, como los de las aves, los reptiles y la mayoría de los artrópodos se dividen sólo parcialmente (meroblástico) y no suelen tener etapa larvaria.

Los animales metazoos bilaterales se pueden dividir en dos grandes líneas basándose en diversos rasgos del desarrollo. Los protóstomos se caracterizan por la segmentación espiral y en mosaico, en la que la boca se forma en o cerca del blastoporo embrionario. Los deuteróstomos tienen segmentación radial y reguladora, y la boca se forma después que el ano y no a partir del blastoporo.

En la gastrulación, las células de la superficie del embrión migran hacia el interior de éste para formar las capas germinales (endodermo, ectodermo y mesodermo). Al igual que la segmentación, la gastrulación se ve afectada en gran medida por la cantidad de vitelo.

A pesar de los distintos destinos de las células embrionarias, cada una de ellas contiene un genoma completo y, por tanto, la misma información. El desarrollo inicial está regido por productos del genoma materno, porque el córtex del huevo contiene determinantes citoplásmicos, establecidos durante la ovogénesis, que dirigen el desarrollo durante la segmentación.

Conforme se acerca la gastrulación, el control pasa gradualmente de maternal a zigótico, a medida que los genes nucleares del propio embrión comienzan a transcribir mRNA.

La diferenciación armoniosa de los tejidos se produce en tres etapas generales: formación del patrón, determinación de la posición en el cuerpo e inducción de los miembros y órganos apropiados en cada posición. Cada estado está guiado por morfógenos. La formación de patrones se refiere a la determinación de los ejes anteroposterior, dorsoventral y bilateral (izquierdo-derecho). En los anfibios, el eje anteroposterior está establecido por morfógenos como la cordina, del organizador de Spemann en el creciente gris del cigoto. En *Drosophila* este eje está determinado por el morfógeno bicoid, transcrito a partir de mRNA materno depositado en el extremo anterior del huevo. En este y otros animales segmentados, los morfógenos activan genes que dividen el cuerpo en cabeza, tórax y abdomen, y después en segmentos orientados correctamente. Las estructuras apropiadas de cada segmento son inducidas luego por genes homeóticos, caracterizados por una secuencia específica de bases, llamada secuencia homeótica. Las mutaciones en los genes homeóticos producen el desarrollo de estructuras inadecuadas en un segmento: patas en la cabeza, por ejemplo.

La posición anteroposterior de un embrión está determinada por genes homeóticos y otros genes que contienen secuencias homeóticas, situados en grupos sobre determinados cromosomas. Estos genes, llamados genes *Hox*, existen no solamente en *Drosophila* y en los anfibios, sino al parecer en todos los animales. Cada gen *Hox* actúa en una zona concreta del cuerpo según su posición en el grupo. Así, un gen *Hox* en un extremo del grupo actuará solamente en el extremo anterior del embrión, produciendo morfógenos que son responsables de las estructuras propias de la cabeza. Los ejes dorsoventral e izquierdo-derecho están determinados de forma similar por

morfógenos que se producen solamente en las regiones adecuadas del embrión. De forma semejante, los morfógenos guían el desarrollo de los miembros a lo largo de los tres ejes. Ha resultado que los morfógenos son notablemente similares en animales tan distintos como *Drosophila* y los anfibios. Estos hallazgos han dado lugar a la aparición de la biología evolutiva del desarrollo, que se basa en la idea de que la evolución de una gran variedad de animales ha sido el resultado de cambios en la posición y en el ritmo de relativamente pocos genes que controlan el desarrollo.

El estado de posgástrula del desarrollo de los vertebrados representa una importante convergencia morfológica, en la que los vertebrados con mandíbulas, desde los peces hasta la especie humana, tienen caracteres comunes. Conforme avanza el desarrollo, estos rasgos van haciéndose cada vez más característicos de la especie.

Los amniotas son vertebrados terrestres que desarrollan membranas extraembrionarias durante su vida como embriones. Las cuatro membranas son amnios, corion, alantoides y saco vitelino, cada una de ellas con una función específica de soporte vital para el embrión que se desarrolla dentro de un huevo (como en los reptiles y las aves) o dentro del útero (mamíferos).

El embrión de los mamíferos es alimentado mediante la placenta, una compleja estructura materno-fetal que se forma en la pared uterina. Durante la gestación, la placenta se transforma en un órgano independiente, nutritivo, endocrino y regulador para el embrión.

Las hojas embrionarias formadas en la gastrulación se diferencian en tejidos y órganos. El ectodermo da lugar a la piel y al sistema nervioso; el endodermo se convierte en el tubo digestivo, la faringe, los pulmones y ciertas glándulas, y del mesodermo se formarán los órganos musculares, esqueléticos, circulatorios y excretores.

CUESTIONARIO

1. ¿Qué se conoce por epigénesis? ¿En qué difería el concepto de epigénesis de Kaspar Friedrich Wolff de la noción anterior de preformación?
2. ¿Cómo se prepara el óvulo durante la ovogénesis para la fecundación? ¿Por qué esta preparación es esencial para el desarrollo?
3. Describa los acontecimientos que se producen tras el contacto de un espermatozoide con un óvulo. ¿Qué es la polispermia y cómo se evita?
4. ¿Qué se conoce por «activación» en embriología?
5. ¿Cómo afecta la cantidad de vitelo a la segmentación? Compare las de una estrella de mar y un ave. ¿Qué es el desarrollo indirecto?
6. ¿Cuál es la diferencia entre la segmentación radial y la espiral?
7. ¿Qué otros rasgos distintivos del desarrollo se asocian a menudo con la segmentación espiral y la radial?
8. ¿Qué es el desarrollo indirecto?
9. Utilizando el embrión de una estrella de mar como ejemplo, describa la gastrulación. Explique cómo la masa inerte de vitelo afecta a la gastrulación en los embriones de anfibios y aves.
10. ¿Cuál es la diferencia entre el origen esquizocélico y el enterocélico de la cavidad del cuerpo?
11. Describa dos aproximaciones experimentales diferentes que sirvan como prueba de la equivalencia nuclear en los embriones animales.
12. ¿Qué se conoce por «inducción» en el sentido usado en embriología? Describa el famoso experimento de Spemann y Mangold, y explique su trascendencia.
13. ¿Qué son los genes homeóticos y qué es la secuencia homeótica que contienen? ¿Qué son los genes *Hox*? ¿Cuál es el significado de su existencia aparentemente universal en los animales?
14. ¿Cuál es la prueba embrionaria de que los vertebrados son un grupo monofilético?
15. ¿Cuáles son las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de aves y reptiles y cuál es la función de cada una de ellas?
16. ¿Cuál es el destino de las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de los mamíferos placentarios?
17. Explique qué tiene que ver el «cono de crecimiento» que observó Ross Harrison en el extremo de fibras nerviosas en crecimiento, con la dirección de éste.
18. Cite dos sistemas orgánicos derivados de cada una de las tres capas embrionarias.

BIBLIOGRAFÍA

- Cibelli, J. B., R. P. Lanza, and M. D. West. 2002. The first human cloned embryo. *Sci. Am.* **286**:44–51 (Jan.). *Describe la primera clonación de embriones humanos, pero sólo en el estado de seis células. Muchos científicos siguen siendo escépticos.*
- De Robertis, E. M., O. Guillermo, and C. V. E. Wright. 1990. Homeobox genes and the vertebrate body plan. *Sci. Am.* **263**:46–52 (July). *Explica cómo una familia de genes reguladores, descubierta en la mosca de la fruta, determina la forma del cuerpo de los vertebrados.*
- Gilbert, S. F. 2000. *Developmental biology*, ed. 6. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. *Combina aspectos descriptivos y mecanicistas; buena selección de ejemplos de muchos grupos animales.*
- Gilbert, S. F., and A. M. Raunio (eds.). 1997. *Embryology: constructing the organism*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. *La embriología de numerosos grupos animales.*
- Goodman, C. S., and M. J. Bastiani. 1984. How embryonic nerve cells recognize one another. *Sci. Am.* **251**:58–66 (Dec.). *La investigación con larvas de insectos demuestra que las neuronas en desarrollo siguen rutas marcadas con moléculas específicas.*
- McGinnis, W., and M. Kuziora. 1994. The molecular architects of body design. *Sci. Am.* **270**:58–66 (Feb.). *Describe los mecanismos moleculares casi idénticos que definen la forma del cuerpo en todos los animales.*
- Nüsslein-Volhard, C. 1996. Gradients that organize embryo development. *Sci. Am.* **275**:54–61 (Aug.). *Un relato de la investigación del autor, ganadora del Nobel.*
- Riddle, R. D., and C. J. Tabin. 1999. How limbs develop. *Sci. Am.* **280**:74–79 (Feb.). *Los morfógenos que determinan la orientación de los miembros.*
- Rosenberg, K. R., and W. R. Trevathan. 2001. The evolution of human birth. *Sci. Am.* **285**:72–77 (Nov.). *Examina las razones por las que la especie humana es la única entre los primates que necesita asistencia durante el parto.*
- Wolpert, L. 1991. *The triumph of the embryo*. Oxford: Oxford University Press. *Escrito para los no especialistas, este libro proporciona detalles y profundidad para todos los biólogos interesados en el desarrollo.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Fertilization and Development of the Embryo
 Hormonal Control of Events During Gestation
 Principles of Development/Embryology in Invertebrates
 Principles of Development/Embryology in Vertebrates
 Vertebrate Laboratory Exercises

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

CHICAGO, ILLINOIS 60607-7090

TEL: 773/835-3211 FAX: 773/835-5111

WWW.CHICAGO.PRESS.EDU

PARTE TERCERA

La diversidad de los animales



Biodiversidad de un arrecife de coral.

- 9 El patrón arquitectónico de los animales
- 10 Clasificación y filogenia de los animales
- 11 Grupos de protozoos
- 12 Mesozoos y parazoos
- 13 Los animales radiados
- 14 Los animales bilaterales acelomados
- 15 Los animales pseudocelomados
- 16 Los moluscos
- 17 Los gusanos segmentados
- 18 Los artrópodos
- 19 Los mandibulados acuáticos
- 20 Los mandibulados terrestres
- 21 Los protóstomos menores
- 22 Equinodermos y hemicordados
- 23 Los cordados
- 24 Los peces
- 25 Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos
- 26 El origen de los amniotas y los grupos de reptiles
- 27 Las aves
- 28 Los mamíferos

El patrón arquitectónico de los animales



Los pólipos de los Cnidarios tienen simetría radial y un grado de organización celular-tisular (Dendronephthya sp.).

Nuevos diseños para la vida

Hoy en día los zoólogos reconocen 32 filos de animales multicelulares, cada uno de ellos caracterizado por un arquetipo o modelo de organización propio y por un conjunto de propiedades biológicas que lo distinguen de los demás filos. Casi todos ellos son supervivientes de los quizás 100 filos que aparecieron hace 600 millones de años, durante la «explosión cámbrica», el suceso evolutivo más importante en la historia geológica de la vida. En el corto espacio de tiempo de unos cuantos millones de años, se establecieron la inmensa mayoría de los arquetipos que conocemos actualmente, junto con otros de los que tenemos noticia únicamente a través del registro fósil. Al encontrarse con un mundo con muy pocas especies y muy poco, o nada, competitivo, estas nuevas formas de vida se diversificaron, produciendo nuevos diseños en la arquitectura animal. Las oca-

siones de especiación que siguieron a los principales sucesos de extinción solamente produjeron variaciones de patrones ya conocidos o existentes.

Los patrones establecidos, en forma de diferentes modelos de organización, se transmiten como un linaje, desde una población ancestral a sus descendientes; los moluscos tienen una concha resistente, los miembros anteriores de las aves se transforman en alas. Estos rasgos ancestrales limitan el desarrollo morfológico de los descendientes, sea cual sea su forma de vida. Aunque el cuerpo de los pingüinos está modificado para la vida acuática, las alas y las plumas de sus ancestros nunca se adaptarán tan bien como las aletas y escamas de los peces. A pesar de la evolución estructural y funcional, las nuevas formas están limitadas por los diseños de sus antecesores.

El satírico inglés Samuel Butler proclamaba que el cuerpo humano no era más que «un par de pinzas situadas sobre un fuelle y una cacerola, y todo el conjunto fijado sobre unos zancos». Aunque las actitudes de las personas acerca de su propio cuerpo son claramente ambivalentes, la mayoría de la gente, menos cínica que Butler, estaría de acuerdo en calificar el cuerpo como una complicadísima maravilla arquitectónica viviente. Lo que no es tan obvio, quizás, es que la arquitectura del hombre y la de la mayoría de los restantes animales se ajustan al mismo conjunto de patrones de anatomía funcional. La uniformidad básica de la organización biológica se deriva de la ascendencia común de los animales y de su constitución celular básica. A pesar de las enormes diferencias en complejidad estructural de los organismos, desde el protozoo más simple hasta el hombre, todos ellos comparten un diseño material intrínseco y un modelo funcional fundamental. En esta introducción a los capítulos sobre diversidad (Capítulos 11-28) consideraremos el número finito de arquetipos* que sustentan la aparente diversidad de las formas animales y examinaremos algunos de los rasgos arquitectónicos que comparten.

LA ORGANIZACIÓN JERÁRQUICA DE LA COMPLEJIDAD ANIMAL

Se pueden reconocer cinco grados de organización entre los distintos grupos de organismos unicelulares y de metazoos (Tabla 9-1). Cada grado es más complejo que el precedente, y se construye sobre él según un sistema jerárquico.

Los protozoos unicelulares son los organismos más simples semejantes a los animales. Estas formas unicelulares son, en cualquier caso, organismos completos que llevan a cabo todas las funciones vitales básicas, tal como las entendemos en los animales más complejos. Dentro de los límites celulares, presentan una organización sorprendente, con división de funciones, posesión de estructuras de soporte, mecanismos locomotores, fibrillas y estructuras sensoriales simples. La diversidad que se aprecia en los organismos unicelulares se ha conseguido mediante la variación de patrones de estructuras subcelulares, orgánulos y de la célula en conjunto (Capítulo 11).

Los **metazoos**, o animales multicelulares, desarrollaron una mayor complejidad estructural al combinar las células en unidades mayores. Una célula de metazoo es una parte especializada del conjunto del organismo y, a diferencia de las células de los protozoos, es incapaz de

vida independiente. Las células de un organismo multicelular están especializadas para cumplir los distintos objetivos que llevan a cabo los elementos subcelulares en los protozoos. Los metazoos más simples muestran el grado de organización **celular**, en el que las células tienen división de funciones, pero en cambio no están estrechamente asociadas para llevar a cabo cometidos colectivos (Tabla 9.1). En el grado **tisular**, más complejo, las células similares se agrupan y realizan sus funciones comunes como un conjunto altamente coordinado. En los animales con organización del grado tejidos-órganos, los tejidos se disponen en unidades funcionales aún mayores, denominadas **órganos**. Generalmente un tipo de tejido se encarga de llevar el peso de la función primordial del órgano, como lo hace el tejido muscular en el corazón; otros tejidos (epitelial, conjuntivo, nervioso) tienen papeles de apoyo. Las células principales de un órgano reciben el nombre de **parénquima** (Gr. *para*, al lado, + *enchyma*, infusión). Los tejidos de soporte constituyen el **estroma** (Gr. *stroma*, lecho). Por ejemplo, en el páncreas de los vertebrados, las células secretoras constituyen el parénquima; la cápsula y la estructura de tejido conjuntivo representan el estroma.

La mayor parte de los metazoos (los nemertinos y todos los filos de estructura más compleja) tienen un nivel de complejidad adicional, en el que distintos órganos actúan juntos como **sistemas orgánicos**. En los metazoos se pueden distinguir once tipos de sistemas orgánicos: esquelético, muscular, tegumentario, digestivo, respiratorio, circulatorio, excretor, nervioso, endocrino, inmunitario y reproductor. La enorme diversidad evolutiva de estos sistemas orgánicos es el objeto de los Capítulos 14 a 28.

ARQUETIPOS DE LOS ANIMALES

Como ya se apuntó en el prólogo de este capítulo, el modelo de organización ancestral limita la forma del linaje descendiente. Los arquetipos de los animales difieren en el grado de organización, en la simetría corporal, en el número de hojas embrionarias y en el número de cavidades corporales. La simetría puede determinarse generalmente por el aspecto externo del animal, pero otros rasgos de organización necesitan generalmente de un examen más detallado.

Simetría animal

La **simetría** trata del equilibrio de las proporciones, o correspondencia en tamaño y forma de las partes o estructuras situadas en lados opuestos de un plano (plano de simetría).

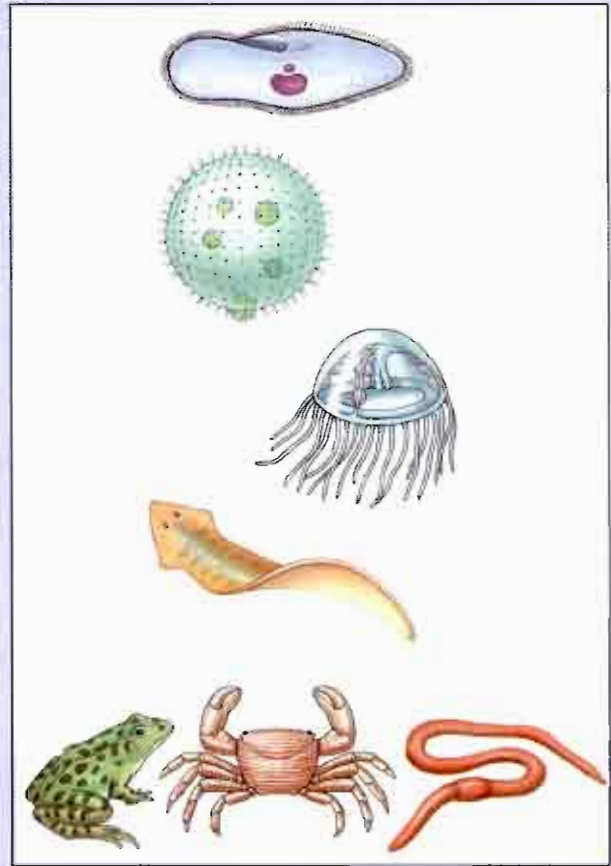
La **simetría esférica** significa que cualquier plano que pase por el centro divide al cuerpo en mitades equivalentes, o especulares (Figura 9-1, *izquierda*). Este tipo de simetría se encuentra principalmente en ciertos proto-

* N. del T. Utilizaremos, en este capítulo especialmente, pero también a lo largo del libro, el término **arquetipo** como equivalente español del inglés *body plan* o del alemán *bauplan*. Este término, por otro lado equivalente a la expresión **modelo de organización**, se ajusta a la idea de patrón, modelo o diseño, y además tiene connotaciones temporales que se adaptan perfectamente a las concepciones filogenéticas que subyacen a los modelos morfológicos de los animales.

TABLA 9.1

Niveles de organización de la complejidad de los organismos

1. **Grado protoplásmico de organización.** La organización protoplásmica se da en los protozoos y otros organismos unicelulares. Todas las funciones vitales están confinadas en los límites de una única célula, la unidad fundamental de la vida. En el interior de la célula, el protoplasma está diferenciado en orgánulos capaces de llevar a cabo funciones especializadas.
2. **Grado celular de organización.** La organización celular es una agregación de células funcionalmente diferenciadas. Es evidente que existe una división del trabajo, de forma que unas células se encargan, por ejemplo, de la reproducción y otras de la nutrición. Tales células tienen escasa tendencia a organizarse en tejidos (un tejido es un conjunto de células similares organizadas con el objeto de llevar a cabo una función común). Algunos protozoos, como *Volvox*, que presentan claramente células somáticas y reproductoras, podrían considerarse con un nivel de organización celular. Muchos autores también colocan a las esponjas en este nivel.
3. **Grado de organización celular-tisular.** El siguiente paso es la agregación de células similares según patrones definidos, de los que resulta un **tejido**. Ciertos autores sitúan a las esponjas en este grado, aunque las medusas y formas afines (los Cnidarios) presentan de forma más clara una organización tisular. Ambos grupos todavía mantienen en gran parte un grado de organización celular, ya que muchas de sus células están dispersas, no organizadas en tejidos. Un excelente ejemplo de tejido en los Cnidarios lo constituye la **red nerviosa**, en la que las células nerviosas y sus prolongaciones tienen una auténtica estructura tisular, con funciones de coordinación.
4. **Grado de organización tejidos-órganos.** La agregación de tejidos para formar órganos es el siguiente peldaño en la complejidad. Generalmente, los órganos están formados por más de un tipo de tejido, y tienen funciones más especializadas que éstos. Éste es el nivel de organización de los Platelminetos, en los que encontramos un cierto número de órganos bien definidos, como fosetas fotosensibles, probóscides y órganos reproductores. De hecho, los órganos reproductores están a su vez organizados como sistema reproductor.
5. **Grado de organización órganos-sistemas.** Cuando varios órganos trabajan juntos para llevar a cabo determinadas funciones, nos encontramos ante el nivel de organización más elevado: los sistemas de órganos. Los sistemas están asociados con las funciones básicas del organismo: circulación, respiración, digestión, etc. Los animales más simples con este nivel son los nemertinos, que tienen un sistema digestivo completo independiente del sistema circulatorio. La mayoría de los filos animales poseen este tipo de organización.



zoos, y es raro en los animales. Las formas esféricas son las mejor adaptadas a la flotación y a desplazarse por rodamiento.

La **simetría radial** (Figura 9-1, *centro*) aparece en formas que pueden quedar divididas en mitades semejantes por más de dos planos que contengan a su eje longitudinal. Se trata de las formas tubulares, de vasija o cuenco que **aparecen** en algunas esponjas y en las hidras, medusas, erizos de mar y similares, en los que un extremo del eje longitudinal es generalmente la boca. Una variante de esta simetría es la **simetría birradial**, en la que sólo dos planos que pasan a través del eje oral-aboral producen mitades simétricas, debido a que alguna de las partes del animal es única o par, antes que radial. Los ctenóforos (p. 316), de formas más o menos globulares, pero con un par de tentáculos, son un buen ejemplo. Los animales radiales y birradiales son generalmente sésiles, flotadores pasivos o nadadores débiles. Los animales radiales, al carecer de extremos anterior y posterior, interactúan con su entorno en todas direcciones, lo que

constituye una ventaja en formas sésiles, que se alimentan de presas que se acercan desde cualquier dirección.

Los dos filos de simetría primariamente radial en estado adulto, los Cnidarios y los Ctenóforos, se denominan **Radiados**. Los Radiados pueden no representar un grupo monofilético; la selección natural puede favorecer un cambio de simetría al ocupar un nuevo hábitat o desarrollar un nuevo modo de vida. Los equinodermos (estrellas de mar y demás parientes) son animales en principio bilaterales (sus larvas son bilaterales) que han adoptado la simetría radial al llegar al estado adulto.

En la **simetría bilateral** solamente un plano sagital puede dividir al animal en mitades especulares izquierda y derecha (Figura 9-1, *derecha*). La aparición de la simetría bilateral en la evolución animal constituyó un enorme avance, ya que los animales bilaterales están mucho mejor adaptados para moverse en una dirección determinada (hacia delante) que los animales con simetría radial. Los animales bilaterales forman un grupo monofilético de filos denominado **Bilateria**.

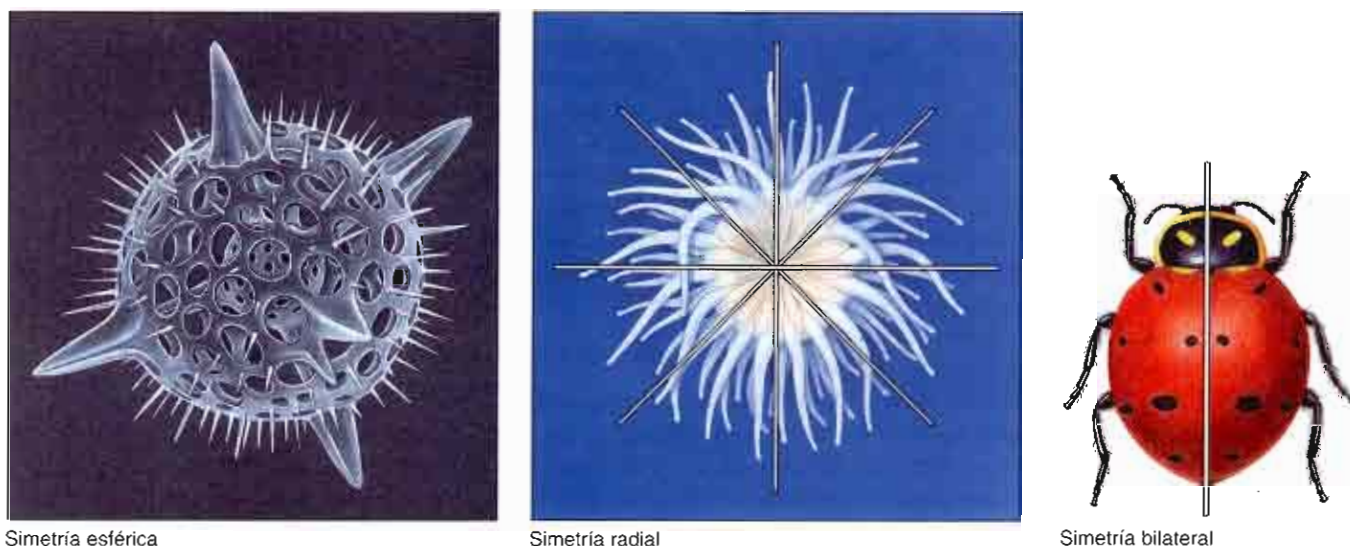


Figura 9-1

Simetría animal. Se ilustran animales con simetría esférica, radial y bilateral.

La simetría bilateral está estrechamente ligada a la **cefalización**, la diferenciación de una cabeza. La concentración de órganos de los sentidos en la cabeza conlleva ventajas evidentes para un organismo que se desplaza por su medio con este extremo por delante. Ésta es la disposición más eficaz de los sistemas de recepción y respuesta a estímulos ambientales. Generalmente la boca también se localiza en la cabeza, ya que gran parte de la actividad animal está dirigida a la consecución de alimento. La cefalización está siempre acompañada por una diferenciación a lo largo del eje anteroposterior, si bien la evolución de este eje puede haber precedido a la cefalización.

Revisemos ahora alguno de los términos necesarios para señalar o localizar regiones en el cuerpo de los animales bilaterales (Figura 9-2). **Anterior** designa el extremo cefálico o de la cabeza; **posterior**, el extremo opuesto, o «cola»; **dorsal**, el lado del «lomo» y **ventral**, el del

vientre o el frente. **Medial** se refiere a la línea media longitudinal del cuerpo; **lateral** a los lados. Las partes **distales** son las que se encuentran más lejos del centro del cuerpo que un punto de referencia; las **proximales** las que están más cerca. Un **plano frontal** (también llamado a veces plano coronal) divide a un cuerpo bilateral en dos mitades dorsal y ventral al estar situado longitudinalmente y contener al eje izquierda-derecha; forma un ángulo recto con el **plano sagital**, que divide al animal en dos mitades izquierda y derecha. El **plano transversal** contiene a los ejes dorso-ventral e izquierda-derecha, y es perpendicular tanto al plano sagital como al frontal, lo que produce en el animal mitades anterior y posterior (Figura 9-2). En los vertebrados, **pectoral** designa la región del pecho o la soportada por las extremidades anteriores, y **pélvico** hace lo propio para las caderas o el área sobre las extremidades posteriores.

Cavidades corporales y hojas embrionarias

Una cavidad corporal es un espacio interno. El ejemplo más simple es un espacio digestivo, pero la gran mayoría de los animales tiene una segunda cavidad, menos aparente, fuera del tubo digestivo. Cuando esta segunda cavidad está llena de líquido puede «acolchar» y proteger el digestivo de fuerzas ejercidas sobre el organismo. En algunos animales, como las lombrices de tierra, también forma parte del esqueleto hidrostático y se usa para la locomoción. Los animales difieren en la presencia y en el número de cavidades internas.

Las esponjas, en el grado de organización celular, no tienen cavidades corporales, ni siquiera una cavidad digestiva. Puesto que las esponjas comparten una misma

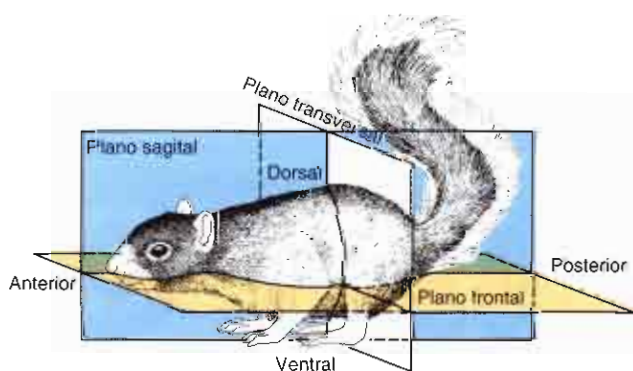


Figura 9-2

Los planos de simetría tal y como aparecen en un animal de simetría bilateral.

secuencia de desarrollo con los demás metazoos ¿por qué carecen de cavidad digestiva? ¿En qué punto de la secuencia del desarrollo se forma el tubo digestivo? Las esponjas, como todos los metazoos, se desarrollan desde el cigoto hasta un estado de blástula. Una blástula esférica típica está compuesta por una capa de células que rodean a una cavidad llena de líquido (Figura 8-9). Esta cavidad, el **blastocoele**, no tiene una abertura al exterior, por lo que no puede servir como digestivo. En las esponjas, tras la formación de la blástula, las células se reorganizan para constituir el animal adulto (Capítulo 12).

En el resto de los animales, el desarrollo pasa desde el estado de blástula al de **gástrula**, cuando una cara de la blástula se mete hacia dentro, creando una depresión (Figura 9-3). Esta depresión se convierte en el tubo digestivo, también conocido como **gastrocele** o **arquénteron**. Su abertura externa es el **blastoporo**, que típicamente se convierte en la boca del animal adulto. Las

paredes del digestivo son **endodermo**, mientras que la capa externa de células, que rodean al blastocoele, son **ectodermo** (Figura 9-3). Ahora el embrión tiene dos cavidades, un digestivo y un blastocoele. El blastocoele, lleno de líquido, persiste en algunos animales, pero en otros queda ocupado por una tercera hoja embrionaria, el **mesodermo**. Las células que forman el mesodermo derivan del endodermo, pero hay dos maneras en las que puede formarse una capa intermedia de tejido mesodérmico.

Modos de formación del mesodermo

En los protóstomos, el mesodermo se forma a partir de células endodérmicas que migran desde las proximidades del blastoporo al interior del blastocoele (Figura 9-3A). Tras ello, pueden aparecer tres modelos de organización diferentes: acelomado, pseudocelomado y celomado (Figura 9-3A).

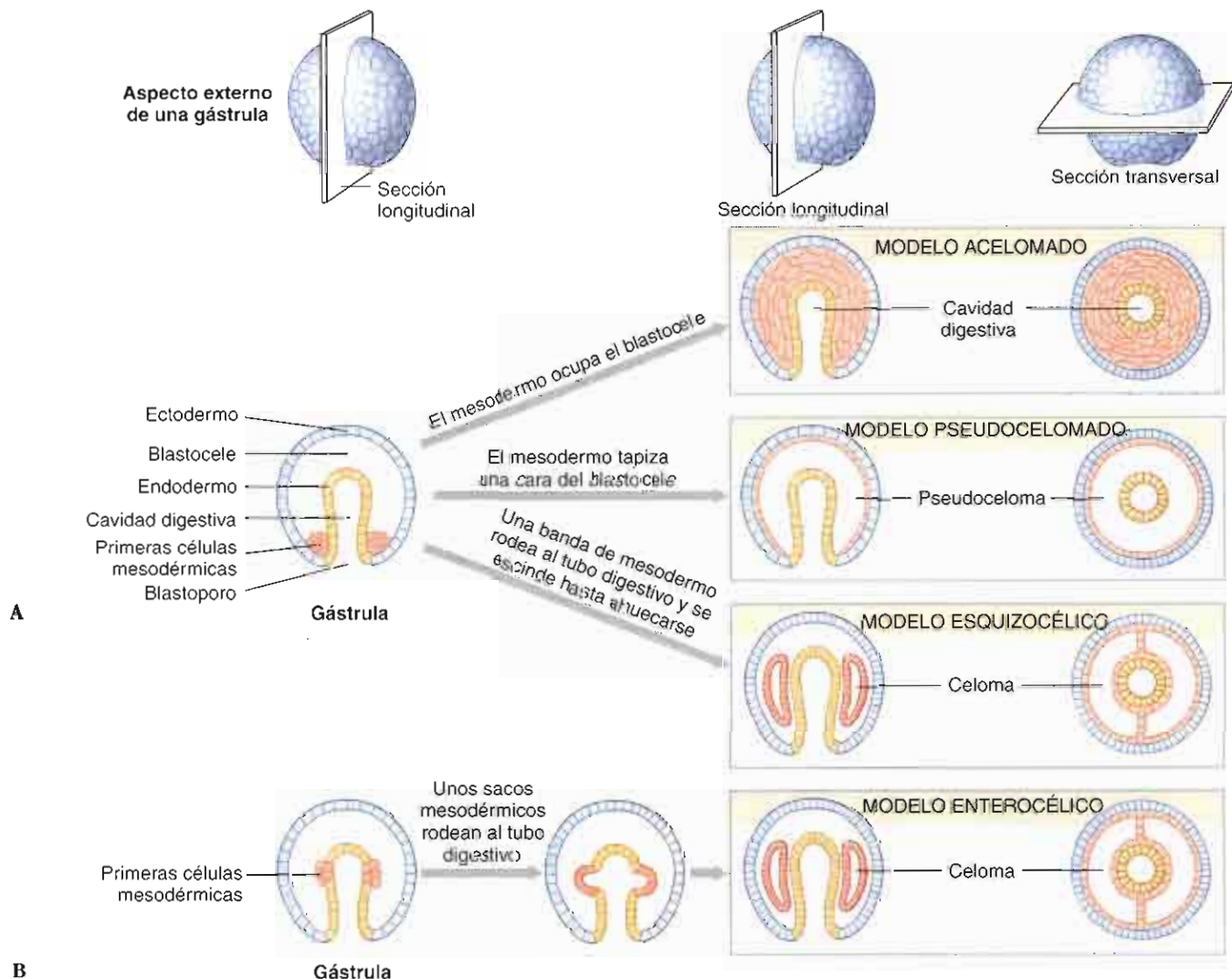


Figura 9-3

El mesodermo reside en diferentes partes de la gástrula durante la formación de los modelos de organización acelomado, pseudocelomado y esquizocélico (A). El mesodermo y el celoma se forman simultáneamente en el modelo enterocélico (B).

En el modelo **acelomado**, las células mesodérmicas llenan por completo el blastocele, dejando al digestivo como única cavidad corporal (Figura 9-3A). La región entre la epidermis ectodérmica y el tracto digestivo endodérmico queda ocupada por una masa celular esponjosa, el **parénquima** (Figura 9-4). El parénquima deriva del tejido conjuntivo embrionario y es importante en la asimilación y el transporte del alimento y en la eliminación de los desechos metabólicos.

En el modelo **pseudocelomado**, la cara externa del blastocele está tapizada por células mesodérmicas, dando lugar a dos cavidades: un blastocele persistente y una cavidad digestiva (Figura 9-3A). El blastocele pasa a denominarse entonces **pseudocel**; el nombre significa «falso celoma» y hace referencia a que el mesodermo sólo revisita la cavidad parcialmente, en lugar de hacerlo por completo, como ocurre en el verdadero **celoma**.

En el modelo **esquizocélico**, las células mesodérmicas llenan el blastocele, formando una banda de tejido macizo alrededor del digestivo. Entonces, y mediante muerte celular programada, se abre un espacio *dentro* de la banda mesodérmica (Figura 9-3A). Este nuevo espacio es el celoma. El embrión tiene ahora dos cavidades, el digestivo y el celoma.

En los deuteróstomos, el mesodermo se forma según un modelo **enterocélico**, en el que las células de la porción central del epitelio digestivo comienzan a crecer hacia fuera en forma de sacos, expandiéndose en el blastocele (Figura 9-3B). Las paredes del saco en expansión forman un anillo mesodérmico. Conforme los sacos se mueven hacia fuera, dejan un espacio en su interior, que constituye una cavidad celomática o celoma. Eventualmente, los sacos se desprenden del epitelio digestivo, encerrando en su interior un celoma limitado por mesodermo por todos lados. Este celoma llena por completo el blastocele. El embrión tiene dos cavidades, el digestivo y el celoma.

Un celoma formado por **enterocelia** es funcionalmente equivalente a un celoma formado por **esquizocelia**. Ambas cavidades están limitadas por mesodermo y tapizadas por el **peritoneo***, una delgada membrana de células derivada del mesodermo (Figura 9-4). Los **mesenterios** mesodérmicos suspenden a los órganos en el celoma (Figura 9-4). No hay peritoneo en un pseudoceloma.

LOS PATRONES DE DESARROLLO DETERMINAN LOS MODELOS DE ORGANIZACIÓN

Un conjunto de secuencias de rasgos del desarrollo concurren para configurar distintos modelos de organi-

* N. del T. Aunque el original inglés hace aquí referencia al **peritoneo**, el término estrictamente correcto es **mesotelio** (epitelio mesodérmico), más preciso. En realidad, el peritoneo es solamente una forma especializada de mesotelio, que se da en los vertebrados y en muy pocos grupos de invertebrados.

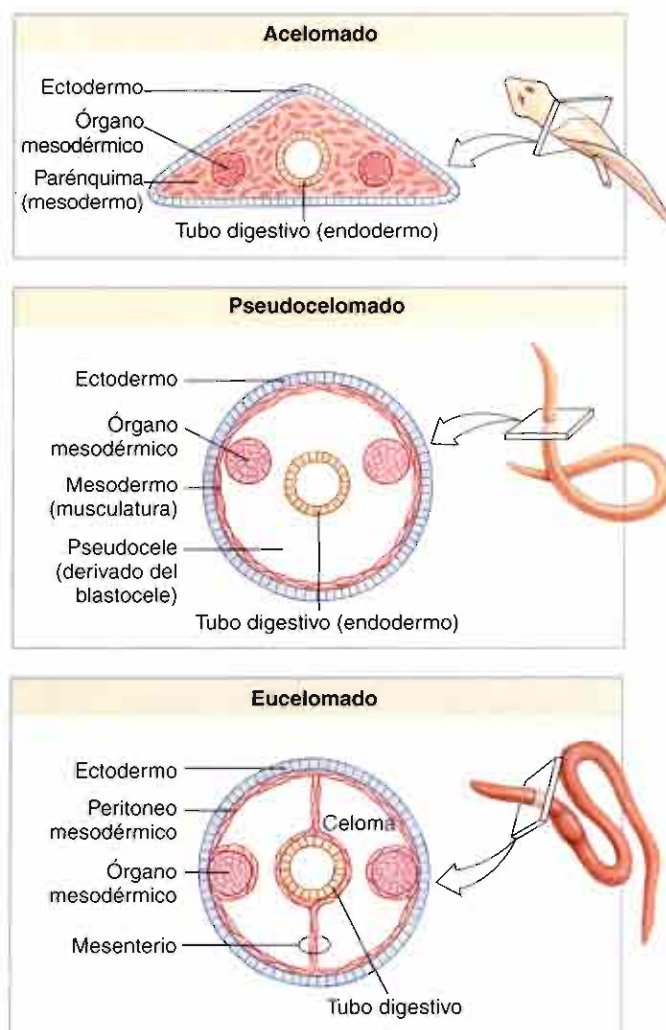


Figura 9-4

Tipos de organización acelomado, pseudocelomado y eucelomado, que se muestran en secciones transversales de animales representativos. Véanse las disposiciones del parénquima, el peritoneo y los órganos corporales.

zación. El desarrollo de las esponjas es relativamente simple comparado con otros animales; no hay un patrón de segmentación definido y los embriones se desarrollan sólo hasta el estado de blástula (Figura 9-5, *ruta superior*). Una blástula tiene solamente una hoja embrionaria que se reorganiza para conformar la esponja adulta.

A diferencia de las esponjas, otros animales van más allá del nivel de organización celular, hasta el nivel tisular. El desarrollo de estos animales pasa desde la blástula a la gástrula. Una gástrula tiene dos hojas embrionarias, ectodermo y endodermo, que dan lugar a tejidos adultos de diversos tipos. Los animales como las anémonas de mar o los tenóforos tienen dos hojas embrionarias y se denominan **diblásticos** (Figura 9-5, *ruta superior*). Típicamente tienen una simetría radial en estado adulto.

La mayoría de los animales son de simetría bilateral y poseen endodermo, ectodermo y mesodermo. Estos ani-

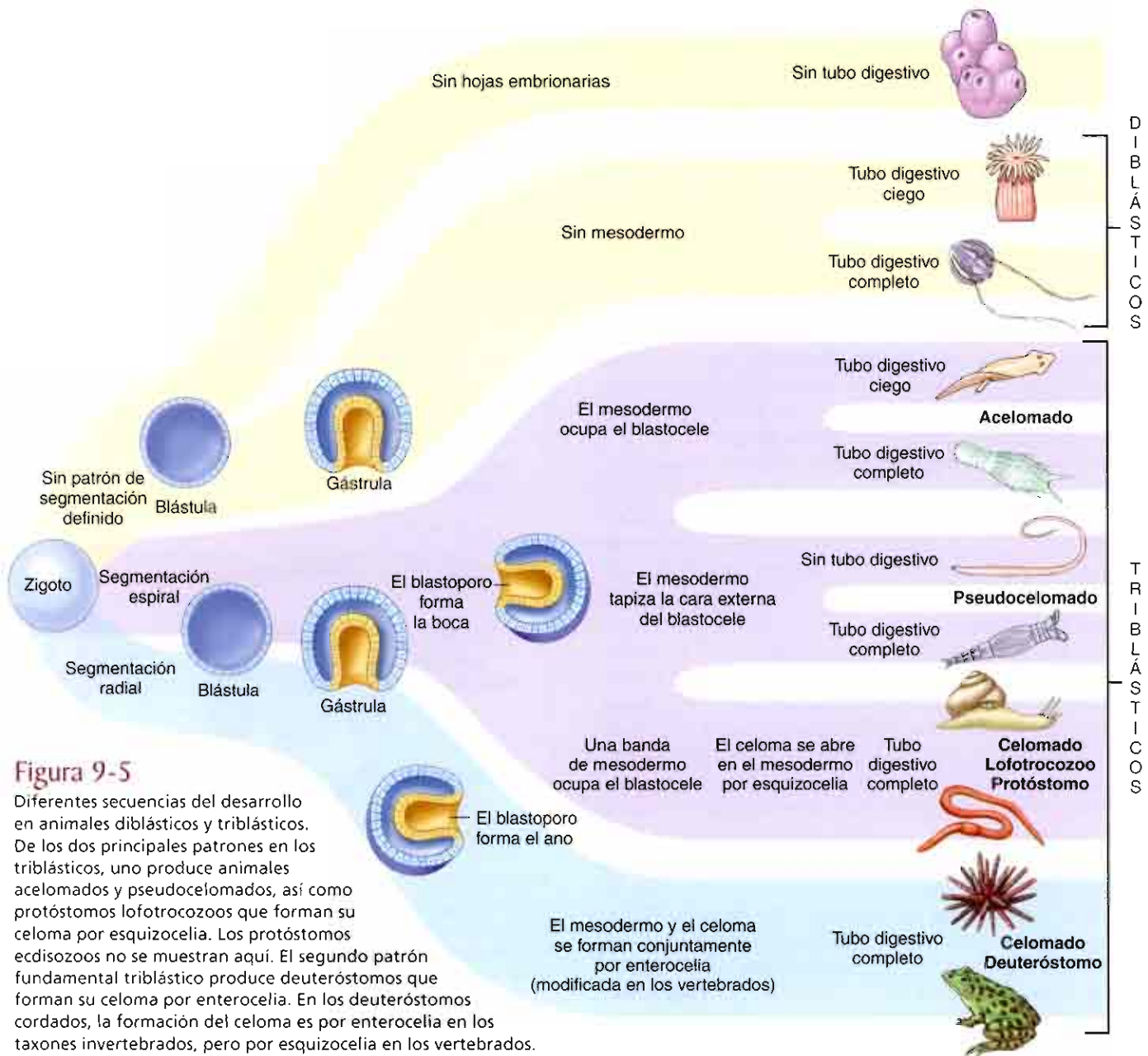


Figura 9-5

Diferentes secuencias del desarrollo en animales diblásticos y triblásticos. De los dos principales patrones en los triblásticos, uno produce animales acelomados y pseudocelomados, así como protóstomos lofotrocozoos que forman su celoma por esquizocelia. Los protóstomos ecdisozoos no se muestran aquí. El segundo patrón fundamental triblástico produce deuteróstomos que forman su celoma por enterocelia. En los deuteróstomos cordados, la formación del celoma es por enterocelia en los taxones invertebrados, pero por esquizocelia en los vertebrados.

males **triblásticos** siguen una de las dos vías fundamentales de desarrollo (Figura 9-5), llegando al estado de blástula mediante la segmentación espiral o radial (Figura 8-10, p. 183).

La segmentación radial está acompañada típicamente por otros tres rasgos: el blastoporo da lugar al ano y una nueva abertura deviene la boca, el celoma se forma por enterocelia y el desarrollo es regulador (Figura 8-10, p. 183). Los animales con estas características son deuteróstomos (Figura 9-5, *ruta inferior*); este grupo incluye a los erizos de mar y a las ranas.

La segmentación espiral lleva consigo otros tres rasgos en muchos animales: el blastoporo da lugar a la boca, el desarrollo es en mosaico (Figura 8-10, p. 183),

y el mesodermo se forma a partir de una célula particular del embrión, el **blastómero 4d** (p. 187). El cuerpo puede ser acelomado, pseudocelomado o celomado (Figura 9-5, *ruta central*). Si existe un celoma, se forma por esquizocelia. Los animales con estas características son los protóstomos lofotrocozoos; este grupo incluye a los moluscos y los gusanos segmentados, entre otros (Figura 9-5).

Los lofotrocozoos se distinguen de los protóstomos ecdisozoos (no mostrados en la Figura 9-5) en los que la segmentación espiral se sustituye por un patrón exclusivo (Figura 8-15, p. 187). Los ecdisozoos pueden ser celomados o pseudocelomados; entre ellos se encuentran los insectos, los crustáceos y los nematodos.

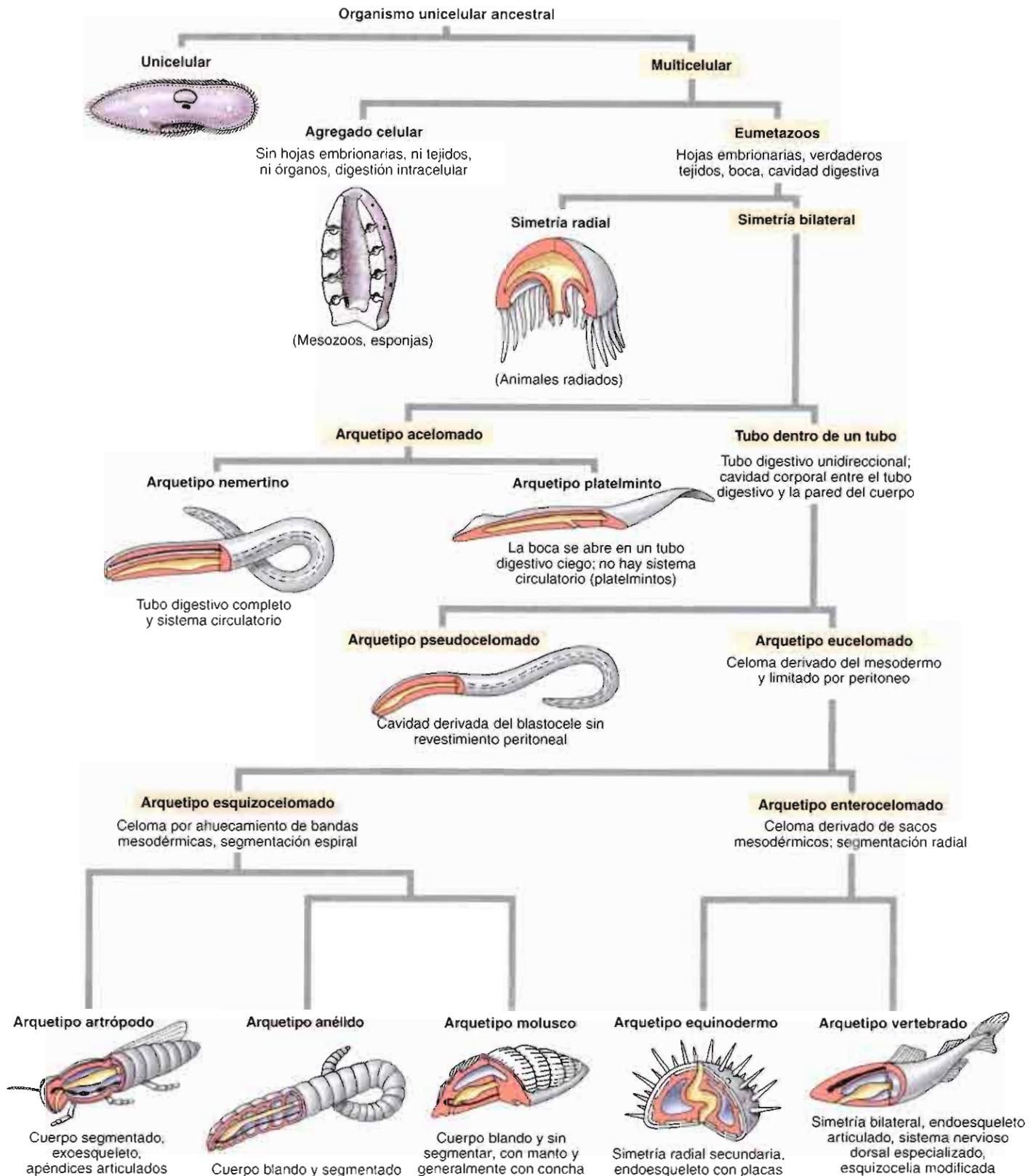


Figura 9-6

Patrones arquitectónicos de los animales. Estos arquetipos básicos han sido diversamente modificados a lo largo de la evolución para adaptar a los animales a una gran variedad de hábitat. El ectodermo aparece en color gris, el mesodermo, en rojo y el endodermo en amarillo.

MODELOS DE ORGANIZACIÓN ENTRE LOS PRINCIPALES TAXONES ANIMALES

En los capítulos siguientes trataremos taxones animales unicelulares y pluricelulares. Los primeros animales unicelulares han dejado gran cantidad de formas descendientes, pero su complejidad está limitada por la vida en el interior de una única membrana celular. Una vez aparecida la pluricelularidad, el número de formas corporales se incrementó enormemente (Figura 9-6). Las esponjas y los mesozoos son agregados celulares, pero los eumetazoos diblásticos y triblásticos son mucho más que una colección de células.

Los eumetazoos difieren en simetría, en el número de hojas embrionarias y en la estructura del tubo digestivo (Figura 9-6). Unos cuantos diblásticos y triblásticos tienen un tubo digestivo incompleto o ciego, en el que el alimento debe entrar y salir por la misma abertura, pero la inmensa mayoría de formas presenta un tubo digestivo completo (p. 214). Un tubo digestivo completo hace posible el flujo unidireccional del alimento de la boca al ano. Un organismo construido de esta manera es esencialmente un tubo digestivo en el interior de otro tubo corporal. El diseño de un tubo dentro de otro tubo ha resultado ser muy versátil; los miembros de los filos animales más comunes, tanto vertebrados como invertebrados, siguen este modelo (Figura 9-6).

La **segmentación**, también llamada metamería, es otro rasgo común en los metazoos. La segmentación es la repetición seriada de unidades corporales a lo largo del eje longitudinal del organismo. Cada una de estas unidades se denomina **segmento** o **metámero**. En organismos como las lombrices de tierra y otros anélidos, en los que la metamería se presenta de forma más clara, la disposición segmentada afecta a estructuras, tanto internas como externas, de varios sistemas. Se da repetición de músculos, nervios, vasos sanguíneos y sedas locomotoras. Otros órganos, como los sexuales, pueden repetirse solamente en unos cuantos segmentos. En animales superiores, incluido el hombre, la mayor parte de la organización segmentada ha quedado enmascarada.

La aparición de la segmentación en los modelos de organización fue un suceso evolutivo relevante. La segmentación permite mayores movilidad y complejidad corporales y estructura y función más complejas. Su potencial se pone ampliamente de manifiesto en el filo Artrópodos, el mayor conjunto de animales de la Tierra. La segmentación se encuentra, además de en los Artrópodos, en los filos Anélidos y Cordados (Figura 9-7), aunque una segmentación superficial del ectodermo y la pared del cuerpo puede aparecer en diversos grupos de animales. La importancia y el potencial de la segmentación se tratan en los Capítulos 17 y 18.

COMPONENTES DEL CUERPO DE LOS METAZOOS

El cuerpo de los metazoos está formado por componentes celulares, derivados de las tres hojas embrionarias, así como por componentes extracelulares.

Componentes extracelulares

Los animales metazoos presentan dos componentes acelulares importantes: los fluidos corporales y los elementos estructurales extracelulares. En todos los eumetazoos, los fluidos corporales se subdividen en dos «compartimientos» fluidos: el constituido por los **espacios intracelulares**, dentro de las células corporales, y aquellos que ocupan el **espacio intercelular**, fuera de las células. En los animales con sistemas vasculares cerrados (como los gusanos segmentados y los vertebrados), los fluidos extracelulares se dividen a su vez en el **plasma sanguíneo** (la porción fluida de la sangre, aparte de las células sanguíneas) y el **fluido intersticial**. El fluido intersticial, también llamado fluido tisular, ocupa el espacio alrededor de las células. Sin embargo, muchos invertebrados

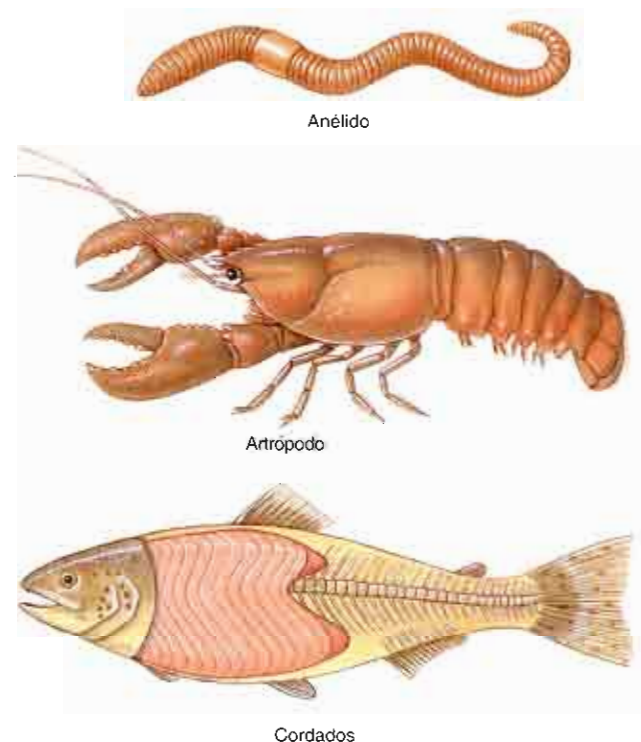


Figura 9-7

Filos segmentados. Estos filos han hecho uso de un importante principio natural: la metamería, o repetición de unidades estructurales. La segmentación en los anélidos y los artrópodos es homóloga, pero los cordados probablemente han desarrollado su segmentación de forma independiente. La segmentación proporciona una especialización más variada, ya que los segmentos, especialmente en los artrópodos, se modifican para llevar a cabo distintas funciones.

tienen sistemas circulatorios abiertos, sin una separación real entre el plasma sanguíneo y el fluido intersticial. Estas relaciones se verán con detalle en el Capítulo 31.

El término «intercelular», que significa «entre las células», no debe confundirse bajo ningún concepto con el término «intracelular», que significa «dentro de las células».

Si extrajéramos del cuerpo todas las células y los fluidos corporales, todavía quedaría el tercer elemento del organismo animal: los elementos estructurales extracelulares. Se trata del material de soporte del organismo, que incluye al tejido conjuntivo laxo (especialmente bien desarrollado en los vertebrados, pero presente en todos los metazoos), el cartilago (moluscos y cordados), el hueso (vertebrados) y las cutículas (artrópodos, nematodos, anélidos y otros). Estos elementos proporcionan estabilidad mecánica y protección (Capítulo 29). En algunos casos, también funcionan como depósito de sustancias o

materiales para intercambio y sirven como medio para las reacciones extracelulares. La diversidad de los elementos esqueléticos extracelulares característica de los diferentes grupos de animales se describe en los Capítulos 15 a 28.

Componentes celulares: los tejidos

Un **tejido** es un grupo de células similares (junto con sus correspondientes productos celulares) especializadas para llevar a cabo funciones comunes. El estudio de los tejidos se denomina **histología** (G. *histos*, tejido, + *logos*, estudio). Todas las células de los metazoos forman parte de algún tejido. A veces, las células de un mismo tejido pueden ser de diversos tipos, y ciertos tejidos tienen gran cantidad de materiales intercelulares.

Durante el desarrollo embrionario, las capas germinales se diferencian en cuatro clases de tejidos: epitelial, conjuntivo, muscular y nervioso (Figura 9-8). La lista es sorprendentemente corta, con sólo cuatro tipos básicos,

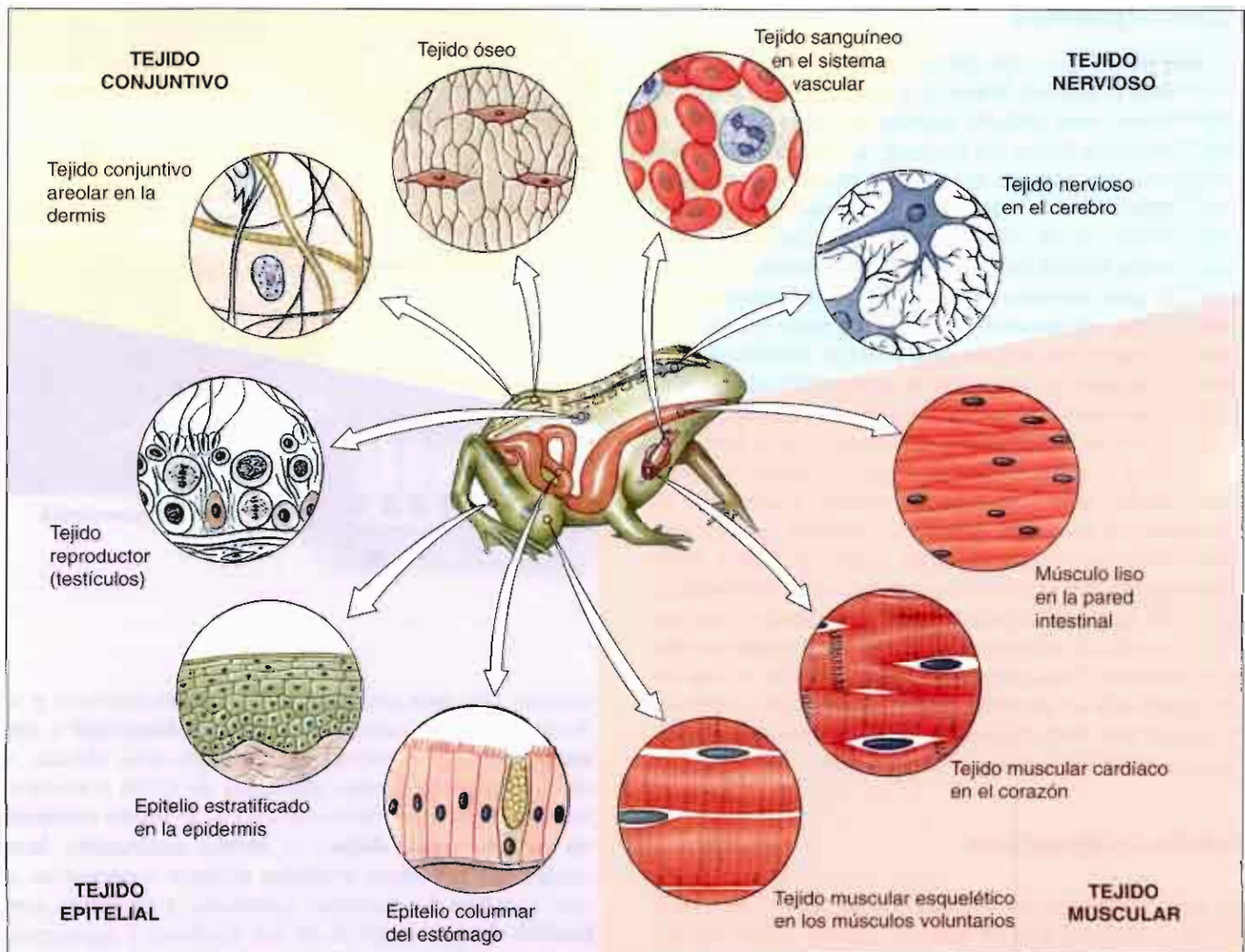


Figura 9-8

Tipos de tejidos en un vertebrado. Se muestra la localización de los tejidos en una rana.

Figura 9-9

Tipos de epitelio simple. **A, Epitelio escamoso simple**, compuesto por células aplanadas que forman el fino tapizado de capilares sanguíneos, pulmones y otras superficies, en las que permite la difusión pasiva de gases y fluidos tisulares dentro y fuera de tales cavidades. **B, Epitelio cuboidal simple**, compuesto por células bajas de sección cuadrada. Los epitelios cúbicos generalmente limitan pequeños conductos o túbulos, como los de los riñones y las glándulas salivales, y pueden tener actividad secretora o de absorción. **C, Epitelio columnar simple**, se parece al epitelio cuboidal, pero las células son más altas y generalmente poseen núcleos alargados. Este tipo de epitelio aparece en superficies con gran capacidad de absorción, como el tracto intestinal de la mayoría de los animales. Las células presentan a menudo salientes digitiformes diminutos, denominados microvellosidades, que aumentan enormemente la superficie de absorción. En ciertos órganos, como en los tractos reproductores femeninos, las células son ciliadas.

que son capaces de satisfacer los diversos requerimientos de la vida animal.

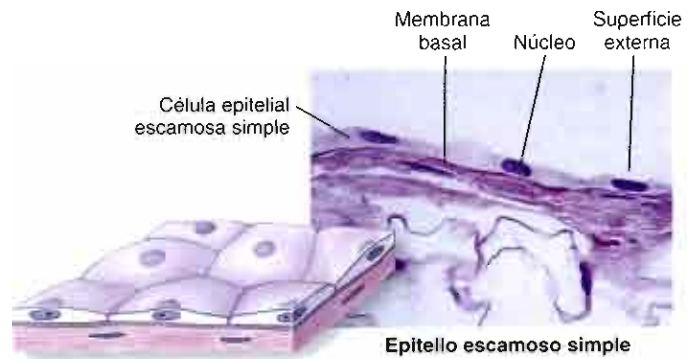
Tejido epitelial

Un **epitelio** es una capa celular que tapiza una superficie, externa o interna. Sobre la superficie del cuerpo, el epitelio forma una cubierta protectora. En el interior, los epitelios tapizan todos los órganos, así como los canales y conductos por los que se transportan diversos materiales y secreciones. Así, los iones y las moléculas deben pasar a través de las células epiteliales al moverse desde y hacia todas las células del organismo. En consecuencia, existe un gran número de moléculas transportadoras situadas en las membranas celulares (Capítulo 3). En muchas superficies, las células epiteliales se modifican para formar glándulas, productoras de moco lubricante o sustancias especializadas, como hormonas o enzimas.

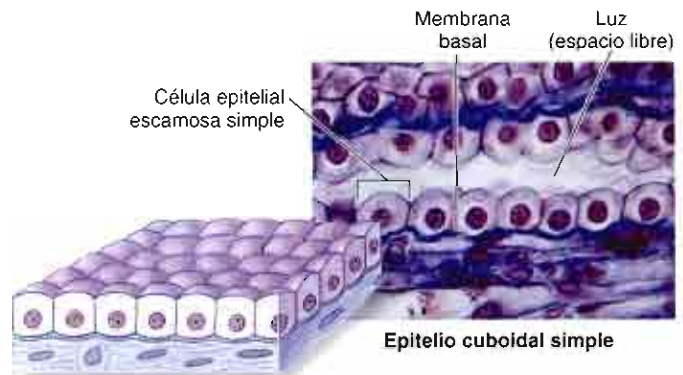
Los epitelios se clasifican de acuerdo con la forma de sus células y el número de capas que presentan. Los epitelios simples (una sola capa de células; Figura 9-9) se encuentran en todos los metazoos, mientras que los epitelios estratificados (varias capas celulares; Figura 9-10) están restringidos casi exclusivamente a los vertebrados. Todos los tipos de epitelios están sustentados por una membrana basal subyacente, que es una condensación de la sustancia fundamental del tejido conjuntivo. Los vasos sanguíneos no penetran nunca en los tejidos epiteliales, por lo que éstos dependen de la difusión de oxígeno y nutrientes desde los tejidos adyacentes.

Tejido conjuntivo

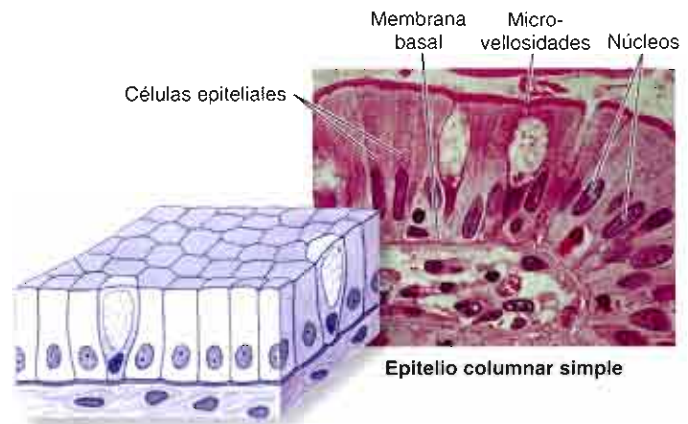
Los tejidos conjuntivos constituyen un grupo de tejidos diverso, con funciones de unión y soporte. Están tan extendidos que si se eliminaran todos los restantes tejidos del cuerpo, todavía resultaría patente la forma de éste. El tejido conjuntivo se compone de células relativamente



A

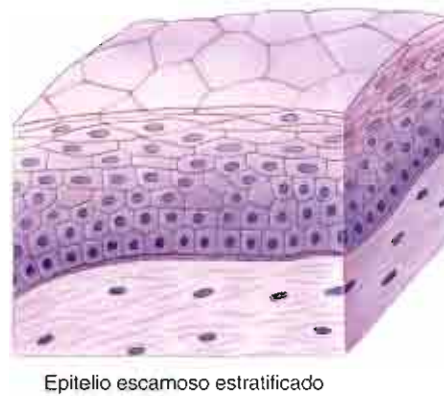
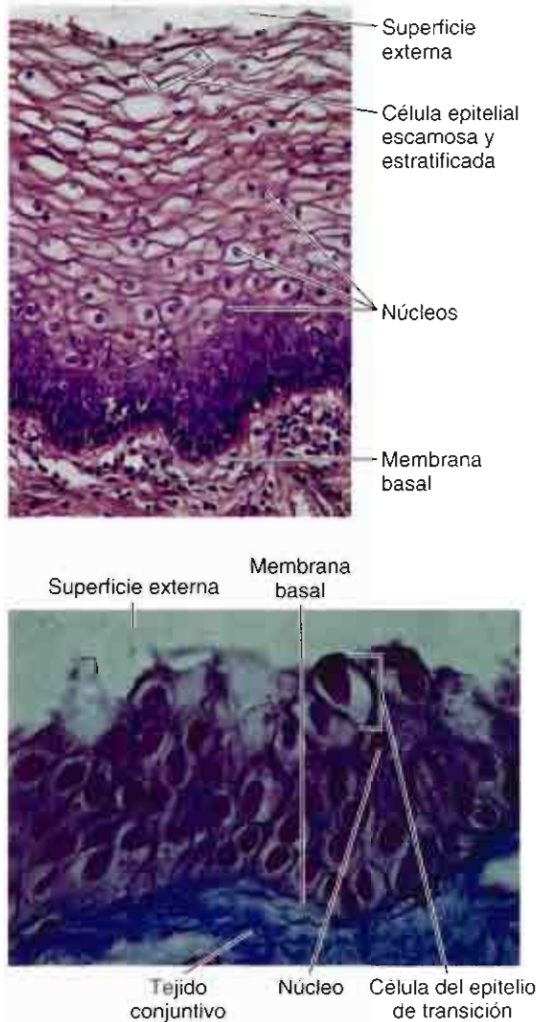


B

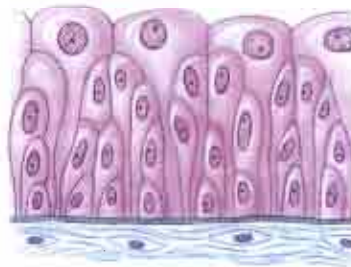
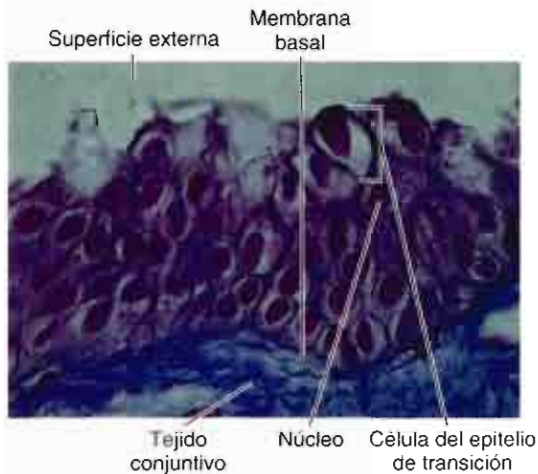


C

escasas, una gran cantidad de fibras extracelulares y un fluido, conocido como **sustancia fundamental** o **matriz**, en el que se encuentran incluidas estas últimas. Se distinguen varias formas diferentes de tejido conjuntivo. En los vertebrados existen dos tipos de **tejido conjuntivo propiamente dicho**: el **tejido conjuntivo laxo**, compuesto por fibras y células errantes suspendidas en una sustancia fundamental gelatinosa, y el **tejido conjuntivo denso**, como el de los tendones y ligamentos, compuesto fundamentalmente de fibras estrechamente agrupadas (Figura 9-11). Gran parte del componente fibrilar del tejido conjuntivo está formado por **colágeno**



Epitelio estratificado escamoso. Consiste en varias (de dos a muchas) capas de células adaptadas a la protección contra la abrasión mecánica. La capa basal de células sufre continuas mitosis, produciendo nuevas células que son desplazadas hacia la superficie, donde se desprenden y son reemplazadas por nuevas células procedentes de la base. Este tipo de epitelio limita la cavidad bucal, el esófago y el canal anal de muchos vertebrados, así como la vagina de los mamíferos.



Epitelio de transición. Es un tipo especial de epitelio estratificado, adaptado a sufrir grandes dilataciones o estiramientos. Este tipo de epitelio se encuentra en el tracto urinario y la vejiga de los vertebrados. En su estado relajado parece estar compuesto por cuatro o cinco capas celulares, pero cuando se estira parece tener solamente dos o tres capas de células muy aplanadas.



Figura 9-10
Tipos de epitelio estratificado.

(Gr. *kolla*, goma, + *genos*, origen o ascendencia), un material proteico de gran fortaleza elástica. El colágeno es la proteína más abundante del reino animal, y aparece en el cuerpo allí donde se requieren flexibilidad y resistencia. El tejido conjuntivo de los invertebrados, como el de los vertebrados, consiste en células, fibras y una matriz fundamental, aunque su organización no es tan elaborada.

Otros tipos de tejido conjuntivo son la **sangre**, la **linfa**, los **fluidos tisulares** (considerados colectivamente como tejidos vasculares), el tejido adiposo (grasa) el cartílago y el **hueso**. El tejido vascular está compuesto por células peculiares en una matriz fundamental acuosa, el plasma. En condiciones normales, el tejido vascular carece de fibras. La composición de la sangre se trata en el Capítulo 31.

El **cartílago** es una forma semirrígida de tejido conjuntivo, con fibras agrupadas estrechamente y embutidas en una matriz gelatinosa. El **hueso** es un tejido conjuntivo que contiene sales de calcio organizadas alrededor de fibras colágenas (Figura 9-11). La estructura del cartílago

y del hueso se describe en la sección sobre el esqueleto, en el Capítulo 29.

Tejido muscular

El músculo es el tejido más común en el cuerpo de la mayoría de los animales. Con pocas excepciones, se origina a partir del mesodermo, y su unidad es la célula muscular o **fibra muscular**, especializada en la contracción. A través del microscopio lumínico, el **músculo estriado** presenta bandas transversales alternadas, claras y oscuras (Figura 9-12). En los vertebrados se reconocen dos tipos de músculo estriado: el **músculo esquelético** y el **cardíaco**. Un tercer tipo es el **músculo liso** (o músculo visceral), que carece de las típicas bandas alternas del músculo estriado (Figura 9-12). El citoplasma, no especializado, de los músculos se llama **sarcoplasma**, y los elementos contráctiles en el interior de la fibra reciben el nombre de **miofibrillas**. El movimiento muscular se trata en el Capítulo 29.

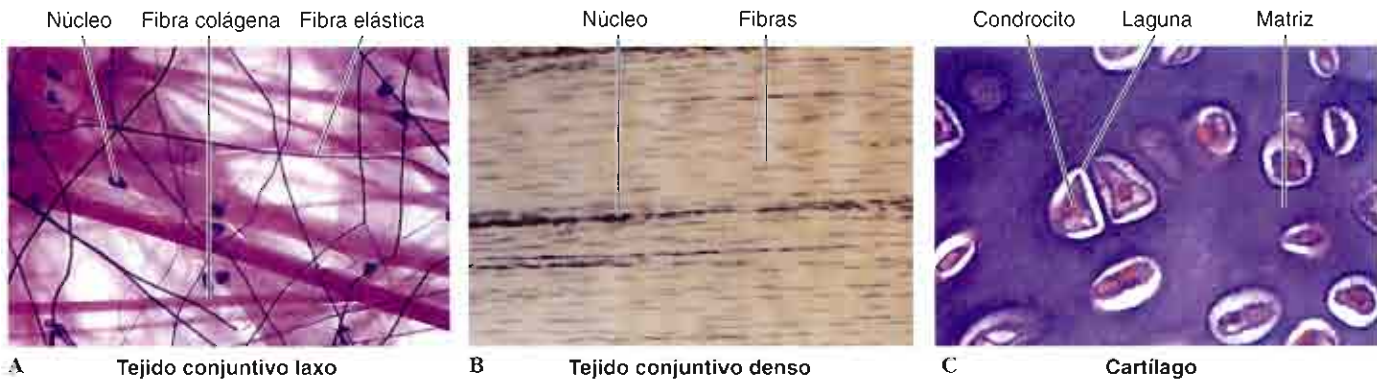
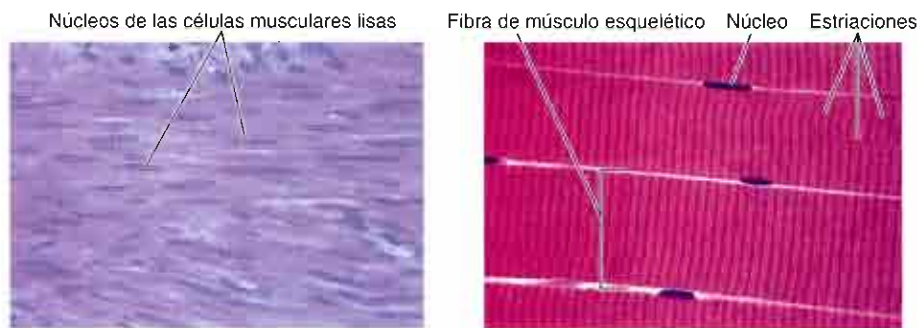
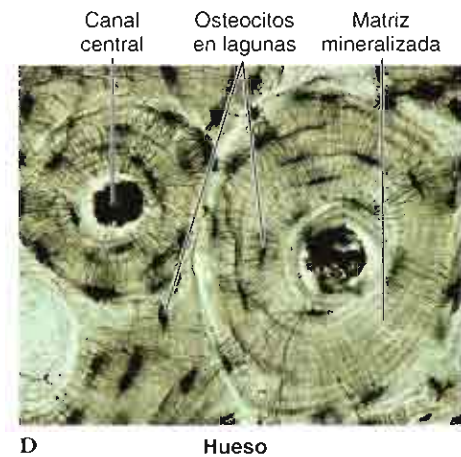


Figura 9-11

Tipos de tejido conjuntivo. **A, Tejido conjuntivo laxo**, también llamado tejido conjuntivo areolar, es el «material de relleno» del cuerpo, que fija vasos sanguíneos, nervios y órganos. Contiene fibroblastos que sintetizan las fibras, sustancia conjuntiva fundamental y macrófagos errantes que fagocitan agentes patógenos o células dañadas. Los diferentes tipos de fibras son fibras colágenas, fuertes, y fibras elásticas, más delgadas y ramificadas, formadas por la proteína elastina. El tejido adiposo (grasa) se considera un tipo de tejido conjuntivo laxo. **B, Tejido conjuntivo denso**. Forma tendones, ligamentos y fascias, dispuestas estas últimas como láminas o bandas de tejido alrededor del músculo esquelético. En el tendón (como se muestra aquí) las fibras colágenas son extremadamente largas y están dispuestas muy estrechamente. **C, Cartilago**. Es un tejido conjuntivo propio de los vertebrados compuesto por una firme sustancia fundamental gelificada (matriz) que contiene células (condrocitos) alojadas en pequeños huecos llamados lagunas, y por colágeno o fibras elásticas (según el tipo de cartilago). En el cartilago hialino que se muestra aquí, tanto las fibras colágenas como la matriz están teñidas uniformemente y no se pueden distinguir. Al carecer de aporte sanguíneo, todos los nutrientes y los materiales de desecho deben transportarse por difusión a través de la sustancia fundamental a los tejidos adyacentes. **D, Hueso**. El más fuerte de los tejidos conjuntivos de los vertebrados; contiene fibras de colágeno mineralizadas. Las células óseas, llamadas osteocitos, están alojadas en pequeñas cavidades (lagunas) de la matriz. Los osteocitos se comunican con los vasos sanguíneos que penetran en el hueso mediante una fina red de conductos denominados canaliculos. A diferencia del cartilago, el hueso se remodela a lo largo de la vida del animal, y puede autorrepararse incluso tras haber sufrido grandes daños.



Músculo liso. Es un músculo no estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Las células del músculo liso son tiras o bandas largas, de extremos aguzados, cada una de las cuales contiene un único núcleo. El músculo liso es el tipo más común en los invertebrados, en los que funciona como musculatura de la pared del cuerpo y limita conductos y esfínteres. En los vertebrados, el músculo liso tapiza las paredes de los vasos sanguíneos y rodea órganos internos, como el intestino y el útero. Se conoce como músculo involuntario en los vertebrados, porque generalmente su contracción no se produce bajo control consciente.

Músculo esquelético. Es un tipo de músculo estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Está compuesto por fibras cilíndricas extremadamente largas, en realidad células multinucleadas que pueden alcanzar de un extremo a otro del músculo. Observadas con el microscopio lumínico, las células parecen presentar una serie de bandas, llamadas estriaciones, en sentido transversal. El músculo esquelético se llama también músculo voluntario (en los vertebrados), ya que se contrae cuando es estimulado por nervios bajo control cerebral consciente.



Músculo cardíaco. Es otro tipo de músculo estriado que se encuentra solamente en el corazón de los vertebrados. Las células son mucho más cortas que las del músculo esquelético y tienen un único núcleo por célula. El músculo cardíaco es una red ramificada de fibras en la que las células individuales están conectadas unas con otras mediante complejos de unión llamados discos intercalares. El músculo cardíaco se considera músculo involuntario debido a que no requiere actividad nerviosa para estimular su contracción. En lugar de ello, la frecuencia cardíaca está controlada por células especializadas como «marcapasos», situadas en el propio corazón. No obstante, nervios autónomos procedentes del cerebro pueden alterar la actividad de tales células.

Figura 9-12

Tipos de tejido muscular.

Tejido nervioso

El tejido nervioso está especializado en la recepción de estímulos y en la conducción de impulsos de una parte del cuerpo a otra. Los dos tipos celulares básicos del tejido nervioso son las **neuronas** (Gr. nervio), la unidad funcional básica del sistema nervioso, y la **neuroglía** (Gr. nervio, + *glia*, goma), una variedad de células no nerviosas que aíslan las membranas neuronales y desempeñan diversas funciones de soporte. La anatomía funcional de una célula nerviosa típica está esquematizada en la Figura 9-13. El funcionamiento del tejido nervioso se trata en el Capítulo 33.

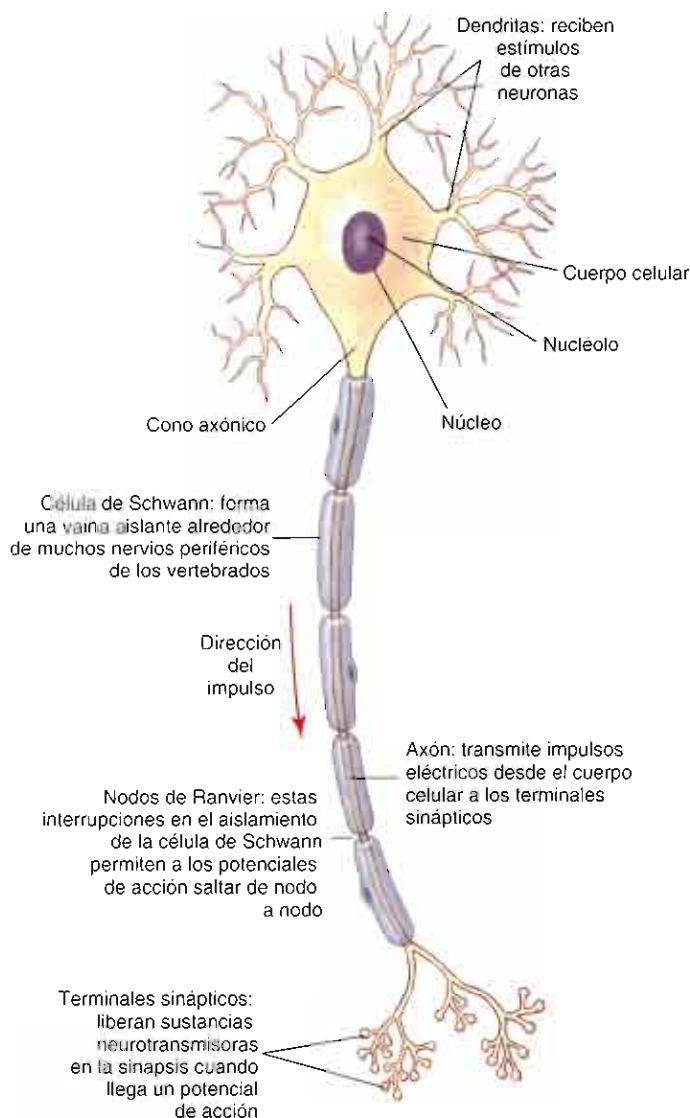


Figura 9-13

Anatomía funcional de una neurona. Del cuerpo celular, o **soma**, se extienden una o más **dendritas** (Gr. *dendron*, árbol), que reciben impulsos eléctricos desde receptores u otras células nerviosas, y un único **axón** que transporta impulsos desde el cuerpo neuronal hasta otra célula nerviosa o un órgano efector. El axón recibe a menudo el nombre de **fibra nerviosa**. Los puntos de contacto de unos nervios con otros o con órganos efectores son uniones especializadas denominadas sinapsis.

COMPLEJIDAD Y TAMAÑO CORPORAL

Los grados más complejos en la organización de los metazoos han permitido, y hasta cierto punto han provocado, la evolución de grandes tamaños corporales (Figura 9-14). El gran tamaño tiene diversas consecuencias, tanto físicas como ecológicas, para el organismo. Conforme los animales aumentan de tamaño, la superficie corporal crece mucho más despacio que el volumen corporal. Esto ocurre porque la superficie corporal aumenta con el cuadrado de la longitud (longitud^2), mientras que el volumen (y con él la masa) aumenta con el cubo de la longitud (longitud^3). En otras palabras, un animal grande tiene menos superficie con respecto a su volumen que otro animal con la misma forma pero de menor tamaño. La superficie de un animal grande puede resultar insuficiente para la respiración y la nutrición de células situadas profundamente en el interior del cuerpo. Existen dos posibles soluciones a este problema. Una es plegar o invaginar la superficie corporal, para aumentar su área útil o, como han hecho los platelmintos, aplanar el cuerpo en forma de cinta o de disco de manera que no haya ningún espacio interno lejos de la superficie. Esta solu-

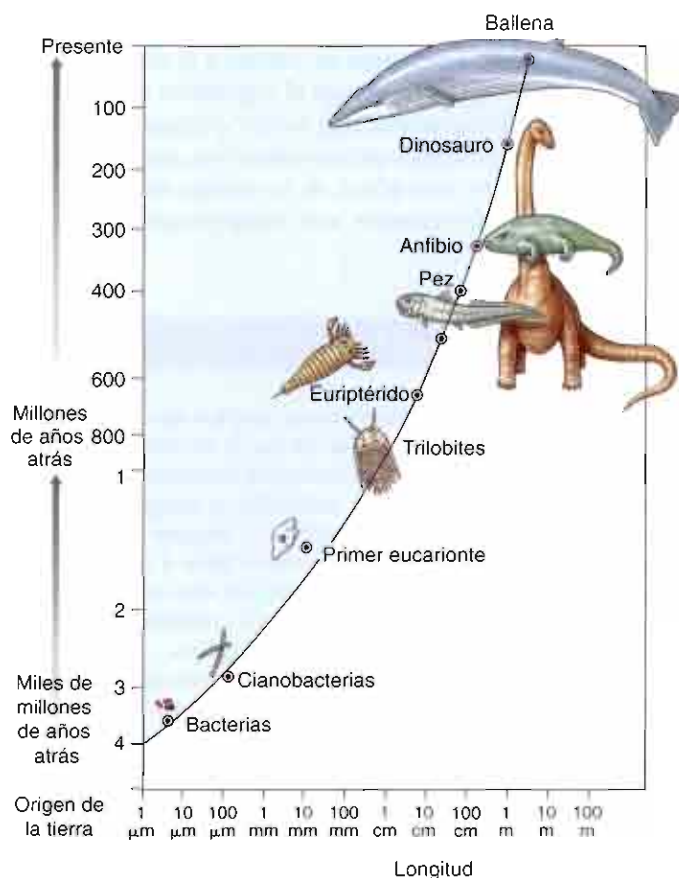


Figura 9-14

Gráfico que muestra la evolución del aumento de tamaño (longitud) en los organismos en diferentes periodos de la vida en la Tierra. Nótese que ambas escalas son logarítmicas.

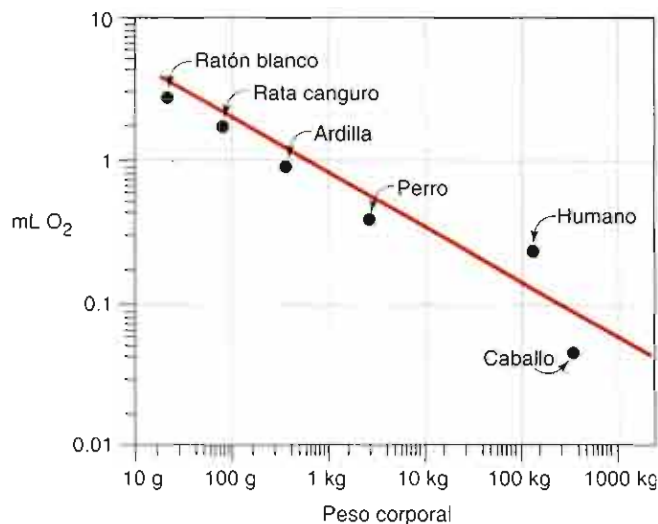


Figura 9-15

Coste neto de la carrera o galope para mamíferos de varios tamaños. Cada punto representa el coste (medido según la tasa de consumo de oxígeno) de mover 1 g de peso corporal a lo largo de 1 km. Este coste disminuye con el aumento de tamaño.

ción permite al organismo crecer sin aumentar su complejidad interna. Sin embargo, la mayoría de los animales grandes han adoptado la segunda solución: el desarrollo de sistemas de transporte interno para acarrear nutrientes, gases y productos de desecho entre las células y el medio externo.

Un mayor tamaño protege al organismo ante cambios ambientales. Proporciona una mayor defensa ante los depredadores y posibilita tácticas ofensivas; también permite una utilización más eficaz de la energía metabólica. Un mamífero grande consume más oxígeno que uno peque-

ño, pero el coste de mantener la temperatura corporal es menor, por gramo de peso, para el mamífero grande que para el pequeño. Los animales grandes también pueden moverse con menor coste energético que los pequeños. Por ejemplo, un mamífero grande consume más oxígeno al correr que otro de menor tamaño, pero el coste energético de mover 1 g de su cuerpo a lo largo de una distancia determinada es mucho menor para el animal grande que para el pequeño (Figura 9-15). Por todas estas razones, las oportunidades ecológicas de los animales grandes son muy diferentes de las de los pequeños. Las grandes radiaciones adaptativas experimentadas por los taxones de animales de tamaño grande se detallarán más adelante en los capítulos correspondientes.

La tendencia del tamaño corporal a aumentar en las líneas de descendencia se conoce como ley de Cope del aumento filético, que recibe su nombre del paleontólogo y naturalista americano del siglo XIX Edward Drinker Cope. Cope se dio cuenta de que los linajes comienzan con pequeños organismos que dan lugar a otros mayores y finalmente a formas gigantes. Con frecuencia, estas últimas se extinguen, lo que supone una oportunidad para que nuevos linajes desarrollen a su vez formas cada vez más grandes. La regla de Cope se ajusta a vertebrados que no vuelan y a muchos grupos de invertebrados, aunque la explicación lamarckiana de Cope —los organismos evolucionarían siguiendo un impulso interno de alcanzar un mayor bienestar a través de un mayor tamaño— era absurda. No hay muchas excepciones a la regla de Cope, aunque los insectos constituyen una particularmente grande.

RESUMEN

Desde los organismos relativamente simples que constituyeron los comienzos de la vida en la Tierra, la evolución animal ha progresado a lo largo de una secuencia histórica de formas cada vez más complicadas. Los orgánulos se integraron en células, las células en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas. Mientras que un protozoo lleva a cabo todas las funciones vitales dentro de los límites de una única célula, un animal multicelular evolucionado es un complejo de unidades subordinadas organizadas en niveles sucesivos.

Cada organismo ha heredado un modelo de organización descrito en términos de simetría corporal, número de hojas embrionarias, grado de organización y número de cavidades corporales. La mayoría de los animales presenta simetría bilateral, aunque en algunos grupos aparece simetría esférica o radial. La mayor parte de los animales son triblásticos y se desarrollan a partir de tres hojas embrionarias, pero los cnidarios y algunas otras formas son diblásticos. Las esponjas carecen de hojas embrionarias y poseen un grado de organización celular, mientras que el resto de animales tienen un grado de organización tisular.

Todos los animales, salvo las esponjas, tienen una cavidad digestiva. En la mayor parte de ellos existe otra cavidad que ro-

dea a la anterior. Esta segunda cavidad puede ser un pseudoceloma o un celoma. Existen dos sistemas de formación del celoma, la enterocelia y la esquizocelia.

Los animales triblásticos se dividen en protóstomos y deuteróstomos de acuerdo con su particular secuencia del desarrollo. A su vez, los protóstomos se dividen en lofotrocozoos y ecdisozoos de acuerdo con caracteres del desarrollo más detallados.

El cuerpo de los metazoos está formado por células, la mayoría de las cuales está especializada funcionalmente; fluidos corporales, divididos en intracelulares y extracelulares; y elementos estructurales extracelulares, fibrosos o amorfos, que desempeñan diversas funciones en el espacio extracelular. Las células de los metazoos se organizan en diversos tejidos, cuyos tipos básicos son el epitelial, el conjuntivo, el muscular y el nervioso. Los tejidos se organizan a su vez en unidades funcionales mayores, denominadas órganos y, por último, los órganos se asocian para formar sistemas.

Una consecuencia del incremento en la complejidad anatómica es un aumento del tamaño corporal, lo que ofrece ciertas ventajas, como una depredación efectiva, un menor coste energético en la locomoción y una mejora de la homeostasis.

CUESTIONARIO

1. Cite los cinco niveles de complejidad en la organización de los organismos y explique cómo cada uno de ellos es más avanzado que el precedente.
2. ¿Puede sugerir por qué durante la evolución de linajes animales independientes ha habido una tendencia hacia el máximo aumento posible del tamaño corporal? ¿Es inevitable que la complejidad también aumente junto con el tamaño?
3. ¿Cuál es el significado de los términos «parénquima» y «estroma» en cuanto a su relación con los órganos corporales?
4. Los fluidos corporales de los eumetazoos están separados en «compartimientos». Nombre tales compartimientos y explique cómo difiere esta separación en animales con sistemas circulatorios abiertos y cerrados.
5. ¿Cuáles son los cuatro tipos principales de tejidos en el cuerpo de un metazoo?
6. ¿Cómo podría distinguirse entre un epitelio simple y uno estratificado? ¿Qué característica del epitelio estratificado podría explicar su presencia tapizando la cavidad bucal, el esófago y la vagina, en vez de un epitelio simple?
7. ¿Cuáles son los tres elementos del tejido conjuntivo? Cite algunos ejemplos de los diferentes tipos de tejido conjuntivo.
8. ¿Cuáles son los tres tipos de músculo que se encuentran en los animales? Explique cómo cada uno de ellos está especializado para distintas funciones.
9. Describa las principales características, estructurales y funcionales, de una neurona.
10. Asigne a cada grupo animal su arquetipo o modelo de organización correspondiente.

_____ Unicelular _____ Agregado celular _____ Saco ciego, acelomado _____ Tubo-en-un-tubo, pseudocelomado _____ Tubo-en-un-tubo, eucelomado	a. Nematodos b. Vertebrados c. Protozoos d. Plelmintos e. Esponjas f. Artrópodos g. Nemertinos
---	--
11. Distinga entre simetría esférica, radial, birradial y bilateral.
12. Utilice los siguientes términos para identificar partes de su propio cuerpo y del de una rana: anterior, posterior, dorsal, ventral, lateral, distal, proximal.
13. ¿Cómo dividirían su cuerpo los planos frontal, sagital y transversal?
14. ¿Qué se entiende por metamería? Cite tres filos que la presenten.

BIBLIOGRAFÍA

- Arthur, W. 1997. The origin of animal body plans. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Explora los procesos genéticos, del desarrollo y de las poblaciones implicadas en los aproximadamente 35 modelos de organización que surgieron en el pasado geológico.*
- Bonner, J. T. 1988. The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Estudio de los niveles de complejidad en los organismos y cómo el tamaño afecta a la complejidad.*
- Grene, M. 1987. Hierarchies in biology. *Am. Sci.* 75:504-510 (Sept.-Oct.). *El término «jerarquía» se utiliza en biología con muy distintos significados. El autor apunta que la teoría evolutiva actual lleva al concepto de jerarquía más allá de los límites darwinianos, hasta los niveles genéticos y del organismo.*
- Kessel, R. G. 1998. Basic medical histology: the biology of cells, tissues and organs. New York, Oxford University Press. *Un manual actual de histología animal.*
- McGowan, C. 1999. A practical guide to vertebrate mechanics. New York, Cambridge University Press. *El autor utiliza muchos ejemplos de su anterior libro, Diatoms to dinosaurs, para describir los principios de biomecánica subyacentes en la anatomía funcional. Incluye experimentos prácticos y ejercicios de laboratorio.*
- McMahon, T. A. and J. Bonner. 1983. On size and life. New York, Scientific American Books, Inc. *Un libro bien ilustrado sobre el tamaño y la proporción en el mundo vivo, con explicaciones y ejemplos claros.*
- Welsch, U. and V. Storch. 1976. Comparative animal cytology and histology. London, Sidgwick & Jackson. *Histología comparada, con un buen tratamiento de los invertebrados. Existe una edición española de 1978, publicada por la editorial Urmo, Bilbao.*
- Willmer, P. 1990. Invertebrate relationships: patterns in animal evolution. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *El capítulo 2 es una excelente discusión sobre la simetría animal, los patrones de desarrollo, el origen de las cavidades corporales y la segmentación.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Architectural Pattern and Diversity of Animals

Cells and Tissues: Histology
 Basic Tissue Types
 Vertebrate Laboratory Exercises
 Human Organization
 Animal Systems

Clasificación y filogenia de los animales



Conchas de moluscos de la colección de Jean Baptiste de Lamarck (1744 - 1829).

Orden en la diversidad

Los zoólogos han bautizado más de 1.5 millones de especies de animales, y se describen miles más cada año. Algunos zoólogos creen que las especies conocidas hasta hoy constituyen solamente el 20% de la totalidad de animales vivos y menos del 1% de todos los que han existido en el pasado.

A pesar de tales cifras, la diversidad animal no carece de límites. Muchas formas de animales no existen en la naturaleza, como se puede ver en los mitos del minotauro y de los caballos alados. Los rasgos característicos del hombre y los del toro nunca aparecen juntos, como lo hacen en el mítico minotauro; ni los cuerpos de los caballos tienen alas de ave, como en el famoso Pegaso. El hombre, el toro, las aves y los caballos son diferentes grupos de animales, aunque comparten algunos caracteres importantes, como la posesión de vértebras y la homeotermia, que los distinguen de formas todavía más alejadas, como insectos o platelmintos.

Todas las culturas humanas clasifican sus animales familiares de acuerdo con distintos modelos en la diversidad animal. Estas clasificaciones tienen muchos y variados propósitos. En ciertas sociedades, los animales pueden clasificarse de acuerdo con su utilidad o perjuicio para la actividad del hombre; otros pueden agrupar a los animales según sus papeles mitológicos. Los biólogos reúnen a los animales según las relaciones evolutivas que se derivan de los modelos ordenados según los caracteres homólogos que comparten. Esta clasificación se denomina «sistema natural» porque refleja las relaciones existentes entre los animales en la naturaleza, independientemente de la actividad humana. El zoólogo sistemático tiene tres objetivos principales: descubrir todas las especies de animales, reconstruir sus relaciones evolutivas y, por último, clasificarlos de acuerdo con ellas.

La teoría de Darwin de la ascendencia común (Capítulos 1 y 6) es el principio básico que guía nuestra búsqueda de un orden para la diversidad animal. La ciencia de la taxonomía («principio o ley de la ordenación») produce un sistema formal para denominar y clasificar las especies que refleja dicho orden. Los animales que tienen un antecesor común muy reciente comparten muchas características, y quedan agrupados juntos en nuestra clasificación taxonómica. La taxonomía es parte de una ciencia más amplia, la sistemática o biología comparada, que utiliza el estudio de la variación entre las poblaciones animales para intentar comprender sus relaciones evolutivas. Sin embargo, muchas prácticas de las taxonomías son restos relictos de puntos de vista pre-evolutivos, por lo que el ajuste de nuestro sistema taxonómico para que se adapte a la evolución ha dado lugar a muchos problemas y controversias. La taxonomía ha alcanzado actualmente un punto sorprendentemente activo y controvertido, en el que varios sistemas taxonómicos alternativos compiten para ser adoptados por los científicos. Para alcanzar a comprender esta controversia, se hace necesario revisar primero la historia de la taxonomía animal.

LINNEO Y LA CLASIFICACIÓN

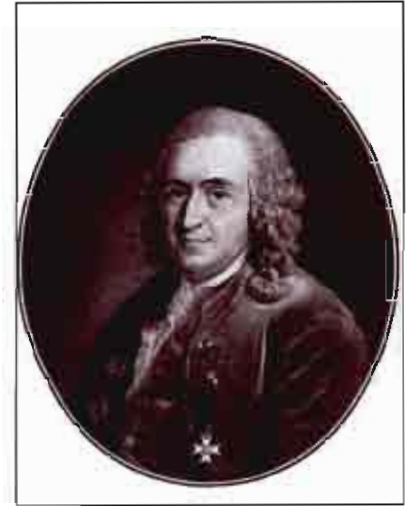
El filósofo y biólogo griego Aristóteles fue el primero en clasificar los organismos según sus semejanzas estructurales. El florecimiento de la Sistemática en el siglo XVIII culminó con el trabajo de Carolus Linnaeus* (1707 a 1778; Figura 10-1), quien nos dotó de nuestro actual esquema de clasificación.

Linneo fue un botánico sueco de la Universidad de Uppsala. Estaba dotado de un gran talento para coleccionar y clasificar objetos, especialmente flores. Ideó un amplio sistema de clasificación, tanto para plantas como para animales. Este esquema, publicado en su gran obra *Systema naturae*, usaba la morfología (el estudio comparado de la forma de los organismos) para distribuir los ejemplares en las colecciones. Dividió el reino animal en especies y le dio a cada una un nombre distinto. Agrupó a las especies en géneros, los géneros en órdenes y los órdenes en clases. Al ser su conocimiento de los animales bastante limitado, sus categorías inferiores, como los géneros, eran muy amplias, e incluían animales con relaciones muy lejanas. Gran parte de su clasificación ha sufrido drásticas alteraciones, pero los principios básicos de su esquema siguen aún vigentes.

El sistema de Linneo para ordenar organismos en una serie ascendente de grupos incluidos unos en otros en sucesión siempre creciente es el **sistema jerárquico** de clasificación. Las categorías principales, o **taxones**, en

Figura 10-1

Carolus Linnaeus (1707-1778). Este retrato fue pintado cuando Linneo tenía 68 años de edad, tres antes de su muerte.



las que se agrupan los organismos, fueron dotadas de **rango taxonómico** para indicar el grado en que contenían a otros grupos. La jerarquía de los rangos taxonómicos se ha ampliado considerablemente desde el tiempo de Linneo (Tabla 10.1). Actualmente consta de siete rangos obligados para el reino animal, en serie descendente: reino, filo, clase, orden, familia, género y especie. Todo organismo debe colocarse al menos en siete taxones, uno por cada rango obligado. Los taxónomos tienen la facultad de subdividir aún más estos siete rangos, para reconocer más de siete taxones (superclase, infraclass, superorden, suborden, etc.) para cualquier grupo de organismos; en total hay más de 30 rangos taxonómicos reconocidos. Para grupos muy grandes o complejos, como los peces o los insectos, estos rangos adicionales son necesarios para expresar distintos grados de divergencia evolutiva. Desgraciadamente, también contribuyen a aumentar la complejidad del sistema.

El sistema de Linneo para denominar las especies se conoce como **nomenclatura binominal**. Cada especie tiene un nombre latinizado compuesto por dos palabras (por eso se llama binominal al sistema) escritas en letra cursiva (subrayadas si están manuscritas o mecanografiadas). La primera palabra es el nombre del **Género**, escrito con inicial mayúscula; la segunda es el **epíteto específico**, exclusivo de la especie dentro del género y escrito con inicial minúscula (Tabla 10.1). El nombre genérico es siempre un sustantivo, y el epíteto específico es generalmente un adjetivo que debe concordar en género gramatical con el nombre genérico. Por ejemplo, el nombre científico del tordo es *Turdus migratorius* (L. *turdus*, tordo, y *migratorius*, que migra). El epíteto específico nunca aparece aislado; para referirse a una especie debe usarse el nombre completo. Los nombres genéricos deben designar grupos determinados y únicos de organismos; no puede darse el mismo nombre a dos géneros de animales distintos. Sin embargo, se puede utilizar el mismo epíteto específico en géneros diferentes para denotar

* N. del T. Se ha respetado aquí la versión latina del nombre del naturalista sueco, tal como aparece en el original inglés y tal como firmaba sus escritos; sin embargo, el lector puede encontrarlo también como Carl von Linné o, más sencillamente, Linneo.

TABLE 10.1

Ejemplos de categorías taxonómicas

	Hombre	Gorila	Rana leopardo	Langosta verde
Reino	Animalia	Animalia	Animalia	Animalia
Filo	Chordata	Chordata	Chordata	Arthropoda
Subfilo	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata	Uniramia
Clase	Mammalia	Mammalia	Amphibia	Insecta
Subclase	Eutheria	Eutheria	—	Pterygota
Orden	Primates	Primates	Anura	Orthoptera
Suborden	Anthropoidea	Anthropoidea	—	Ensifera
Familia	Hominidae	Hominidae	Ranidae	Tettigoniidae
Subfamilia	—	—	Raninae	Phaneropterinae
Género	<i>Homo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Rana</i>	<i>Scudder</i>
Especie	<i>Homo sapiens</i>	<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Rana sphenoccephala</i>	<i>Scudder furcata</i>
Subespecies	—	—	—	<i>Scudder furcata furcata</i>

El sistema jerárquico de la clasificación aplicado a cuatro especies (el hombre, el gorila, la rata leopardo sureña y la langosta verde americana). Los taxones superiores tienen generalmente más contenido que los de menor nivel, aunque taxones en dos niveles diferentes pueden ser equivalentes en cuanto a contenidos (por ejemplo, la familia Hominidae contiene únicamente el género *Homo*, por lo que el número de taxones que contiene cada uno de ellos es equivalente; en cambio, la familia Pongidae comprende a los géneros *Gorilla*, *Pan* y *Pongo*, lo que la hace contener más taxones que cualquiera de dichos géneros). Las especies estrechamente relacionadas comparten una categoría taxonómica a un nivel más bajo que las especies lejanas. Por ejemplo, el hombre y el gorila se unen a partir del nivel Suborden (Anthropoidea); ambas coinciden con la rana leopardo sureña en el nivel subfilo (Vertebrata), pero hay que llegar hasta el nivel reino (Animalia) para encontrar su punto de confluencia con la langosta verde americana.

especies distintas. Por ejemplo, el picamaderos de pecho blanco se llama *Sitta carolinensis*. El epíteto específico «carolinensis» aparece también en otros géneros, con el mismo significado de «propio de Carolina», como en *Poecile carolinensis* (gorrión de Carolina) y *Anolis carolinensis* (un lagarto verde). Todos los rangos por encima de la especie se designan con nombre de una sola palabra, escritos con inicial mayúscula.

EL CONCEPTO DE ESPECIE

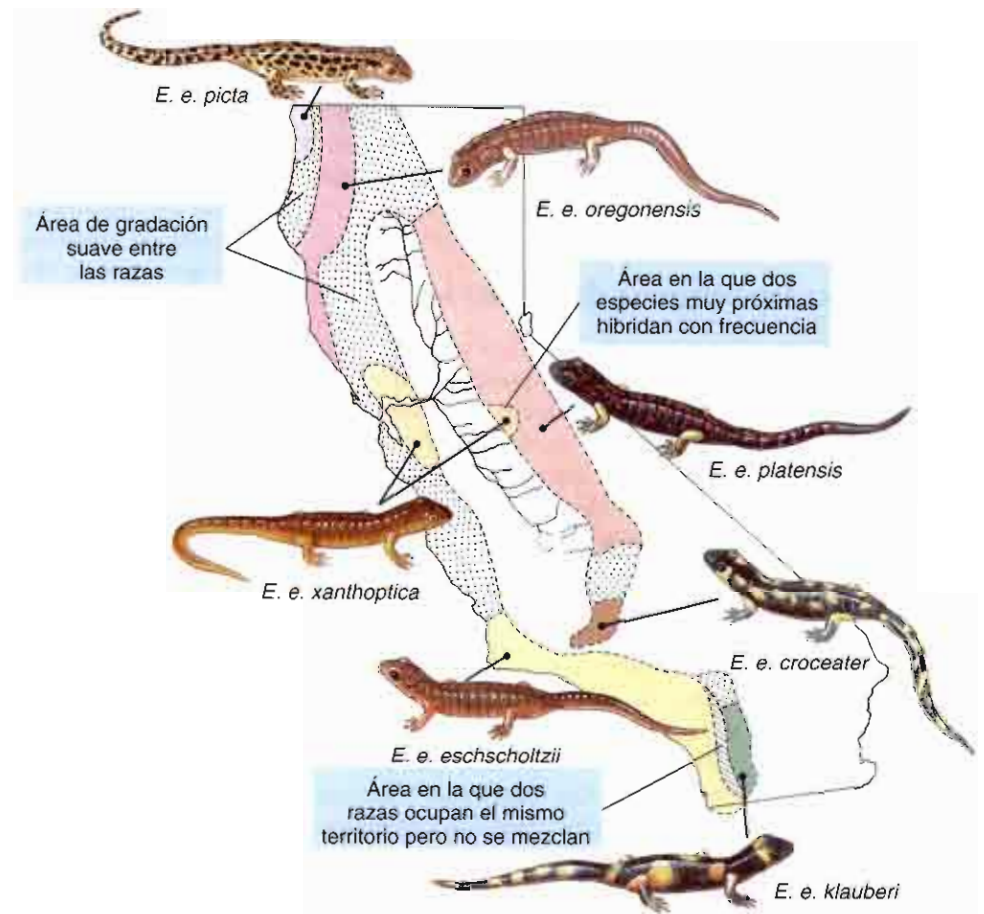
En su discusión del libro de Darwin, *El origen de las especies*, en 1859, Thomas Henry Huxley se preguntaba: «En primer lugar, ¿qué es una especie? La pregunta es simple, pero la respuesta correcta es difícil de encontrar, incluso si recurrimos a aquellos con más conocimientos sobre el particular.» Hemos utilizado hasta aquí el término «especie» como si tuviera un significado simple y nada ambiguo, pero desafortunadamente, el comentario de Huxley es tan vigente hoy como lo era hace 140 años. Nuestra idea de la especie se ha hecho más sofisticada, pero la diversidad de conceptos y las diferencias y desacuerdos que rodean su uso son tan evidentes hoy como lo eran en tiempos de Darwin.

A pesar de las diferencias, muy extendidas, sobre la naturaleza de la especie, los biólogos hacen repetida referencia a ciertos criterios importantes para identificarlas. En primer lugar, la **ascendencia común** es el núcleo de casi todos los conceptos modernos de especie. Los miembros de una especie deben poder rastrear su ascendencia hasta una población ancestral común, aunque no necesariamente hasta un único par de progenitores; esto

Cuando una especie se divide en subespecies se utiliza una nomenclatura trinomial (véase el ejemplo de la langosta verde, Tabla 10.1 y el ejemplo de la salamandra, Figura 10-2); estas especies se denominan politípicas. Los nombres genérico, específico y subespecífico se escriben en cursiva (subrayados si son manuscritos o mecanografiados). Una especie politípica contiene una subespecie cuyo nombre subespecífico es una repetición del epíteto específico y una o más subespecies adicionales de nombres diferentes. Así, para distinguir las variantes geográficas de *Ensatina escholtzii*, una subespecie recibe el nombre de *Ensatina escholtzii escholtzii*, mientras que para las otras seis subespecies se usan distintos nombres subespecíficos (Figura 10-2). Tanto el nombre genérico como el epíteto específico pueden abreviarse como se muestra en la Figura 10-2. El reconocimiento formal de subespecies ha perdido popularidad entre los taxónomos debido a que las fronteras entre subespecies son muy difíciles de precisar. El reconocimiento de subespecies está basado las más de las veces en caracteres superficiales, y no denota una unidad evolutiva real. Cuando estudios posteriores revelan que la subespecie es un linaje evolutivo independiente, a menudo son reconocidas como una auténtica especie; de hecho, muchos autores piensan que las subespecies de *Ensatina escholtzii* son de hecho especies independientes. Por ello, la designación de subespecies debe tomarse como una afirmación provisional, que indica el hecho de que el estatus de las poblaciones necesita de un estudio más detallado.

Figura 10-2

Variación geográfica de los patrones de color en las salamandras del género *Ensatina*. La categoría de especies de estas poblaciones ha confundido a los taxónomos durante generaciones, y continúa haciéndolo. Actualmente, se reconoce una sola especie (*Ensatina eschscholtzii*) dividida en subespecies, como aparece en la figura. La hibridación es evidente entre las poblaciones más cercanas, pero estudios sobre variaciones proteicas muestran una gran cantidad de divergencias genéticas entre las distintas poblaciones. Además, las poblaciones de las subespecies *eschscholtzii* y *klauberi* se solapan sin mezclarse.



significa que las especies son entidades históricas. Un segundo criterio es que la especie debe ser el **más pequeño grupo distinguible** de organismos que compartan patrones de ascendencia y descendencia. En otro caso sería difícil separar las especies de taxones superiores cuyos miembros también comparten una ascendencia común. Los caracteres morfológicos han tenido tradicionalmente una gran importancia para identificar estos grupos, pero también se pueden utilizar rasgos cromosómicos y moleculares. Un tercer criterio importante es el de **comunidad reproductora**. Los miembros de una especie deben formar una comunidad reproductora que excluya a los miembros de otras especies. Para las poblaciones con reproducción sexual, la mezcla resulta crítica para el mantenimiento de una comunidad reproductora. Para los organismos cuya reproducción es estrictamente asexual, la comunidad reproductora implica la ocupación de un hábitat ecológico particular en un lugar determinado, de forma que una población reproductora responda de forma unitaria a las fuerzas evolutivas, como la selección natural y la deriva genética.

Cualquier especie tiene una distribución espacial, que se conoce como su **rango geográfico**, y una distribución temporal, denominada **duración evolutiva**. Las especies difieren mucho entre sí con respecto a ambos conceptos. Las especies con rangos geográficos muy amplios o distri-

buidas por todo el globo se denominan **cosmopolitas**, mientras que las que presentan una distribución geográfica muy reducida reciben el calificativo de **endémicas**. Si una especie está restringida a un área muy pequeña en el espacio y en el tiempo, tendremos escasos problemas para reconocerla, y cualquier concepto de especie nos llevará a parecidas conclusiones. De hecho, tenemos pocas dificultades para distinguir las diferentes especies de animales que podemos encontrar en nuestros parques y bosques locales. Sin embargo, si comparamos las poblaciones locales de cada especie con otras situadas a miles de kilómetros, similares a ellas pero no idénticas, puede resultar difícil determinar si constituyen una única especie o bien dos diferentes (Figura 10-2).

A lo largo de la duración evolutiva de una especie, su rango geográfico puede cambiar varias veces. Un rango geográfico puede ser tanto continuo como disjunto; en este último caso, existen áreas en el rango en las que la especie no está presente. Supongamos que encontramos dos poblaciones similares pero no idénticas que viven a 500 kilómetros una de otra, sin que existan entre ellas poblaciones relacionadas. ¿Nos encontramos ante una única especie con distribución disjunta o bien se trata de especies diferentes aunque muy próximas? Supongamos que estas poblaciones han estado separadas históricamente desde hace 50 000 años. ¿Es este tiempo suficiente como

para haber desarrollado comunidades reproductoras independientes o todavía podemos seguir considerando una sola comunidad desde el punto de vista de la reproducción? Las respuestas a tales interrogantes no son precisamente fáciles de encontrar. Muchas de las discrepancias sobre los distintos conceptos de especie están relacionadas con la resolución de estos problemas.

Concepto tipológico de especie

Antes de Darwin, las especies se consideraban como entidades independientes e inmutables; presentaban características fijas y esenciales (generalmente morfológicas) que representaban un patrón o arquetipo de origen divino. Esta práctica constituye el **concepto tipológico** (o **morfológico**) de especie. Los científicos reconocían las especies formalmente mediante la designación de un **ejemplar tipo**, debidamente etiquetado y depositado en un museo para representar la forma o morfología ideal de la especie (Figura 10-3). Cuando un científico obtenía ejemplares adicionales y quería asignarles su especie correspondiente, consultaba los ejemplares tipo de las especies ya descritas; si los nuevos ejemplares poseían las características esenciales de un determinado ejemplar tipo, se les asignaba esa especie. Las diferencias menores se consideraban como imperfecciones accidentales, mientras que si existían importantes variaciones con respecto a los tipos conocidos, el científico podía optar por describir una nueva especie, designando su propio ejemplar tipo. De esta forma, el mundo vivo quedaba clasificado en especies.

Los evolucionistas descartaron el concepto tipológico de especie, aunque algunas tradiciones todavía persisten. Los científicos aún nombran especies mediante la descripción de ejemplares tipo depositados en los museos, y el ejemplar tipo es formalmente el portador del nombre de la especie. Igualmente, la morfología del organismo es

todavía importante para reconocer las especies; sin embargo, las especies ya no se consideran como clases definidas por la posesión de ciertos caracteres morfológicos. La base del concepto evolutivo del mundo es que las especies son entidades históricas cuyas propiedades están siempre sujetas a cambios. La variedad que se observa entre los organismos de una misma especie no es el resultado de manifestaciones más o menos imperfectas de un «tipo» eterno; el tipo en sí no es sino una abstracción, extraída de la variación, real e importante, presente en la especie. En el mejor de los casos, el tipo corresponde a una forma media, en el sentido estadístico, que cambiará conforme la selección natural vaya actuando sobre la variedad de la especie a lo largo del tiempo. El ejemplar tipo sirve únicamente como guía de los rasgos morfológicos generales que podemos esperar encontrar en esa especie tal como la conocemos hoy en día.

La persona que describe por primera vez un ejemplar tipo y publica el nombre de una especie se denomina «autoridad». El nombre de esta persona y la fecha de publicación se escriben muy frecuentemente a continuación del nombre de la especie. Así, *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758, nos indica que Linneo fue la primera persona en publicar el nombre de la zarigüeya. La cita de la autoridad no es parte del nombre científico, sino que más bien constituye una referencia bibliográfica abreviada. A veces, el estatus genérico de una especie se revisa con posterioridad a su descripción inicial; en tal caso, el nombre de la autoridad aparece entre paréntesis. El varano del Nilo se designa como *Varanus niloticus* (Linnaeus, 1766) porque la especie fue primeramente denominada por Linneo como *Lacerta nilotica*, y posteriormente colocada en un género distinto.

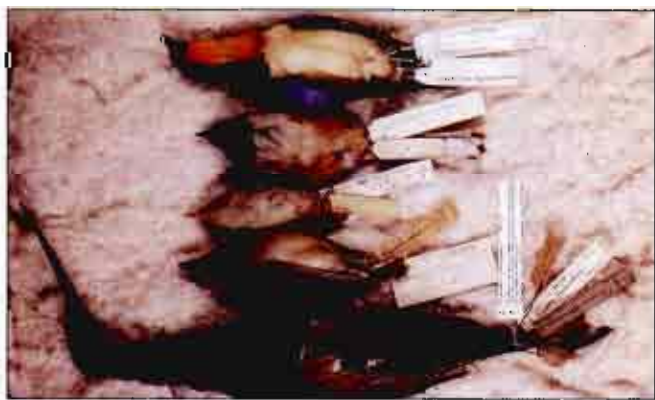


Figura 10-3

Ejemplares de aves en la *Smithsonian Institution* (Washington D.C.), algunos de los cuales fueron capturados originalmente por John J. Audubon, Theodore Roosevelt, John Gould, y Charles Darwin.

Concepto biológico de especie

El concepto de especie inspirado en la teoría evolutiva de Darwin que se ha extendido más en la actualidad es el **concepto biológico de especie**, formulado por Theodosius Dobzhansky y Ernst Mayr. Este concepto tomó cuerpo durante las décadas de 1930 y 1940, en un período de síntesis evolutiva a partir de ideas anteriores, y ha sido perfeccionado y retocado varias veces desde entonces. En 1982, Mayr estableció el concepto biológico de especie como sigue: «Una especie es una comunidad reproductora de poblaciones (aislada de otras desde el punto de vista de la reproducción) que ocupa un nicho específico en la naturaleza.» Hay que subrayar que aquí la especie se identifica de acuerdo con las propiedades reproductoras de las poblaciones y no según caracteres específicos del organismo. Una especie es una **población reproductora** de individuos que tienen una ascendencia común y comparten caracteres de variación gra-

dual. El estudio de la variedad poblacional en cuanto a morfología, estructura cromosómica y rasgos genéticos moleculares será de gran ayuda para evaluar los límites de las poblaciones reproductoras en la naturaleza. El criterio del «nicho» (Capítulo 38) reconoce que los miembros de una comunidad reproductora tengan también propiedades ecológicas comunes.

Ya que una comunidad reproductora debe mantener cohesión genética, podemos esperar que la variación entre los organismos sea relativamente suave y continua dentro de cada especie y discontinua o brusca entre especies distintas. Aunque la especie biológica se basa en las propiedades reproductoras de las poblaciones antes que en caracteres morfológicos, la morfología puede ayudarnos a distinguir especies. A veces, la categoría de especie debe evaluarse directamente, mediante cruza-mientos experimentales. Sin embargo, esto sólo es practicable en una minoría de los casos, y nuestras decisiones sobre la asignación de especies se llevan a cabo generalmente mediante el estudio de la variación de los caracteres. La variación en los caracteres moleculares es muy útil para identificar fronteras geográficas de comunidades reproductoras. Los estudios moleculares han revelado la presencia de **especies hermanas** o crípticas (p. 131) que son de morfología demasiado semejante como para distinguirlas como especies independientes basándose sólo en rasgos morfológicos.

El concepto biológico de especie ha sido fuertemente criticado debido a los diversos problemas que presenta. En primer lugar, el concepto carece de una dimensión temporal explícita. Proporciona los medios para diagnosticar el estatus de especie en poblaciones contemporáneas, pero nos ofrece poca ayuda con respecto al estatus de poblaciones ancestrales en relación con sus descendientes evolutivos. Los defensores del concepto biológico de especie se muestran a menudo en desacuerdo sobre el grado de aislamiento reproductor necesario para considerar a dos poblaciones como especies independientes, lo que pone de manifiesto cierta ambigüedad en el concepto. Por ejemplo, si existe una hibridación limitada entre dos poblaciones en un área geográfica pequeña, ¿deberíamos considerarlas como una única especie a pesar de las diferencias evolutivas entre ellas? Otro problema es que como el concepto biológico de especie pone énfasis en la reproducción como el criterio para reconocer a una comunidad, niega la existencia de la especie en grupos de organismos que se reproducen sólo asexualmente. De cualquier forma, es práctica común en Sistemática describir especies en todos los grupos de organismos, independientemente de su forma de reproducción, sexual o asexual.

El concepto evolutivo de especie

La dimensión temporal descrita más arriba plantea problemas obvios al concepto biológico de especie. ¿Cómo podemos asignar ejemplares fósiles a especies actuales? Si seguimos una estirpe hacia atrás en el tiempo ¿hasta

dónde podemos ir antes de encontrar el límite de la especie? Si pudiéramos seguir una línea genealógica ininterrumpida en el tiempo hasta el punto en el que dos especies hermanas convergen en su antecesor común, deberíamos haber cruzado en algún punto al menos un límite específico. Sin embargo, sería muy difícil decidir dónde trazar una frontera precisa entre las dos especies.

Para enfrentarse a este problema, Simpson propuso en la década de 1940 el **concepto evolutivo de especie**, al añadir una dimensión evolutiva temporal al concepto biológico de especie. Este concepto persiste hoy en día en una versión modificada. Una definición actual de la especie evolutiva es la siguiente: *«un único linaje de poblaciones ancestro-descendiente que mantiene su identidad frente a otros linajes y que posee sus propias tendencias evolutivas y su destino histórico»*. Nótese que el criterio de la ascendencia común se mantiene aquí al exigir un linaje con una identidad histórica propia. La cohesión reproductora es el medio por el que una especie mantiene su identidad respecto a otros linajes similares y diferencia su destino evolutivo del de otras especies. El mismo tipo de caracteres diagnósticos discutidos para el concepto biológico de especie será importante para identificar las especies evolutivas, aunque en la mayoría de los casos sólo se conocen características morfológicas a partir de fósiles. A diferencia del concepto biológico de especie, el concepto evolutivo de especie puede aplicarse a animales con reproducción tanto sexual como asexual. En tanto un linaje en evolución mantenga la continuidad de sus caracteres diagnósticos, podrá ser reconocido como una especie. Los cambios bruscos en los rasgos característicos marcarán los límites de especies diferentes en el tiempo evolutivo.

El concepto filogenético de especie

Por último, presentaremos aquí el **concepto filogenético de especie**. Según este concepto, la especie se define como *un grupo irreducible (basal) de organismos, diagnósticamente distinguible de otros grupos semejantes y dentro del cual existe un patrón parental de ascendencia y descendencia*. Este concepto pone énfasis en el criterio de la ascendencia común, y cubre tanto a los grupos de reproducción sexual como a los de reproducción asexual.

La especie filogenética es un único linaje poblacional sin ramificaciones detectables. La principal diferencia en la práctica entre los conceptos de especie evolutiva y especie filogenética es que este último hace hincapié en el reconocimiento como especie independiente de los más pequeños grupos de organismos que hayan experimentado un cambio evolutivo. El concepto evolutivo de especie agruparía en una única especie a poblaciones geográficamente disjuntas que muestren ciertas divergencias genéticas pero que se juzguen similares en cuanto a sus «tendencias evolutivas». Por el contrario, el concepto filo-

genético de especie las consideraría especies distintas. En general, se describiría un mayor número de especies utilizando el concepto filogenético de especie que usando cualquier otro, por lo que muchos taxónomos lo consideran poco práctico. Sin embargo, si se sigue estrictamente la sistemática cladista (p. 235), el concepto filogenético de especie es ideal, porque solamente este punto de vista genera unidades estrictamente monofiléticas en el nivel de especie.

El concepto filogenético de especie no contempla, intencionadamente, detalles del proceso evolutivo, y nos proporciona un criterio que nos permite describir especies sin que sea necesario llevar a cabo estudios detallados sobre los procesos evolutivos. No obstante, los partidarios del concepto filogenético de especie no desprecian la importancia del estudio de los procesos evolutivos. Por el contrario, opinan que el primer paso en el estudio de estos procesos es tener una visión clara de la historia de la vida. Esto significa reconstruir el patrón de ascendencia común con el máximo detalle posible, comenzando con la unidades taxonómicas más pequeñas que presenten una historia de ascendencia común distinta a la de otras unidades semejantes.

Dinamismo de los conceptos de especie

Las actuales discrepancias entre los distintos conceptos de especie no deben desanimar a nadie. Allí donde un campo de investigación científica entre en una fase de crecimiento dinámico, los viejos conceptos deben revisarse para ser perfeccionados o, en su caso, remplazados por otros nuevos y más avanzados. El activo debate que se mantiene dentro de la Sistemática demuestra que ésta ha adquirido una importancia sin precedentes en la biología. Al igual que la época de Thomas Henry Huxley fue un tiempo de grandes avances para la biología, hoy en día estamos viviendo un proceso semejante. Ambos períodos están marcados por reconsideraciones fundamentales del concepto de especie. No podemos predecir qué concepto de especie será el que predomine dentro de diez años. Los investigadores cuyo interés son las ramificaciones de los linajes evolutivos, la evolución de barreras reproductoras entre poblaciones (p. 130), o las propiedades ecológicas de las especies pueden mostrarse favorables a distintos conceptos de especie. Sin embargo, las discrepancias entre los conceptos actuales nos conducen indefectiblemente al futuro. En muchos casos, los distintos conceptos pueden coincidir en la situación de las fronteras entre especies, y los desacuerdos pueden identificar casos particularmente interesantes de la actividad de la evolución. Para los que se asoman al estudio de la Zoología, la comprensión de los puntos de vista conflictivos es mucho más importante que aprender y adoptar un único concepto de especie.

CARACTERES TAXONÓMICOS Y RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

El principal objetivo de la sistemática es reconstruir el árbol evolutivo, o **filogenia**, que relaciona entre sí a todas las especies, actuales y extintas. Esto se lleva a cabo estudiando rasgos de los organismos, formalmente denominados **caracteres**, que varían entre las especies. Un carácter es cualquier rasgo o cualidad que los taxónomos utilizan para estudiar la variación en y entre las especies. Los taxónomos eligen los caracteres observando patrones de similitud entre los organismos tanto en sus rasgos morfológicos como en los cromosómicos y los moleculares (p. 229), y, con menor frecuencia, de los ecológicos o del comportamiento. El análisis filogenético depende del hallazgo en los organismos de rasgos compartidos que se han heredado de un antecesor común. La semejanza de caracteres que resulta de la ascendencia común se denomina **homología** (Capítulo 6). Sin embargo, el parecido no siempre refleja un origen común. La evolución independiente de caracteres similares en linajes independientes da lugar a patrones de semejanza entre organismos que no reflejan una ascendencia común, lo que complica el trabajo de los taxónomos. La similitud de caracteres que no significa un origen común se llama semejanza no homóloga u **homoplasia**.

Utilización de la variación en los caracteres para reconstruir la filogenia

Para reconstruir la filogenia de un grupo mediante la observación de caracteres que varían entre sus miembros, el primer paso es determinar cuál de las variantes que presenta cada carácter estaba presente en el antecesor común de todo el grupo. Este estado del carácter es **ancestral** para el grupo en conjunto. Suponemos entonces que el resto de las formas del carácter evolucionaron más tarde en el grupo, y son los que denominamos **estados derivados**. Determinar la **polaridad** de un carácter significa identificar cuál de los estados en estudio es ancestral y cuál o cuáles son derivados. Por ejemplo, si consideramos como un carácter la dentición de los vertebrados amnióticos (reptiles, aves y mamíferos), la presencia y la ausencia de dientes en las mandíbulas constituyen dos diferentes estados de dicho carácter. Los dientes no existen en las aves, pero están presentes en los otros amniotas. Para evaluar la polaridad de este carácter debemos determinar qué estado del mismo, presencia o ausencia de dientes, aparecía en el antecesor común más reciente de los amniotas, y qué estado se derivó subsecuentemente en el grupo.

El método que utilizamos para determinar la polaridad de la variación de un carácter se llama **compara-**

ción con un grupo externo. Se acude a otro grupo de organismos, bautizado como **grupo externo**, filogenéticamente cercano pero no incluido en el grupo en estudio. Podemos deducir que cualquier estado de un carácter que encontremos tanto en el grupo en estudio como en el grupo externo es ancestral para el grupo problema. Los anfibios y los diferentes grupos de peces óseos constituyen grupos externos adecuados para estudiar la variación de la dentición en los amniotas. Los anfibios y los peces óseos presentan generalmente dientes; por tanto, deducimos que la presencia de dientes es ancestral en los amniotas, y su ausencia, un carácter derivado. La polaridad de este carácter indica que los dientes se perdieron en la línea ancestral de las aves modernas. La polaridad de los caracteres se evalúa con mayor eficacia cuando se utilizan varios grupos externos. Todos los estados del carácter presentes en el grupo en estudio que no aparezcan en grupos externos adecuados se consideran derivados.

Los organismos o especies que comparten estados derivados de un carácter constituyen subconjuntos internos del grupo denominados **clados** (Gr. *klados*, rama). Un carácter derivado, compartido por los miembros de un clado, recibe formalmente el nombre de **sinapomorfia** (Gr. *synapsis*, unir, juntar, + *morphe*, forma). Los taxónomos utilizan las sinapomorfias para poner de manifiesto que un determinado conjunto de organismos constituye un clado. En los amniotas, la ausencia de dientes y la presencia de plumas son sinapomorfias que identifican a las aves como un clado. Un clado corresponde a una unidad de ascendencia evolutiva común; incluye a todos los descendientes de un determinado linaje ancestral. El esquema constituido por los estados derivados de todos los caracteres en nuestro grupo de estudio adoptará una disposición **jerárquica**, en la que unos clados estarán incluidos en otros. Nuestro objetivo debe ser la correcta identificación de todos los clados sucesivamente alojados unos dentro de otros en nuestro grupo de estudio. Así tendríamos un esquema completo de las relaciones de ascendencia común en el conjunto.

Los estados de caracteres ancestrales para un taxón se califican de **plesiomórficos**, y si son compartidos por varios organismos reciben el nombre de **simplesiomorfias**. Sin embargo, y a diferencia de las sinapomorfias, las simplesiomorfias no proporcionan información útil sobre la jerarquía de inclusión de unos clados en otros. En el ejemplo utilizado anteriormente, encontrábamos que la presencia de dientes en las mandíbulas era plesiomórfica para los amniotas. Si agrupamos juntos a los mamíferos y los reptiles, que poseen dientes, para excluir a las aves, no obtenemos un clado válido. Las aves también descienden del antecesor común de reptiles y mamíferos, y deben quedar incluidas en cualquier clado en el que se encuentren los reptiles y los mamíferos. Por consiguiente, la incorrecta determinación de la polaridad de los caracteres puede producir errores en la deducción filogenética. Sin embargo, es importante hacer notar que estados

de un carácter que son plesiomórficos en un nivel taxonómico pueden ser apomórficos en un nivel superior. Por ejemplo, la presencia de mandíbulas con dientes es una sinapomorfia de los vertebrados gnathostomados (p. 572), un grupo que incluye a los amniotas más los anfibios, los peces óseos y los peces cartilaginosos (aunque los dientes se han perdido en las aves y algunos otros gnathostomados). Podemos entonces redefinir el objeto del análisis filogenético como la búsqueda del nivel taxonómico adecuado en el que determinado estado de un carácter es una sinapomorfia. Tal estado del carácter se puede utilizar a este nivel para identificar un clado.

Esta jerarquía de clados se representa mediante diagramas o esquemas ramificados, denominados **clado-gramas** (Figura 10-4; véase también Figura 6-15). Los taxónomos hacen muchas veces una distinción técnica entre cladograma y **árbol filogenético**. Las ramas del cladograma son solamente un instrumento formal para indicar la jerarquía de unos clados con respecto a otros. El cladograma no es equivalente a un árbol filogenético, cuyas ramas representan linajes reales que existieron en el pasado evolutivo. Para llegar a obtener un árbol filogenético debemos añadir al cladograma información adicional importante sobre los antecesores, la duración de las líneas evolutivas o la cantidad de cambio evolutivo

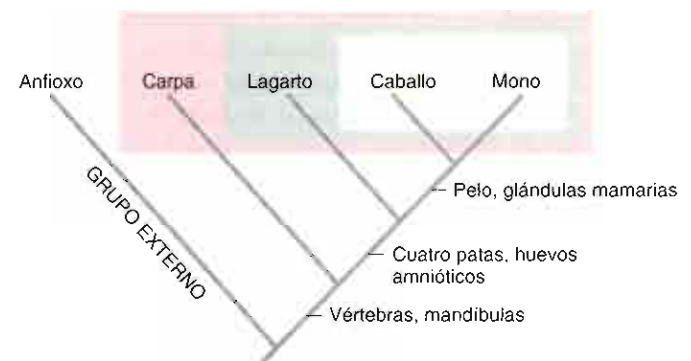


Figura 10-4

El cladograma como jerarquía de taxones incluidos unos dentro de otros. El anfibio es el grupo externo, y el grupo en estudio comprende cuatro vertebrados (carpa, lagarto, caballo y mono). Para generar este cladograma simple se han utilizado cuatro caracteres que varían entre los vertebrados: la presencia o ausencia de cuatro extremidades, huevos amnióticos, pelo y glándulas mamarias. Para todos estos caracteres, la ausencia es el estado ancestral en los vertebrados, porque ésta es la condición que aparece en el grupo externo, el anfibio; para cada carácter, la presencia es el estado derivado en los vertebrados. Como comparten la posesión de cuatro extremidades y de huevos amnióticos, como sinapomorfias, el lagarto, el caballo y el mono forman un clado pariente de la carpa. Este clado se subdivide posteriormente por dos sinapomorfias (la presencia de pelo y de glándulas mamarias), que reúnen al caballo y al mono frente al lagarto. Sabemos, por comparación con animales aún más alejados, que la presencia de vértebras y mandíbulas constituyen sinapomorfias de los vertebrados, por lo que el anfibio, que carece de tales caracteres, queda fuera del clado de los vertebrados.

que se ha producido en ellas. No obstante, el cladograma se usa muchas veces como una primera aproximación a la estructura ramificada del correspondiente árbol filogenético.

Fuentes de información filogenética

Los caracteres que se utilizan para construir cladogramas se encuentran en la morfología (incluida la embriología), la citología y la bioquímica comparadas. La **morfología comparada** estudia las distintas formas y tamaños de las estructuras de los organismos animales, incluidos su origen y desarrollo. Se utilizan caracteres tanto macroscópicos como microscópicos, lo que incluye los detalles de la estructura celular puestos de manifiesto por la histología. Como veremos en los Capítulos 23 a 28, las variables estructuras de los huesos del cráneo, de las extremidades y del tegumento (escamas, pelo, plumas) son particularmente importantes para la reconstrucción de la filogenia de los vertebrados. La morfología comparada se basa tanto en ejemplares vivos como en fósiles. La **bioquímica comparada** utiliza las secuencias de aminoácidos en las proteínas y las secuencias de nucleótidos en los ácidos nucleicos (Capítulo 5) para identificar caracteres variables y construir cladogramas (Figura 10-5). La secuenciación directa del DNA se aplica ya regularmente en los estudios filogenéticos; sin embargo, la comparación de secuencias proteicas es generalmente indirecta, e implica el uso de métodos inmunológicos o la utilización de alozimas (Figura 6-30), o incluso su deducción a partir de secuencias de DNA en los genes que codifican tales proteínas. Estudios recientes han demostrado que la bioquímica comparada puede aplicarse incluso a ciertos fósiles*. La **citología comparada** se vale de las variaciones en número, forma y tamaño de los cromosomas y sus fragmentos (Capítulo 3) para obtener caracteres útiles para la construcción de cladogramas. La citología comparada utiliza casi exclusivamente especies vivas, no fósiles.

Para añadir una escala temporal, necesaria si queremos construir un árbol filogenético, es preciso consultar el registro fósil. Podemos buscar en los fósiles la primera aparición de caracteres morfológicos derivados para estimar los orígenes evolutivos de los clados que se distinguen por esos caracteres. La edad de un fósil que presente los caracteres derivados de un clado concreto puede determinarse por datación radiactiva (p. 125). En la Figura 14-28, p. 346, aparece un ejemplo de árbol filogenético construido mediante esta metodología.

También podemos utilizar datos de la bioquímica comparada para estimar las edades de diferentes linajes de un árbol filogenético. Algunas secuencias de DNA y

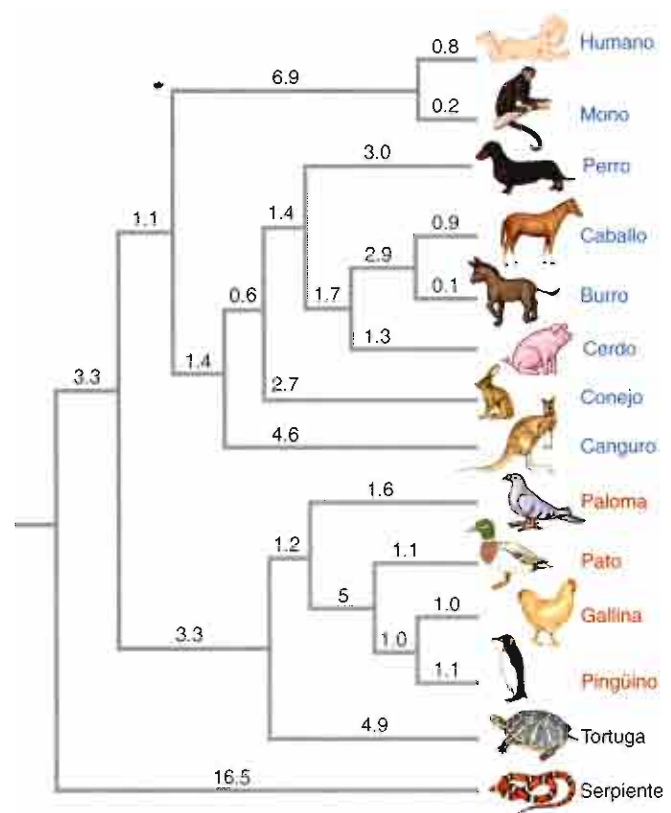


Figura 10-5

Árbol filogenético de algunos amniotas representativos basado en supuestas sustituciones de bases en el gen que codifica el citocromo c, una proteína respiratoria. Los números de las ramificaciones corresponden al número estimado de cambios mutacionales producidos en este gen a lo largo de la evolución de las distintas líneas. La publicación de este árbol por Fitch y Margoliash en 1967 tuvo influencia al convencer a los sistemáticos de que las secuencias moleculares contenían información filogenética. Los trabajos subsecuentes confirman algunas hipótesis, incluido el monofiletismo de los mamíferos (azul) y las aves (rojo), mientras que rechazan otras; el canguro, por ejemplo, debería quedar fuera de la rama que contiene al resto de los mamíferos estudiados.

proteínas muestran tasas de divergencia casi lineales a lo largo del tiempo evolutivo. Por lo tanto, la edad del antecesor común más reciente de las dos especies es proporcional a las diferencias establecidas entre sus secuencias de proteína o DNA. Podemos calibrar la evolución de las secuencias de estos polímeros midiendo su divergencia en especies cuyo antecesor común más reciente se haya datado mediante el registro fósil. Podemos entonces utilizar estas moléculas para estimar las edades de otras ramificaciones del árbol filogenético.

TEORÍAS TAXONÓMICAS

Una teoría taxonómica establece los principios que rigen el reconocimiento y la jerarquización de grupos taxonómicos. Actualmente hay dos teorías taxonómicas popula-

* N. del T. La secuenciación de DNA fósil y su posterior manipulación genética es la idea básica que sirve de punto de partida a la novela «Parque Jurásico», de Michael Crichton, llevada al cine por S. Spielberg.

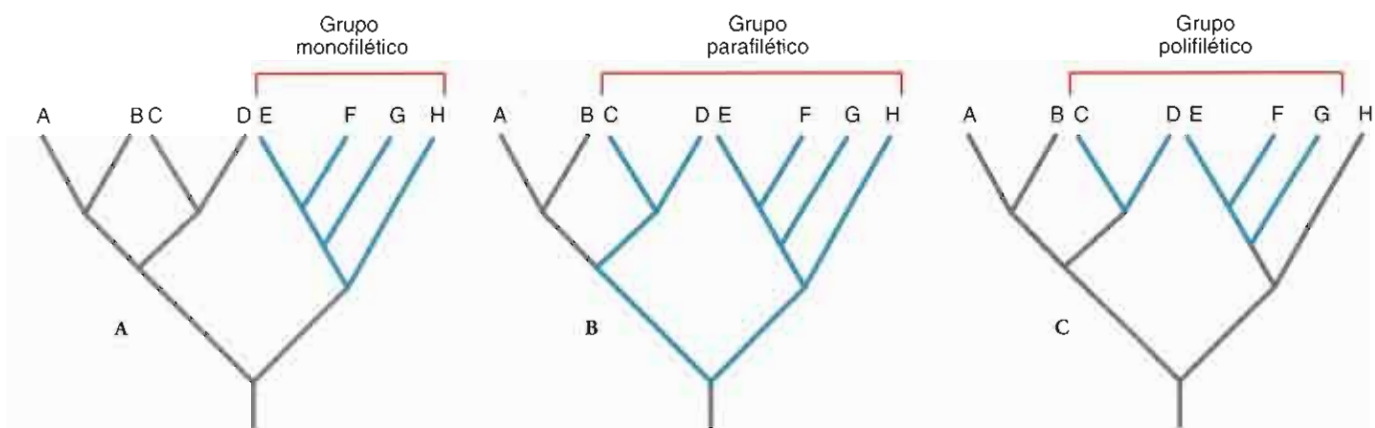


Figura 10-6

Relaciones entre la filogenia y los grupos taxonómicos, ejemplificada con la filogenia hipotética de ocho especies (A-H). **A, monofiletismo:** un grupo monofilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo y a todos sus descendientes. **B, parafiletismo:** un grupo parafilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo, pero no a todos sus descendientes. **C, polifiletismo:** un grupo polifilético no contiene al antecesor común más reciente de todos sus miembros, lo que implica que el grupo tiene al menos dos orígenes filogenéticos independientes.

res o extendidas: (1) la taxonomía evolutiva tradicional, y (2) la sistemática filogenética (Cladística o Cladismo). Ambas están basadas en principios evolutivos. Sin embargo, vamos a ver cómo estas dos teorías difieren en la forma de utilización de los principios evolutivos. Estas diferencias tienen implicaciones importantes a la hora de investigar los procesos de la evolución.

La relación entre un grupo taxonómico y su correspondiente árbol filogenético o cladograma es importante para ambas teorías. Esta relación puede tomar tres formas: **monofiletismo**, **parafiletismo** y **polifiletismo** (Figura 10-6). Un taxón es monofilético si incluye al antecesor común más reciente del grupo y a todos los descendientes de tal antecesor (Figura 10-6A). Un taxón es parafilético si contiene al antecesor común más reciente de un grupo y a algunos, pero no todos, de sus descendientes (Figura 10-6B). Un taxón es polifilético si no incluye al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo; esto significa que el grupo ha tenido al menos dos orígenes evolutivos independientes, lo que a su vez implica la evolución independiente de características similares (Figura 10-6C). Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo aceptan solamente taxones monofiléticos, excluyendo a los grupos polifiléticos de sus clasificaciones. Sin embargo, difieren en la aceptación de agrupaciones parafiléticas, lo que tiene implicaciones evolutivas importantes.

Taxonomía evolutiva tradicional

La **taxonomía evolutiva** tradicional incorpora dos principios evolutivos diferentes para reconocer y jerarquizar taxones superiores: (1) la ascendencia común, y (2) la cantidad de adaptación evolutiva, como queda reflejado en un árbol filogenético. Los taxones deben tener un úni-

co origen evolutivo y deben mostrar características adaptativas exclusivas.

El paleontólogo especializado en mamíferos George Gaylord Simpson (Figura 10-7) y Ernst Mayr (Figura 6-18) han tenido una gran importancia al desarrollar y formalizar la metodología de la taxonomía evolutiva. De acuerdo con Simpson y Mayr, una determinada rama de un árbol evolutivo recibe la consideración de un taxón superior si representa una **zona adaptativa**. Simpson describe una zona adaptativa como «una reacción característica y una mutua relación entre el organismo y el entorno, un modo de vida y no un lugar donde se desarrolla la vida.» Al introducir una nueva zona adaptativa mediante un cambio básico en la estructura del organismo, una población en evolución puede utilizar los recursos ambientales de forma completamente distinta.

Un taxón que representa una zona adaptativa concreta recibe el nombre de **grado**. Simpson cita el ejemplo de los

Figura 10-7

George Gaylord Simpson (1902-1984), formulador de los principios de la taxonomía evolutiva.



Filogenia a partir de secuencias de DNA

Un simple ejemplo ilustra el análisis cladístico de secuencias de DNA para examinar las relaciones filogenéticas entre especies. El grupo de estudio en este ejemplo son tres especies de camaleones, dos de la isla de Madagascar (*Brookesia theili* y *B. brygooi*) y uno de Guinea Ecuatorial (*Chamaleo feae*). El grupo externo es un lagarto del género *Uromastix*, un pariente lejano de los camaleones. ¿Confirmarán o rechazarán los datos moleculares la hipótesis taxonómica previa de que los dos camaleones de

Madagascar están más próximamente relacionados entre sí que cada uno de ellos con el camaleón de Guinea?

La información molecular de este ejemplo procede de una parte de secuencia de DNA mitocondrial (57 bases) de cada especie. Cada secuencia codifica los aminoácidos 221-239 de una proteína llamada «subunidad 2 de la NADH deshidrogenasa» en la especie respectiva. Estas secuencias de bases de DNA se alinean y numeran como sigue:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastix</i>	AAACCTTAAAAGACACCACAACCATATGAACAACAACCAACAATCAGCACACTAC				
<i>B. theili</i>	AAACACTACAAAATATAACAACATGTCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACACTACAAGACATAACAACAGCATGAACACTTCAACAACAGCAAATATTACAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTTACGAGACGCAACAACAATATGATCCACTTCCCCACAACAACACAATTT				

Cada columna de las secuencias alineadas constituye un carácter que toma uno de los cuatro estados, A, C, G o T (un quinto estado, la ausencia de base, no se contempla en este ejemplo). Solamente los caracteres que varían entre las tres es-

pecies de camaleones contienen potencialmente información sobre qué par de especies está más estrechamente relacionado. 23 de las 57 bases alineadas muestra variación *entre los camaleones*, como se muestra aquí en letra negrita:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastix</i>	AAACCTTAAAAGACACCACAAC C ATATGAACAACAACCAACAATCAGCACACTAC				
<i>B. theili</i>	AAACACTACAAAATATAACAAC T GCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACACTACAAGACATAACAAC A GCATGAAC T CTCAACAACAGCAAATATTACAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTTACGAGACGCAACAACA A ATATGATCCACTTCCCCACAACAACACAATTT				

Para que sea útil en la construcción de un cladograma, un carácter debe mostrar estados derivados compartidos (=sinapomorfia). ¿Cuál de estos 23 caracteres variables muestra sinapomorfias para los camaleones? Debemos buscar, en cada uno de los 23 caracteres variables, si uno de los estados observados en los cama-

leones es compartido por el grupo externo, *Uromastix*. Si es así, este estado se considera ancestral para los camaleones, y el (los) estado(s) alternativo(s), derivado(s). Se identifican caracteres derivados para 21 de los 23 caracteres identificados; los estados derivados aparecen en azul:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastix</i>	AAACCTTAAAAGACACCACAAC C ATATGAACAACAACCAACAATCAGCACACTAC				
<i>B. theili</i>	AAAC A CTACAA A ATATAACAAC T GCATGAACAACATCA A CCACAGCAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAAC A CTACAAGACATAACAAC A GCATGAAC T CTCAACAACAGCAAATATTACAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTTAC G AGAC G CAACAACA A ATATGATCCACTT C CCCAACAACAACAATTT				

Véase que la polaridad es ambigua para dos caracteres variables (en las posiciones 23 y 54) cuyos estados alternativos en los camaleones no aparecen en el grupo externo.

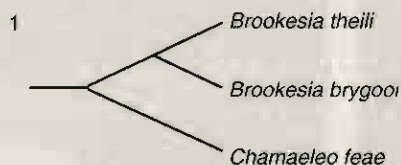
De los caracteres que muestran estados derivados, 10 de ellos presentan sinapomorfias entre los camaleones. Estos caracteres se marcan aquí con números, 1, 2 ó 3 en la columna correspondiente.

	10	20	30	40	50
<i>Uromastix</i>	AAACCTTAAAAGACACCACAAC C ATATGAACAACAACCAACAATCAGCACACTAC				
<i>B. theili</i>	AAAC A CTACAA A ATATAACAAC T GCATGAACAACATCA A CCACAGCAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAAC A CTACAAGACATAACAAC A GCATGAAC T CTCAACAACAGCAAATATTACAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTTAC G AGAC G CAACAACA A ATATGATCCACTT C CCCAACAACAACAATTT				
	1	1	1 1	2 1 3	1 1

pingüinos como una zona adaptativa bien delimitada entre las aves. El linaje ancestral inmediato a todos los pingüinos sufrió cambios fundamentales en la forma del cuerpo y de las alas para permitir el paso de la locomoción aérea a la acuática (Figura 10-8). Las aves acuáticas que pueden vo-

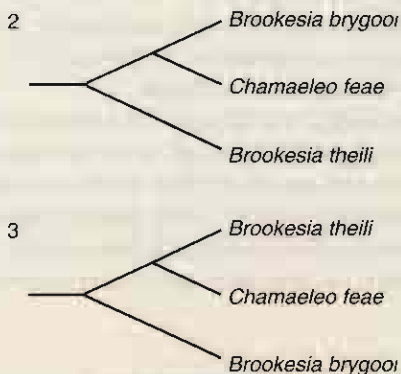
lar tanto en el aire como bajo el agua ocupan de algún modo una posición intermedia en hábitat, morfología y conducta entre las zonas adaptativas aérea y acuática. Por supuesto, las obvias modificaciones de las alas y la forma corporal de los pingüinos para la natación representan un

Los ocho caracteres marcados como 1 muestran sinapomorfías que agrupan a las dos especies de Madagascar (*Brookesia theili* y *B. brygooi*), con exclusión de la especie de Guinea Ecuatorial, *Chamaeleo feae*. Podemos representar estas relaciones con un cladograma:

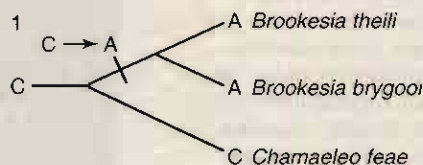


Podemos explicar la evolución de todos los caracteres que favorecen este cladograma situando un simple cambio mutacional en la rama ancestral de las dos especies de *Brookesia*. Ésta es la explicación más simple para el cambio evolutivo de estos caracteres.

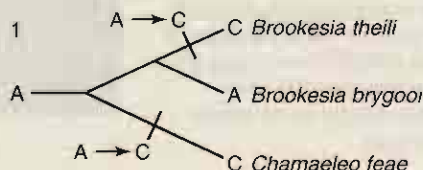
Los caracteres marcados como 2 y 3 no concuerdan con nuestro cladograma, sino que apoyan las siguientes relaciones:



Para explicar los cambios evolutivos en los caracteres que favorecen los cladogramas 2 y 3 utilizando el cladograma 1, necesitamos al menos dos cambios por carácter. De igual forma, si tratamos de explicar la evolución de los caracteres utilizando el cladograma 1 sobre los cladogramas 2 ó 3, necesitamos al menos dos cambios para cada uno de estos caracteres. Estos dos diagramas muestran el número mínimo de cambios necesarios para el carácter 5 (que favorece el cladograma 1) y el carácter 41 (que favorece el cladograma 3) sobre el cladograma 1; el estado ancestral de cada carácter se muestra en la base del árbol y los estados observados en cada especie, en los extremos de las ramas:



Carácter 5 (1 cambio)



Carácter 41 (2 cambios)

Los sistemáticos utilizan un principio llamado «de **parsimonia**» para resolver conflictos entre los caracteres taxonómicos como los que se muestran aquí. Escogemos como la mejor hipótesis de trabajo el cladograma que requiere la menor cantidad de cambios de carácter. Para el total de 10 caracteres filogenéticamente informativos, el cladograma 1 requiere un total de 12 cambios de estado del carácter (uno por cada uno de los 8 caracteres que lo favorecen y dos por cada carácter restante). Los cladogramas 2 y 3 necesitan al menos 19 cambios de estado, 7 pasos más que el cladograma 1. Al escoger este último, apuntamos que los caracteres que favorecen los cladogramas 2 y 3 muestran homoplasia en su evolución.

Las secuencias moleculares mostradas en este ejemplo confirman, por tanto, las predicciones de la hipótesis de partida, basada en el aspecto y en la distribución geográfica de estos camaleones, es decir, que las especies de *Brookesia* comparten un antecesor común más reciente que cada uno de ellos lo hace con *Chamaeleo feae*.

Como ejercicio adicional, el lector puede convencerse a sí mismo de que los 12 caracteres que varían entre los camaleones pero que no muestran compartir estados derivados sin ambigüedad son igualmente compatibles con cada uno de los tres cladogramas posibles. Para cada carácter, busque el número mínimo total de cambios que deben producirse para explicar su evolución en cada cladograma. Comprobará, si realiza el ejercicio correctamente, que los tres cladogramas no difieren en el número mínimo de cambios necesario para cada uno de los caracteres. Por esta razón, estos caracteres no presentan información filogenética por el criterio de parsimonia.

Datos tomados de Townsend, T., y A. Larson. 2002. Molecular phylogenetics and mitochondrial genomic evolution in the Chamaelonidae (Reptilia, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23:22-36.

nuevo grado de organización. Por lo tanto, los pingüinos se reconocen como un taxón bien definido dentro de las aves, la familia Spheniscidae. Cuanto más extensa sea la zona adaptativa ocupada por un grupo de organismos, mayor será el rango del taxón correspondiente.

Los taxones evolutivos pueden ser monofiléticos o parafiléticos. El reconocimiento de taxones parafiléticos requiere, sin embargo, la distorsión de los patrones de ascendencia común. Una clasificación según la taxonomía evolutiva de los primates antropoides constituye un

Figura 10-8

A, pingüino. B, petrel buceador. Los pingüinos (aves de la familia Spheniscidae) fueron reconocidos por George G. Simpson como una zona adaptativa independiente dentro de las aves, debido a sus adaptaciones para el vuelo submarino. Simpson mantenía que la zona adaptativa ancestral de los pingüinos se parecía a la de los petreles buceadores, que presentan adaptaciones combinadas para el vuelo terrestre y el subacuático. Las zonas adaptativas de los pingüinos y los petreles buceadores son lo suficientemente distintas como para ser reconocidas taxonómicamente como familias separadas dentro de un mismo orden (Ciconiiformes).



A



B

buen ejemplo (Figura 10-9). Esta clasificación sitúa al hombre (género *Homo*) y sus inmediatos antecesores fósiles en la familia Hominidae, mientras que chimpancés (género *Pan*), gorilas (género *Gorilla*) y orangutanes (género *Pongo*) quedan ubicados en la familia Pongidae. Sin embargo, los géneros de póngidos *Pan* y *Gorilla* comparten con el hombre un antecesor común más reciente que con el restante género de póngidos, *Pongo*. Esto convierte a la familia Pongidae en parafilética, ya que no incluye al género humano, también descendiente del ancestro común de todos los póngidos (Figura 10-9). Los taxónomos evolutivos reconocen, no obstante, a los géneros de póngidos como un único grado, con nivel de familia, de primates herbívoros y arborícolas con capaci-

dad mental limitada; en otras palabras, tienen la misma zona adaptativa con nivel de familia. El hombre es un primate omnívoro y terrestre con atributos mentales y culturales muy amplios, por lo que tiene una zona adaptativa propia con nivel de familia. Desgraciadamente, si queremos que nuestros taxones constituyan zonas adaptativas, podemos comprometer la intención de presentar eficazmente la ascendencia común.

Se ha desafiado a la taxonomía evolutiva tradicional desde dos posiciones opuestas. Una de ellas establece que, ya que puede ser muy difícil obtener o construir árboles filogenéticos, resulta poco práctico basar nuestro sistema taxonómico en la ascendencia común y la evolución adaptativa. Se nos dice que nuestra taxonomía de-

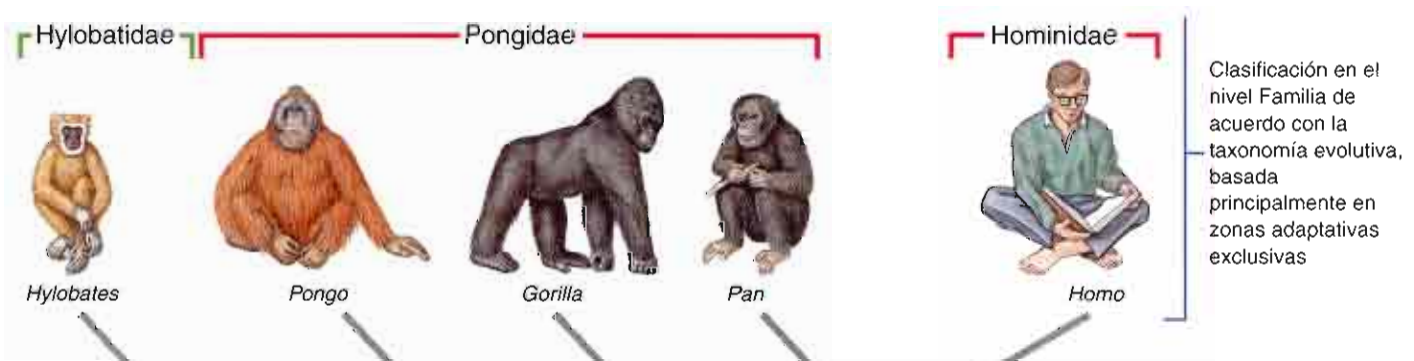


Figura 10-9

Filogenia y clasificación a nivel de familia de los primates antropoides. La taxonomía evolutiva agrupa a los géneros *Gorilla*, *Pan* y *Pongo* en la familia parafilética Pongidae, ya que comparten la misma zona adaptativa o grado de organización. El hombre (género *Homo*) está filogenéticamente más cerca de *Gorilla* y *Pan* que cualquiera de ellos lo está de *Pongo*, pero el hombre queda situado en una familia independiente (Hominidae) porque representa un nuevo grado de organización. La taxonomía cladista no reconoce a la familia Pongidae por parafilética, e incluye a *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* en la familia Hominidae.

bería basarse en algo más fácilmente medible, la semejanza general de los organismos, evaluada sin referencia o auxilio de la filogenia. Este principio se conoce como **taxonomía fenética**. La taxonomía fenética no ha tenido un fuerte impacto en la clasificación animal, y el interés de los científicos sobre este punto de vista ha declinado. A pesar de las dificultades para reconstruir la filogenia, los zoólogos siguen manteniendo éste como el objetivo central de su trabajo sistemático, y no tienen intenciones de apartarse de esta finalidad por razones metodológicas.

Sistemática filogenética, Cladística o Cladismo

Una segunda, y más fuerte, respuesta a la taxonomía evolutiva es la conocida como **sistemática filogenética** o **cladismo**. Como indica el primer nombre, este enfoque pone énfasis en el criterio de la ascendencia común, y, como expresa su segunda denominación, se basa en el cladograma del grupo en estudio. Este punto de vista taxonómico fue propuesto en 1950 por el entomólogo alemán Willi Hennig (Figura 10-10), por lo que a veces recibe el nombre de «Sistemática hennigiana». Todos los taxones reconocidos por el sistema cladista deben ser monofiléticos. Ya vimos en la Figura 10-9 cómo el reconocimiento de las familias de primates Hominidae y Pongidae por los taxónomos evolutivos distorsiona las relaciones genealógicas para subrayar la singularidad adaptativa de los homínidos. Como el antecesor común más reciente de la parafilética familia de los Póngidos es también el ancestro de los Homínidos, el reconocimiento de los Póngidos es incompatible con la taxonomía cladista. Para evitar la parafilia, los taxónomos cladistas no continúan utilizando la tradicional familia Pongidae, y colocan a chimpancés, gorilas y orangutanes junto a la especie humana en la familia Hominidae. En este libro adoptamos la clasificación cladista.

Figura 10-10

Willi Hennig (1913-1976), entomólogo alemán que formuló los principios del cladismo.



El desacuerdo sobre la validez de los grupos parafiléticos puede parecer trivial en un principio, pero sus consecuencias se revelan claramente importantes si tratamos de la evolución. Por ejemplo, la opinión de que los peces fueron los antecesores a partir de los que evolucionaron los anfibios, que las aves descienden de los reptiles o que el hombre evolucionó a partir de los simios, puede proceder de un taxónomo evolutivo, pero carece de sentido para un cladista. De tales afirmaciones se deduce que un grupo descendiente (anfibios, aves o el hombre) evolucionó a partir de ciertos miembros de un grupo ancestral al cual no pertenecen (peces, reptiles y simios, respectivamente). Automáticamente, esto convierte al grupo ancestral en parafilético, y de hecho, peces, reptiles y simios se consideran tradicionalmente como grupos parafiléticos. ¿Cómo se reconocen tales grupos parafiléticos? ¿Tienen caracteres distintivos que no son compartidos por el grupo descendiente?

Los grupos parafiléticos se definen generalmente de forma negativa. Solamente se distinguen por la ausencia de caracteres presentes en un grupo descendiente, ya que cualquier rasgo compartido con su antecesor común estará también presente en sus descendientes (a menos que se haya perdido secundariamente). Por ejemplo, los simios son los primates superiores que no son humanos. De igual forma, los peces son aquellos vertebrados que carecen de las características propias de los tetrápodos (anfibios y amniotas). ¿Qué significa entonces decir que el hombre evolucionó a partir de los simios? Para un taxónomo evolutivo, los simios y el hombre constituyen diferentes zonas adaptativas o grados de organización; afirmar que el hombre procede de los simios significa que organismos bípedos, sin cola y con gran capacidad cerebral evolucionaron a partir de organismos arborícolas, con cola y de menor capacidad craneana. Sin embargo, para un cladista, la afirmación de que el hombre evolucionó a partir de los simios significa esencialmente que el hombre surgió a partir de una agrupación arbitraria de especies que carecen de los rasgos distintivos de los seres humanos, lo que constituye una afirmación trivial que no aporta información útil. Lo mismo sucederá, para un cladista, siempre que se intente derivar un grupo monofilético de otro parafilético. Los grupos ancestrales extintos son siempre parafiléticos, ya que excluyen a los descendientes que comparten con ellos un antecesor común. Aunque muchos de estos grupos son reconocidos por taxónomos evolutivos, ninguno de ellos lo es por los cladistas.

Los zoólogos construyen a menudo grupos parafiléticos porque están interesados en un grupo terminal y monofilético (por ejemplo, el hombre) y quieren respuestas sobre sus orígenes. Muchas veces es conveniente agrupar organismos cuyas características sean equidistantes del grupo en estudio e ignorar sus rasgos exclusivos. En este sentido, es significativo que el hombre nunca se haya colocado en un grupo parafilético, mientras que la mayor parte del resto de los animales sí lo ha sido. Simios, rep-

tiles, peces e invertebrados son todos ellos términos que tradicionalmente designan grupos parafiléticos formados por combinación de varias «ramas laterales» que salen al paso cuando se rastrea hacia atrás la ascendencia del hombre en el árbol de los seres vivos. Una taxonomía así puede dar la impresión errónea de que toda la evolución no es sino una marcha progresiva hacia la humanidad o, si se trata de otros grupos, hacia aquella especie que el hombre designa como «la más avanzada». Esta forma de pensar es una reliquia de concepciones predarwinianas, que concebían una escala lineal en la naturaleza, con las criaturas «simples» en la base y el hombre en la cima, solamente por debajo de los ángeles. Sin embargo, la teoría de Darwin de la ascendencia común nos demuestra que la evolución tiene una estructura ramificada, sin escalas lineales en las que aumenta la perfección a lo largo de una sola rama. Cada ramificación presentará su propia mezcla de rasgos ancestrales y derivados. En el cladismo, este punto de vista está reforzado mediante el reconocimiento de taxones únicamente por sus caracteres exclusivos, y no porque carezcan de los rasgos propios de otros grupos.

Afortunadamente, hay una forma adecuada para expresar la ascendencia común de grupos sin construir taxones parafiléticos, y es encontrar lo que se denomina el **grupo hermano** o **taxón hermano** del taxón en estudio. Dos taxones monofiléticos diferentes se consideran grupos hermanos si comparten entre sí un antecesor común más reciente que el que tengan en común con cualquier otro taxón. El taxón hermano del hombre parece ser el chimpancé, con el gorila como taxón hermano del grupo formado por ambos. Los orangutanes son el grupo hermano del clado que contiene a la especie humana, a los chimpancés y a los gorilas, y los gibones constituyen el grupo hermano del clado formado por orangutanes, chimpancés, gorilas y el hombre (Figura 10-9).

Estado actual de la taxonomía animal

La taxonomía formal de los animales que utilizamos hoy en día se estableció siguiendo los principios de la sistemática evolutiva y ha sido revisada recientemente en parte según los principios cladistas. La aplicación del cladismo tiene el efecto inicial de recolocar los grupos parafiléticos con subgrupos monofiléticos, aunque el resto de la taxonomía permanece inalterada en su mayor parte. Sin embargo, una revisión exhaustiva de la taxonomía de acuerdo con los principios y reglas cladistas haría necesarios profundos cambios, uno de los cuales sería, casi con total seguridad, el abandono de los rangos de Linneo. Se está desarrollando un nuevo sistema denominado PhyloCode como una alternativa a la taxonomía linneana; este sistema sustituye los rangos linneanos por códigos que indican la jerarquía subordinada de los grupos monofiléticos que aparecen en un cladograma. En

nuestra revisión taxonómica, debemos utilizar en lo posible taxones monofiléticos y por tanto acordes con los criterios tanto de la taxonomía evolutiva como de la cladista. No obstante, continuaremos usando los rangos linneanos. En ciertos casos en los que taxones comúnmente reconocidos sean claramente parafiléticos, haremos notar este hecho y sugeriremos esquemas taxonómicos alternativos que contengan exclusivamente taxones monofiléticos.

Al estudiar los patrones de ascendencia, debemos evitar expresiones del tipo «los mamíferos descienden de los reptiles», que suponen parafiletismo, y en su lugar especificar las pertinentes relaciones de taxones hermanos. También debemos evitar el calificar a grupos animales como primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados. Esto es importante porque todos los grupos de animales poseen combinaciones de caracteres primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados; es mejor utilizar tales términos para describir características específicas o concretas, no para calificar al grupo en conjunto.

La revisión de la taxonomía evolutiva de acuerdo con los principios cladistas puede producir confusión. Además de nuevos nombres taxonómicos, vemos a las denominaciones que ya conocemos pero utilizadas de forma extraña. Por ejemplo, el uso cladista de «peces óseos» incluye a anfibios y amniotas (y dentro de estos, aves y mamíferos) además de los animales acuáticos con aletas que normalmente conocemos como «peces». Cuando un cladista se refiere a los «reptiles», está incluyendo a las aves además de serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos; sin embargo, excluye algunas formas fósiles, como los sinápsidos, que tradicionalmente se consideraban parte de los Reptiles (Capítulos 26 a 28). Los taxónomos deben ser especialmente cuidadosos al utilizar estos términos, relativamente familiares, y especificar si se están refiriendo a los taxones evolutivos tradicionales o a los nuevos taxones cladistas.

PRINCIPALES DIVISIONES DE LA VIDA

Desde los tiempos de Aristóteles hasta finales del siglo XIX era costumbre asignar cada organismo vivo a uno de los dos reinos aceptados: animal o vegetal. Sin embargo, el sistema de los dos reinos planteaba problemas. Aunque era fácil calificar a organismos fotosintéticos y con raíces, como árboles, plantas con flores, musgos y líquenes como vegetales, y situar a organismos móviles que capturan su propio alimento, como gusanos, peces y mamíferos, entre los animales, los organismos unicelulares presentaban dificultades (Capítulo 11). Algunas formas eran reclamadas tanto por los botánicos para el reino vegetal como por los zoólogos para el animal. El ejemplo típico lo constituye *Euglena* (p. 256), que es móvil, como los animales, pero posee clorofila y realiza la fotosíntesis, como

las plantas. Otros grupos, como las bacterias, se asignaban de forma aún más arbitraria al reino vegetal.

Se propusieron varios sistemas alternativos para resolver el problema de clasificación de los organismos unicelulares. En 1866 Haeckel creó el nuevo reino Protista para incluir a todos los organismos unicelulares. En un principio, las bacterias y las cianofíceas (algas verdeazuladas), formas que carecen de núcleo rodeado por una membrana, se incluyeron junto con organismos unicelulares nucleados. Finalmente, se reconocieron las importantes diferencias entre las bacterias y cianofíceas, anucleadas (procariontes) y el resto de los organismos, cuyas células tienen núcleos rodeados por membranas (eucariontes). En 1969, R. H. Whittaker propuso un sistema de cinco reinos que incorporaba la distinción básica procariontes-eucariontes. El reino Monera incluía a los procariontes. El reino Protista contenía a los organismos eucariontes unicelulares (protozoos y algas eucariontes unicelulares). Los organismos pluricelulares se dividieron en tres reinos de acuerdo con su modo de nutrición y otras diferencias de organización fundamentales. Los organismos multicelulares fotosintéticos, es decir, las plantas superiores y las algas multicelulares, se reunieron en el reino Plantae. El reino Fungi abarcaba a hongos, levaduras y mohos, que obtienen su alimento por absorción. Los invertebrados (excepto los protozoos) y los vertebrados constituían el reino Animalia. La mayoría de estas formas ingieren su alimento y lo digieren internamente, aunque algunas formas parásitas se nutren por absorción.

Todos estos sistemas se erigieron sin ningún tipo de referencia a las relaciones filogenéticas necesarias para

construir taxonomías evolutivas o cladistas. Los sucesos evolutivos más antiguos en la historia de la vida han permanecido oscuros, porque las distintas formas de vida comparten muy pocos caracteres que se puedan comparar para reconstruir la filogenia. Sin embargo, y recientemente, se ha propuesto una clasificación cladista de todas las formas de vida, basada en información filogenética obtenida a partir de datos moleculares (la secuencia de nucleótidos del RNA ribosómico, Figura 10-11). De acuerdo con este árbol, Woese, Kandler y Wheelis (1990) reconocen tres dominios monofiléticos por encima del nivel del reino: Eucarya (todos los eucariontes), Bacteria (las bacterias verdaderas) y Archaea (otros procariontes, separados de las bacterias por la estructura de la membrana y la secuencia de RNA ribosómico). Estos autores no dividen los Eucarya en reinos, ya que si bien se pueden respetar los reinos de Whittaker, Plantae, Animalia y Fungi, los Protista resultan ser un grupo parafilético (Figura 10-12). Si queremos mantener una clasificación cladista, los Protista deben dividirse, y reconocerse como reinos independientes a Ciliados, Flagelados y Microsporidios, tal como se muestra en la Figura 10-11, además de buscar más información sobre otros grupos de protistas, como las amebas. Tal revisión taxonómica no se ha llevado a cabo; sin embargo, si el árbol filogenético de la Figura 10-11 se confirma mediante pruebas convincentes, se hará necesaria dicha revisión de los reinos taxonómicos.

Hasta fechas muy recientes, los protistas con rasgos animales se estudiaban tradicionalmente en cursos de Zoología, bajo la denominación de filo Protozoos. Ateniéndonos a los conocimientos actuales y a los principios de la sistemática filogenética, esto significa que se

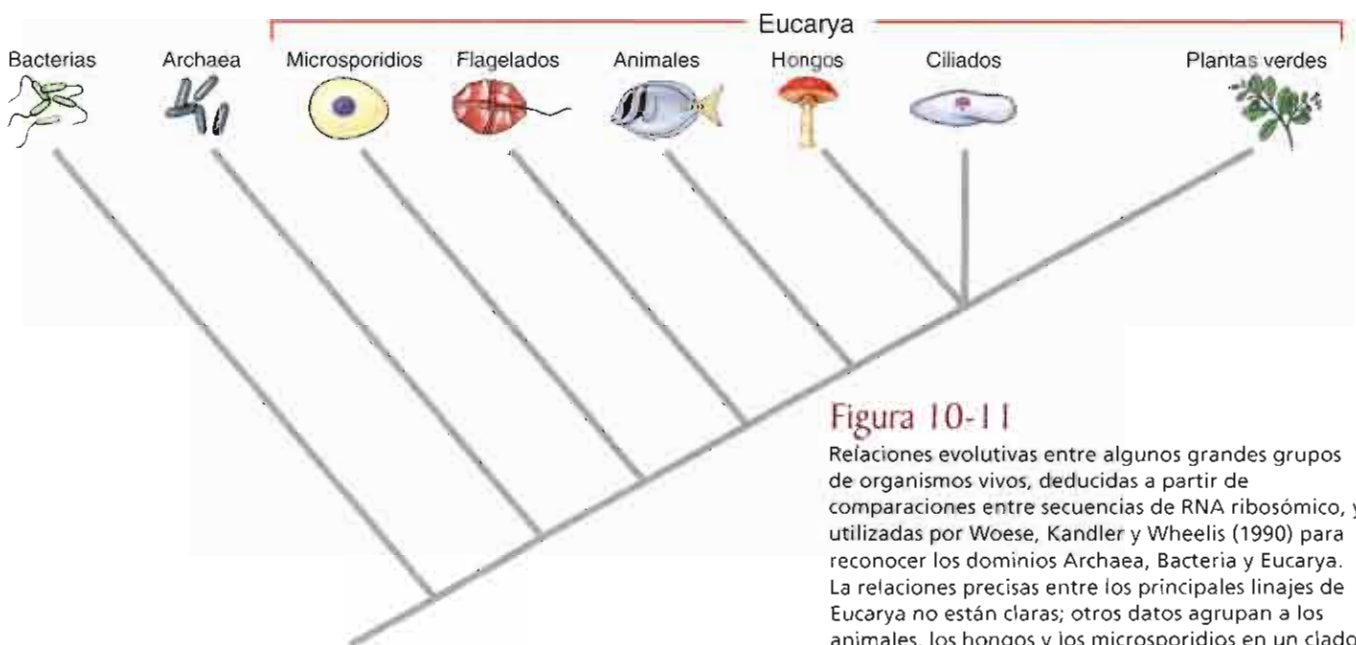


Figura 10-11

Relaciones evolutivas entre algunos grandes grupos de organismos vivos, deducidas a partir de comparaciones entre secuencias de RNA ribosómico, y utilizadas por Woese, Kandler y Wheelis (1990) para reconocer los dominios Archaea, Bacteria y Eucarya. La relaciones precisas entre los principales linajes de Eucarya no están claras; otros datos agrupan a los animales, los hongos y los microsporidios en un clado denominado Opistocontos, y coloca a las plantas verdes junto con algunos flagelados en un clado llamado Viridiplantae (Figura 11-1).

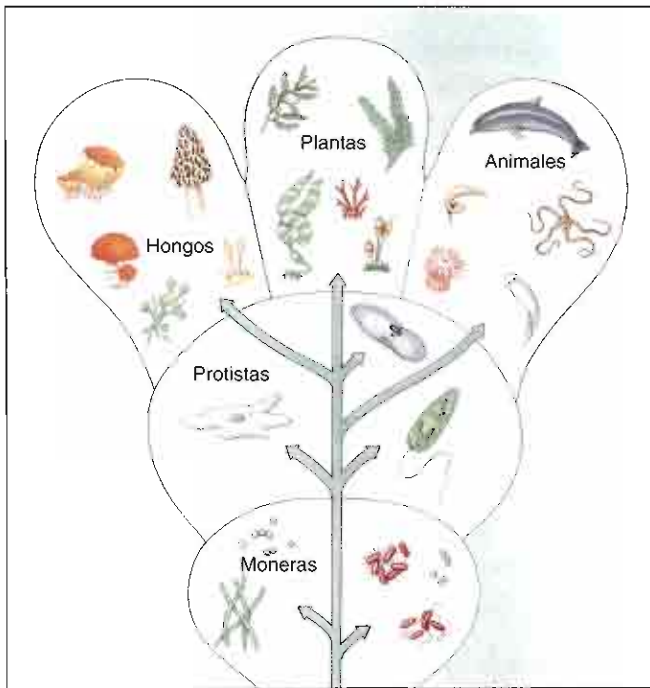


Figura 10-12

La clasificación de los cinco reinos, según Whittaker, superpuesta a un árbol filogenético que muestra representantes actuales de dichos reinos. Véase que los reinos Monera y Protista constituyen grupos parafiléticos, y por lo tanto, son inaceptables para la sistemática cladista.

cometen dos errores; los «protozoos» no son ni animales ni constituyen un taxón monofilético válido en ningún nivel de la jerarquía linneana. De igual forma, el reino Protista es también inválido porque no es monofilético. No obstante, y en cualquier caso, los protistas con rasgos animales, que hoy se dividen en siete filos independientes, son de gran interés para los estudiantes de zoología, por sus propiedades, semejantes a las de los animales.

PRINCIPALES SUBDIVISIONES DEL REINO ANIMAL

El filo es la mayor categoría taxonómica formal de la clasificación linneana del reino animal. Muchas veces, los filos de metazoos se agrupan y dan lugar a taxones informales, intermedios entre el filo y el reino. Las relaciones filogenéticas entre los filos de metazoos han resultado particularmente difíciles de resolver tanto con caracteres morfológicos como moleculares. Las agrupaciones tradicionales basadas en caracteres embriológicos y anatómicos que pueden revelar afinidades filogenéticas son las siguientes:

Tronco A (Mesozoa): filo Mesozoa.

Tronco B (Parazoa): filo Poríferos, las esponjas, y filo Placozoos.

Tronco C (Eumetazoa): el resto de filos.

Grado I (Radiata): filos Cnidarios y Ctenóforos.

Grado II (Bilateria): el resto de filos.

División A (Protostomia): caracteres en la Figura 10-13.

Acelomados: filos Platelminetos, Gnatostomúlidos y Nemertinos.

Pseudocelomados: filos Rotíferos, Gastrotricos, Kinorincos, Nematodos, Nematomorfos, Acantocéfalos, Entoproctos, Priapúlidos y Loricíferos.

Eucelomados: filos Moluscos, Anélidos, Artrópodos, Equiúridos, Sipuncúlidos, Tardígrados, Pentastómidos, Onicóforos, Pogonóforos.

División B (Deuterostomia): caracteres en la Figura 10-13. filos Foronídeos, Ectoproctos, Braquiópodos, Equinodermos, Quetognatos, Hemicordados y Cordados.

Los animales bilaterales se dividen normalmente en protóstomos y deuteróstomos según su desarrollo embrionario (Figura 10-13). Sin embargo, algunos filos son difíciles de encajar en una de estas dos categorías porque presentan características de ambos grupos (Capítulo 21).

Los recientes estudios sobre filogenia molecular han amenazado la clasificación tradicional de los animales bilaterales (Bilateria), pero los resultados todavía no son lo suficientemente sólidos como para presentar una hipótesis precisa de las relaciones filogenéticas entre los filos de metazoos. Los resultados de la filogenia molecular sitúan en los protóstomos a cuatro de los filos considerados más arriba como deuteróstomos (Braquiópodos, Quetognatos, Ectoproctos y Foronídeos). Éste es el esquema de la Figura 10-13. Además, las principales agrupaciones de filos de protóstomos (acelomados, pseudocelomados y eucelomados) resultan no ser monofiléticas. En consecuencia, los protóstomos se dividen en dos grandes grupos monofiléticos, llamados Lofotrocozoos y Ecdisozoos. La reclasificación de los animales bilaterales queda como sigue:

Grado II: Bilaterales

División A (Protóstomos):

Lofotrocozoos: filos Platelminetos, Nemertinos, Rotíferos, Gastrotricos, Acantocéfalos, Moluscos, Anélidos, Equiúridos, Sipuncúlidos, Pogonóforos, Foronídeos, Ectoproctos, Endoproctos, Gnatostomúlidos, Quetognatos y Braquiópodos.

Ecdisozoos: filos Kinorincos, Nematodos, Nematomorfos, Priapúlidos, Artrópodos, Tardígrados, Onicóforos, Loricíferos, Pentastómidos.

División B (Deuteróstomos): filos Cordados, Hemicordados y Equinodermos.



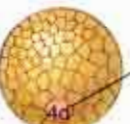
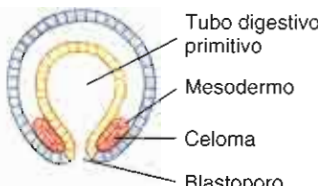
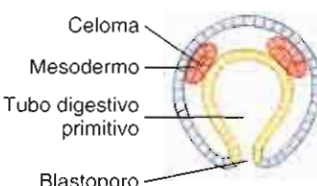

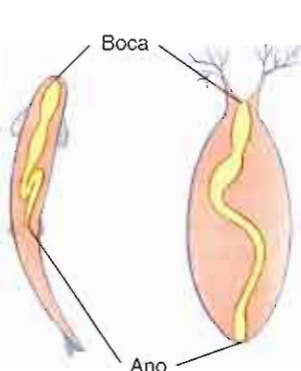
PROTÓSTOMOS		DEUTERÓSTOMOS	
	Segmentación espiral	Segmentación fundamentalmente radial	
	Célula a partir de la cual se formará el mesodermo	El endomesodermo deriva generalmente de un blastómero particular, denominado 4d	El endomesodermo se forma por evaginación a partir del tubo digestivo primitivo
	Tubo digestivo primitivo Mesodermo Celoma Blastoporo	En los protóstomos celomados el celoma se forma por ahuecamientos en bandas mesodérmicas (esquizocelia)	
	Ano Anélido (lombriz) Boca	La boca procede del blastoporo o sus proximidades; el ano se forma de nuevo Desarrollo embrionario principalmente determinado (en mosaico) Filos Platelminetos, Nemertinos, Anélidos, Moluscos, Artrópodos y otros filos menores	

Figura 10-13

Criterios básicos para distinguir entre las divisiones de los animales bilaterales. Las clasificaciones tradicionales sitúan a menudo a los filos Branquiópodos, Quetognatos, Ectoproctos y Foronídeos como deuteróstomos, pero hay análisis moleculares recientes que los alinean con los protóstomos, como se muestra aquí.

Son necesarios nuevos estudios para confirmar estas nuevas agrupaciones. Organizaremos nuestro repaso a la

diversidad animal de acuerdo con la clasificación tradicional, pero discutiendo las implicaciones de la nueva.

RESUMEN

La sistemática animal tiene tres objetivos fundamentales: (1) identificar todas las especies animales, (2) estudiar las relaciones evolutivas entre las especies, y (3) agrupar las especies animales en una jerarquía de grupos taxonómicos (taxones) que responda a las relaciones filogenéticas y las refleje. Los taxones están dotados de rango para incluir unos dentro de otros: especie, género, familia, orden, clase, filo y reino. Todos estos rangos pueden subdividirse para indicar taxones intermedios. Los nombres de las especies son binominales, con una primera denominación que designa el género al que pertenece la especie (con inicial mayúscula) seguida del epíteto específi-

co (en minúsculas), ambos escritos en letra cursiva. Los taxones del resto de los rangos tienen nombres simples, no escritos en cursiva.

El concepto biológico de especie ha guiado el reconocimiento de la mayoría de las especies animales. La especie biológica se define como una comunidad reproductora de poblaciones (aislada de otras desde el punto de vista de la reproducción) que ocupa un nicho específico en la naturaleza. No es inmutable a través del tiempo, sino que cambia con el curso de la evolución. Debido a que el concepto biológico de especie puede resultar de difícil aplicación en dimensiones es-

paciales y temporales, y al excluir además a las formas con reproducción asexual, se han propuesto otros conceptos alternativos: el concepto evolutivo de especie y el concepto filogenético de especie. Ninguno de los tres es seguido de forma unánime por los zoólogos.

Actualmente hay dos escuelas taxonómicas principales. La taxonomía evolutiva tradicional agrupa las especies en taxones superiores de acuerdo con los criterios de ascendencia común y evolución adaptativa; tales taxones tienen un único origen evolutivo y ocupan una zona adaptativa propia. Un segundo punto de vista, conocido como sistemática filogenética o cladismo atiende exclusivamente a la ascendencia común para agrupar a las especies en taxones superiores. Solamente los taxones monofiléticos (aquellos que tienen un único origen evolutivo y contienen a todos los descendientes del antecesor común más reciente del grupo) se utilizan en cladística. Además de los taxones monofiléticos, la taxonomía evolutiva reconoce ciertos taxones parafiléticos (con un único origen evolutivo, pero que excluyen a alguno de los descendientes del antecesor común más reciente del grupo). Los taxones polifiléticos (aquellos que tienen más de un origen evolutivo) son excluidos por ambas escuelas taxonómicas.

Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo requieren la comprobación de los patrones de ascendencia común entre

las especies antes de erigir taxones de rango superior. Para ello se utiliza la morfología comparada (incluido el desarrollo embrionario), la citología y la bioquímica con el fin de reconstruir las relaciones jerárquicas entre los taxones que reflejen la ramificación de los linajes evolutivos a lo largo del tiempo. El registro fósil proporciona estimaciones de la edad de los linajes evolutivos. Conjuntamente, el registro fósil y los estudios comparados nos permiten reconstruir un árbol filogenético que representa la historia evolutiva del reino animal.

Tradicionalmente, todas las formas de vida se distribuyeron en dos reinos (animal y vegetal), pero recientemente, se ha seguido un sistema de cinco reinos (animales, plantas, hongos, protistas y moneras). Ninguno de estos sistemas se adapta a los principios ni de la taxonomía evolutiva ni de la cladista, ya que sitúan a los organismos unicelulares en grupos parafiléticos o polifiléticos. Según el conocimiento actual del árbol filogenético de la vida, los «protozoos» no constituyen un grupo monofilético y no pertenecen al mundo animal.

Las relaciones filogenéticas entre los filos animales se han aclarado con los estudios de filogenia molecular, aunque muchas de estas agrupaciones de alto nivel siguen siendo provisionales. Es particularmente controvertida la agrupación de los animales de simetría bilateral en los clados Deuteróstomos, Protóstomos, Ecdisozoos y Lofotrocozoos.

CUESTIONARIO

1. Enumere por orden de menor a mayor las principales categorías (taxones) del sistema de clasificación de Linneo tal como se aplica hoy a los animales.
2. Explique por qué el sistema de denominación de las especies ideado por Linneo es «binominal».
3. ¿En qué se diferencia el concepto biológico de especie del concepto tipológico, más antiguo? ¿Por qué los biólogos evolutivos prefieren al primero?
4. ¿Qué problemas conlleva el concepto biológico de especie? ¿Cómo intentan otros conceptos de especie solventar dichos problemas?
5. ¿Cómo se reconocen los caracteres taxonómicos? ¿Cómo se utilizan para construir cladogramas?
6. ¿En qué se diferencian los taxones monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos? ¿Cómo afectan estas diferencias a la validez de los taxones para las taxonomías evolutiva y cladista?
7. ¿Cuántos clados diferentes de dos o más especies se pueden obtener para las especies A-H de la Figura 10-6A?
8. ¿Cuál es la diferencia entre un cladograma y un árbol filogenético? Dado un cladograma para un grupo de especies, ¿qué información es necesario añadir para obtener un árbol filogenético?
9. ¿Cuál es la diferencia de interpretación entre los taxónomos evolutivos y los cladistas en cuanto a la afirmación de que el hombre descende de los simios y éstos a su vez de otros primates?
10. ¿Qué prácticas taxonómicas basadas en el concepto tipológico de especie perduran todavía en la sistemática actual? ¿Cómo ha cambiado su interpretación?
11. ¿Cuáles son los cinco reinos de Whittaker? ¿Por qué su reconocimiento entra en conflicto con los principios de la taxonomía cladista?

BIBLIOGRAFÍA

- Aguinaldo, A. M. A., J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff, and J. A. Lake. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* **387**:489-493. *Este estudio de filogenia molecular desafía la clasificación tradicional de los animales bilaterales.*
- Ereshefsky, M. (ed.). 1992. The units of evolution. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Un extenso tratamiento de los conceptos de especie, que incluye separatas de importantes trabajos sobre el problema.*
- Ereshefsky, M. 2001. The poverty of the Linnean hierarchy. Cambridge, U. K., Cambridge University Press. *Una crítica filosófica a la taxonomía linneana, que ilustra sus problemas con la taxonomía cladista.*
- Felsenstein, J. 2002. Inferring phylogenies. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associated. *Una amplia cobertura de los métodos filogenéticos.*
- Hall, B. K. 1994. Homology: the hierarchical basis of comparative biology. San Diego, Academia Press. *Una colección de artículos que discute las diversas dimensiones de la homología, el concepto central de la biología comparada y la sistemática.*
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds.). 1996. Molecular systematics, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un tratamiento detallado de los procedimientos técnicos y bioquímicos de la bioquímica comparada.*
- Hull, D. L. 1988. Science as a process. Chicago, University of Chicago Press. *Un estudio de los métodos de trabajo de los sistemáticos, con*

una completa revisión de los principios de las taxonomías evolutiva, fenética y cladista.

- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 1992. MacClade version 3.01. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un programa de ordenador para MacIntosh que realiza análisis filogenéticos de caracteres sistemáticos. El manual de instrucciones es por sí mismo una excelente introducción a los procedimientos filogenéticos. El programa es fácil de usar y muy adecuado para la enseñanza, además de servir como herramienta de análisis de datos reales.*
- Mayr, E., and P. D. Ashlock, 1991. Principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill. *Un repaso detallado de los principios sistemáticos aplicados a los animales.*
- Panchen, A. L., 1992. Classification, evolution and the nature of biology. New York, Cambridge University Press. *Excelente*

explicación de los métodos y bases filosóficas de la clasificación biológica.

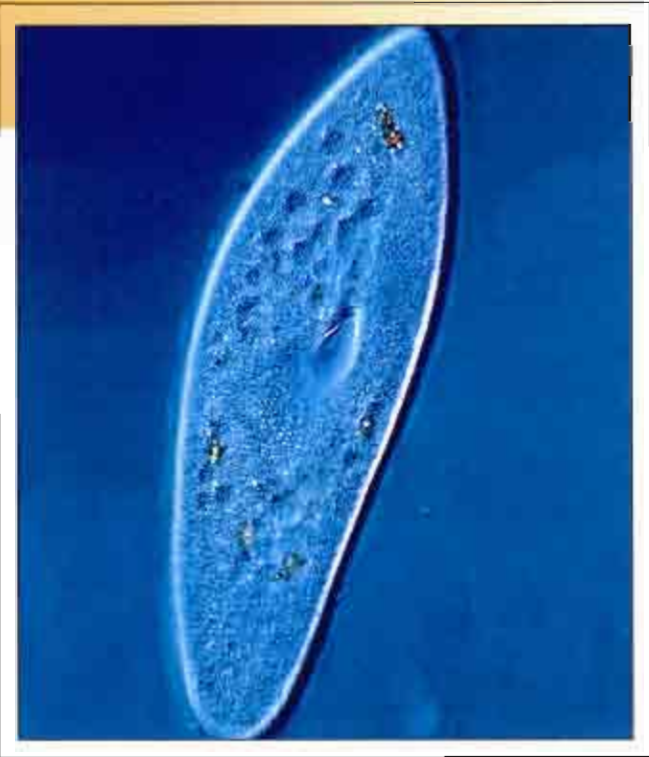
- Swofford, D. 2002. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) PAUP* version 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un potente programa informático para construir árboles filogenéticos a partir de los datos.*
- Wagner, G. P. (ed.). 2001. The character concept in evolutionary biology. San Diego, Academic Press. *Un completo tratamiento de los conceptos de carácter evolutivo.*
- Woese, C. R., O. Kandler and M. L. Wheelis. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. **87**:4576-4579. *Proposición cladista para las mayores divisiones taxonómicas de la vida.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Classification and Phylogeny of Animals
Classification of Living Things
Methods of Classification
Trees of Life

Grupos de protozoos



Un paramecio.

Aparición de los eucariontes y de una nueva forma de vida

La primera evidencia razonable de vida en la Tierra data de aproximadamente 3500 millones de años. Estas primeras células eran organismos procariontes, semejantes a bacterias. Los primeros procariontes desarrollaron una gran diversidad durante un enorme lapso de tiempo; sus descendientes actuales pertenecen a dos grupos, las eubacterias (Eubacteria) y las arqueas (Archaea). Uno de los linajes de los antiguos procariontes también dio lugar a la primera forma eucarionte. Los pasos clave para la evolución de una célula eucarionte a partir de un antecesor procarionte implican la simbiogénesis, un proceso en el que un procarionte engloba, pero no digiere, a otro. Llegó un momento en que la célula ingerida quedó reducida a un orgánulo dentro de la célula hospedadora. Tanto las mitocondrias como los plastos son productos eucariontes de la simbiogénesis.

Las mitocondria se originaron a partir de un procarionte aerobio, capaz de obtener energía en presencia de oxígeno ambiental. Una bacteria anaerobia que englobara a esta forma aerobia conseguiría la capacidad de crecer en un entorno rico en oxígeno. La bacteria aerobia ingerida persistiría en el interior de la célula como una mitocondria, con su propio material genético. A lo largo del tiempo evolutivo, la mayoría de los genes de la mitocondria, aunque no todos, acabaron residiendo en el núcleo de la célula hospedadora.

Casi todos los eucariontes actuales tienen mitocondrias y son aerobios.

Los plásticos de los eucariontes se originaron cuando una célula englobó a una bacteria fotosintética. Cuando un procarionte es ingerido y modificado para dar lugar a un orgánulo eucarionte, decimos que el orgánulo se ha desarrollado por endosimbiosis primaria. Los cloroplastos de las algas rojas, las algas verdes y las plantas pluricelulares se han originado de esta forma. Sin embargo, en ciertos casos, la célula eucarionte puede obtener sus plastos de otra célula eucarionte. Entonces se habla de endosimbiosis secundaria. Dos células similares pueden haberse originado de formas muy distintas, por lo que no es fácil discernir las relaciones evolutivas entre los muy diversos organismos unicelulares actuales.

El conjunto de organismos eucariontes unicelulares se conoce colectivamente como protozoos. La inclusión de la partícula «zoos» en el nombre hace referencia a dos rasgos «animales»: la inexistencia de una pared celular y la presencia de al menos un estado móvil en el ciclo vital. Sin embargo, la distinción animal-planta no es fácil en las formas unicelulares, porque muchas formas móviles presentan plastos fotosintéticos. La miríada de maneras de vivir como un organismo unicelular es fascinante y seductora, pero llega a aturdir.

Posición en el reino animal

Un protozoo es un organismo completo, en el que todas las actividades vitales se llevan a cabo dentro de los límites de una única membrana plasmática. Al no tener su masa protoplásmica dividida en células, los protozoos han recibido a veces el calificativo de «acelulares», pero la mayoría prefiere el término «unicelular», que pone énfasis en las muchas semejanzas estructurales con las células de los animales pluricelulares.

Estudios de microscopía electrónica, genética, bioquímica, biología molecular y otros sobre ciclos vitales han demostrado que el antiguo filo Protozoos comprende en realidad varios filos con distintas relaciones evolutivas. Si combinamos los eucariontes unicelulares con rasgos animales con las algas unicelulares en un reino **Protista** (o **Protoctista**), simplemente estamos creando otro taxón parafilético aún más grande. Por ello, utilizaremos el término «protozoo» de un modo informal, incluyendo a todos estos organismos en un único capítulo por motivos prácticos, sin que esto signifique que constituyen un grupo monofilético.

Aportaciones biológicas

1. **Especialización intracelular** (división de las funciones en el interior de la célula), lo que implica la existencia de orgánulos funcionales en la célula.
2. El ejemplo más sencillo de la **división de funciones entre células** se observa en ciertos protozoos coloniales, que presentan zooides (individuos) somáticos y reproductores en la colonia.
3. **Reproducción asexual** por división mitótica, que se desarrolla por primera vez en los eucariontes unicelulares.
4. **Reproducción sexual verdadera**, con formación de un cigoto, que aparece en ciertos protozoos.
5. Las respuestas (taxias) de los protozoos ante la presencia de estímulos representan las formas más simples de **reflejos e instintos** tal como los conocemos en los metazoos.
6. Los organismos con rasgos animales más simples que muestran un **exoesqueleto** son ciertos protozoos con cubiertas.
7. **Todos los tipos de nutrición** están presentes en los protozoos: autótrofos, saprozoicos y holozoicos. Se desarrollan los **tipos enzimáticos básicos** para llevar a cabo tales formas de nutrición.
8. Se perfeccionan sistemas de **locomoción** en el medio acuático.

composición o en plantas o animales. Pueden ser sésiles o de vida libre, y constituyen el grueso del plancton flotante. La misma especie se encuentra muchas veces ampliamente separada en el espacio y en el tiempo; algunas especies han perdurado durante eras geológicas de más de 100 millones de años.

A pesar de su amplia distribución, muchos protozoos pueden vivir con éxito solamente entre estrechos márgenes ambientales. Las adaptaciones de las distintas especies son enormemente variables, y se producen con frecuencia sucesiones de especies conforme cambian las condiciones ambientales. Estos cambios pueden estar relacionados con factores físicos, como la desecación de una charca o alteraciones estacionales de temperatura, o por cambios biológicos, como la presión de depredadores.

Los protozoos tienen un enorme papel en la economía natural; su fantástico número está atestiguado por los gigantescos depósitos oceánicos y del suelo, formados por sus esqueletos. Alrededor de 10 000 especies de protozoos son simbioses que viven en o sobre animales o plantas, o incluso en otros protozoos. La relación puede ser **mutualista** (ambos se benefician), **comensal** (uno se beneficia, el otro permanece indiferente), o **parásita** (uno se beneficia a expensas del otro), según las especies implicadas. Algunas de las enfermedades más importantes del hombre y los animales domésticos están causadas por protozoos parásitos.

¿CÓMO DEFINIMOS A LOS GRUPOS DE PROTOZOOS?

Durante muchos años, todos los protozoos se situaban en un único filo formado por células eucariontes aisladas, pero los estudios filogenéticos han mostrado que tal agrupación no es monofilética. Las pruebas sugieren que tras el origen del primer eucarionte se produjo una gran diversificación, que ha llevado a algunos biólogos a predecir la eventual emergencia de más de 60 clados eucariontes monofiléticos. Algunos clados, como los Opistocontos, están ya bien establecidos (Figura 11-1). Este grupo, de gran tamaño, contiene a los animales pluricelulares (metazoos), a los coanoflagelados unicelulares y a los hongos, entre otros. Al igual que los Opistocontos, el clado Viridiplantas tiene miembros tanto unicelulares como pluricelulares; este grupo comprende a las algas verdes, las briofitas y las plantas vasculares. El resto de los clados eucariontes contiene a organismos menos conocidos, muchos de los cuales se consideraron protozoos.

Los protozoos y las formas relacionadas han recibido diversos nombres. Generalmente son unicelulares, por lo que se acuñó el nombre Protoctista para incluir a los organismos relacionados, unicelulares y pluricelulares, en un solo grupo. Sin embargo, la denominación «protoctista» se utiliza mucho menos que «protista» o «protozoo». Protista es un término general que no distingue entre se-

Un protozoo es un organismo completo en el que toda la actividad vital se lleva a cabo dentro de los límites de una sola membrana plasmática. Los protozoos se encuentran allí donde exista vida. Son muy adaptables, con una gran facilidad para pasar de un sitio a otro. En cualquier caso, necesitan humedad, ya vivan en el mar, en agua dulce, en el suelo, en materia en des-

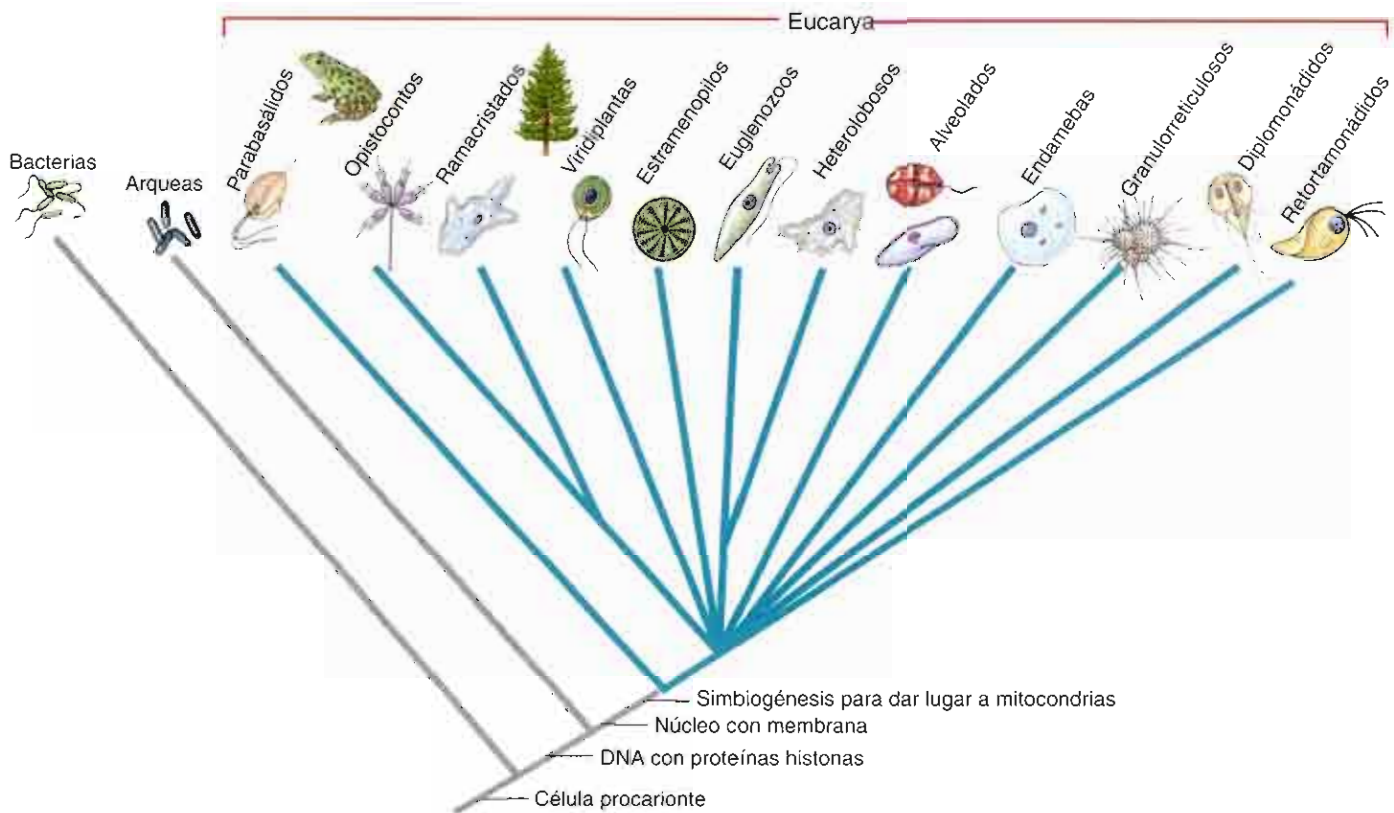


Figura 11-1

Cladograma que muestra dos principales ramas de procariontes y la diversificación de los eucariontes. Se muestran los clados eucariontes que contienen protistas, aunque algunos clados de amebas y otras formas no se recogen. El orden de ramificación está aún por determinar en la mayoría de los clados. El enorme clado Opistocontos contiene a los coanoflagelados, los microsporidios, los hongos y todos los animales multicelulares.

res unicelulares semejantes a plantas o semejantes a animales, mientras que «protozoo» designa claramente un subgrupo de organismos unicelulares semejantes a animales.

Ambos conceptos, la semejanza con animales o con plantas, hacen parcialmente referencia al sistema de obtención del alimento. Las plantas son típicamente **autótrofas**, lo que significa que sintetizan sus propios constituyentes orgánicos a partir de sustratos inorgánicos. La fotosíntesis es un tipo de autotrofia. Los animales son típicamente **heterótrofos**, lo que significa que incorporan moléculas orgánicas sintetizadas por otros organismos. Los protozoos heterótrofos pueden obtener su alimento en disolución o en forma de partículas. Las partículas de alimento se ingieren mediante **fagocitosis** a través de una invaginación de la membrana celular que las rodea (Figura 11-2). Los heterótrofos que se alimentan de partículas tienen una alimentación **fagotrófica** u **holozoica**, mientras que los que ingieren alimento en disolución son **osmótrofos** o **saprozóicos**.

La distinción entre plantas y animales basada en las formas de nutrición se ajusta bien a las formas pluricelulares, pero no funciona tan bien con las unicelulares. Los

protozoos autótrofos utilizan energía lumínica para sintetizar sus moléculas orgánicas (fotótrofos), pero muy a menudo practican también la fagotrofia y la osmotrofia. Incluso entre los heterótrofos, muy pocos son exclusivamente fagótrofos u osmótrofos. Una sola clase, Euglenozoa, contiene ciertas formas que son fundamentalmente fotótrofas, otras que son principalmente osmótrofas y otras primariamente fagótrofas. Las especies de *Euglena* muestran una considerable variedad en sus capacidades de nutrición. Algunas requieren ciertas moléculas orgánicas preformadas, aunque son autótrofas, mientras que otras pierden sus cloroplastos si se las mantiene en oscuridad, con lo que pasan a ser osmótrofos permanentes. El modo de nutrición empleado por los organismos unicelulares es oportunista y muy variable, incluso en una misma especie, por lo que los rasgos de la nutrición han resultado ser poco fiables para definir grupos o subgrupos de protozoos.

Originalmente, la forma de locomoción se utilizó para distinguir tres de las cuatro clases del tradicional filo Protozoos. Los miembros de una clase parásita, que se denominó Esporozoos, carecen de una estructura locomotora, pero comparten un órgano para invadir las células.

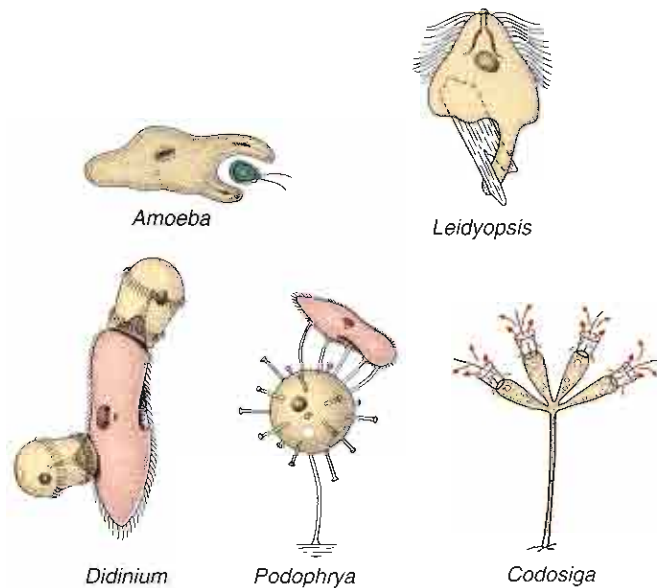


Figura 11-2

Algunos métodos de alimentación de los protozoos. *Amoeba* rodea a un pequeño flagelado con pseudópodos. *Leidyopsis*, un flagelado del intestino de las termitas, forma pseudópodos para ingerir virutas de madera. *Didinium*, un ciliado, se alimenta sólo de *Paramecium*, que engulle con un citostoma temporal en su extremo anterior. A veces hay más de un *Didinium* alimentándose del mismo *Paramecium*. *Podophrya* es un ciliado succionador. Sus tentáculos se agarran a su presa y succionan el citoplasma de ésta hasta el cuerpo de *Podophrya*, donde forma vacuolas alimenticias. *Codosiga*, un flagelado sésil con un collar de microvelosidades, se alimenta de partículas en suspensión en el agua, que son dirigidas hacia el collar por el batido de su flagelo. Técnicamente, todos son casos de fagocitosis.

las hospedadoras. Los miembros de las otras tres clases tradicionales de protozoos difieren en sus medios de locomoción: los Flagelados (Figura 11-3) utilizan **flagelos**, los Ciliados se mueven gracias a su superficie ciliada, y las amebas extienden sus **pseudópodos** (Figura 11-5) para trasladarse.

Figura 11-3

En esta fotografía de *Euglena* se ve claramente un flagelo (abajo, izquierda).

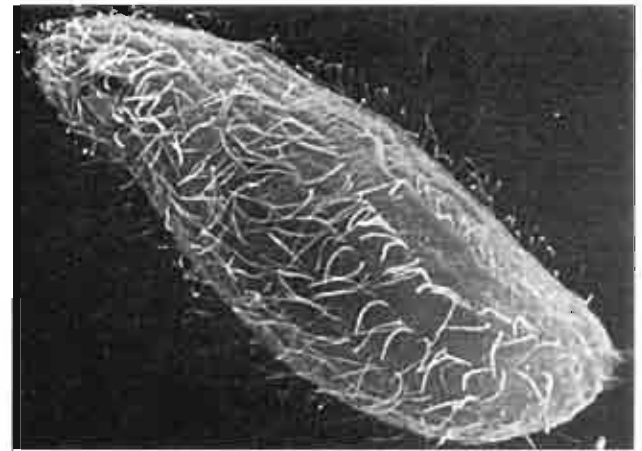
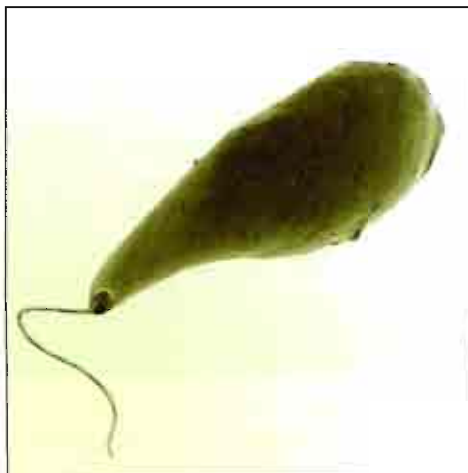


Figura 11-4

Micrografía electrónica de barrido del ciliado de vida libre *Tetrahymena thermophila*, que muestra filas de cilios ($\times 2000$). El batido de un flagelo puede empujar al organismo o tirar de él a través del medio, mientras que los cilios lo propulsan con un mecanismo de «remo». La estructura de ambos es similar, ya sea con el microscopio electrónico de transmisión como con el de barrido.

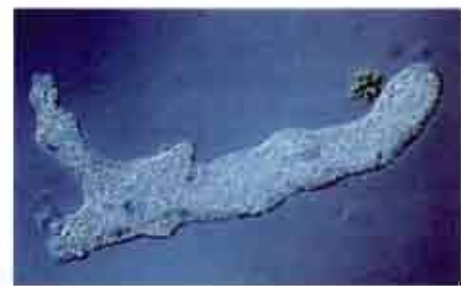


Figura 11-5

Movimiento ameboide. A la izquierda y en el centro, la ameba extiende un pseudópodo hacia una colonia de *Pandorina*. A la derecha, la ameba rodea a la colonia antes de englobarla por fagocitosis.

Típicamente, un flagelado tiene unos pocos flagelos largos, mientras que un ciliado presenta muchos **cilios** cortos, aunque en realidad, no existe una distinción morfológica entre cilios y flagelos, y algunos investigadores prefieren darles la denominación común de undulipodios (L. dim. de *unda*, ola, + Gr. *podos*, pie). Sin embargo, un cilio mueve el agua en dirección paralela a la superficie a la que está unido, mientras que un flagelo lo hace en dirección paralela a su propio eje.

Las amebas son capaces de asumir formas corporales muy variadas (Figura 11-5) gracias al flujo de su citoplasma, que puede extenderse formando pseudópodos de diversas formas: **lobopodios** de extremos romos, **filopodios** delgados y terminados en punta, **rizopodios** como filamentos ramificados y **reticulopodios** en forma de filamentos anastomosados que constituyen una especie de red (Figura 11-7).

Las amebas que forman caparazones se denominan **tecadas** (Figura 11-6). *Arcella* y *Diffugia* tienen su delicada membrana plasmática cubierta por una **teca** o concha protectora formada por material silíceo o quitinoso que puede reforzarse con granos de arena. Se mueven mediante pseudópodos que salen por aberturas de la teca (Figura 11-6). Algunas amebas tecadas, muy abundantes, reciben el nombre de foraminíferos (*Globigerina*, Fi-

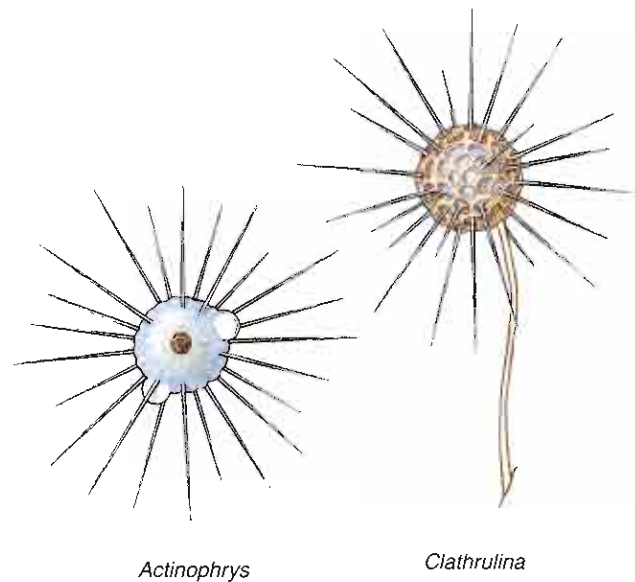


Figura 11-7

Actinophrys y *Clathrulina* son amebas. Presentan axopodios.

gura 11-6) o radiolarios (Figura 11-8). La denominación de heliozoos (Figura 11-7) se aplica a amebas de agua dulce con axopodios; pueden ser tecadas o no. Las amebas sin tecas se califican como desnudas.

Para comprender las relaciones entre la amplia diversidad de formas unicelulares, la Sociedad de Protozoólogos ha examinado una gran cantidad de información sobre la estructura, ciclos vitales y fisiología de los protozoos. La Sociedad de Protozoólogos ha publicado en 1980 una nueva clasificación, en la que se reconocen siete filos. Tres filos contenían los organismos más conocidos: los Apicomplejos contenían a los esporozoos y formas relacionadas, los Cilióforos, a los ciliados, y los Sarcomastigóforos, a las amebas y a los flagelados. Las

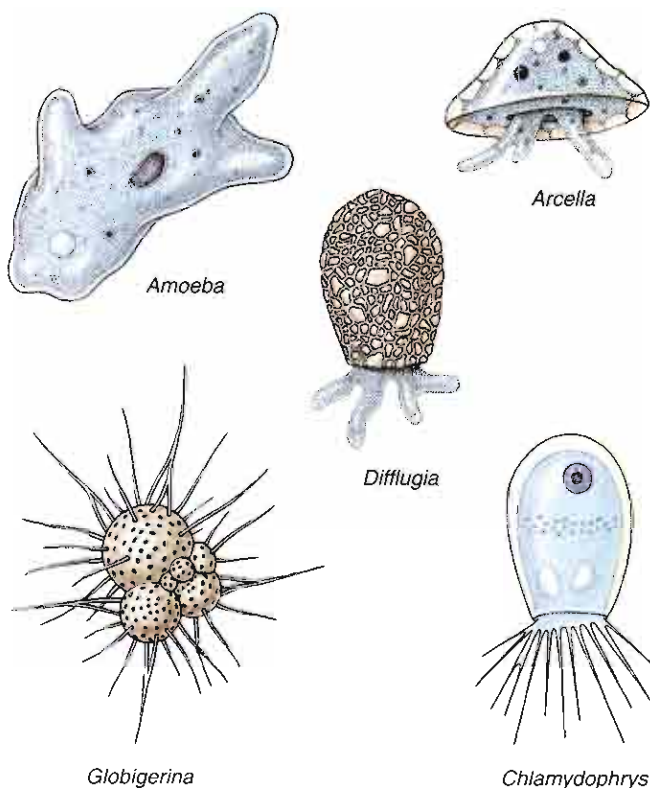


Figura 11-6

Ejemplos de amebas. *Amoeba*, *Diffugia* y *Arcella* tienen lobopodios. *Chlamydomorphys* tiene filopodios. El foraminífero *Globigerina* muestra reticulopodios.

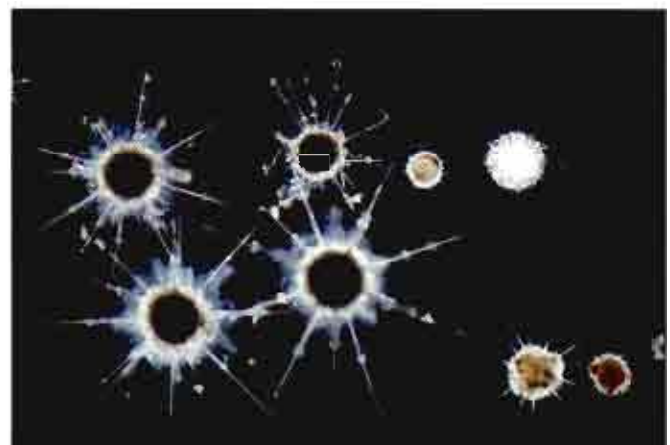


Figura 11-8

Algunas amebas tecadas, como éstas que se muestran aquí, se denominan comúnmente radiolarios.

amebas y los flagelados se agrupaban juntos porque algunos flagelados podían formar pseudópodos, algunas especies de amebas tenían estados flagelados y al menos una supuesta ameba era en realidad un flagelado sin flagelo. El filo Sarcostigóforos se dividía en dos subfilos: los Sarcodinos comprendían a las amebas y los Mastigóforos contenían a los flagelados. Los Mastigóforos se dividían en Fitomastigóforos, semejantes a plantas y Zoomastigóforos, parecidos a los animales. Nuestra previa discusión sobre el modo de alimentación como carácter taxonómico debería hacer sospechar al lector que los Mastigóforos no son un clado monofilético. Sin embargo, los nombres son muy descriptivos, y uno se hace fácilmente a la idea de que un fitomastigóforo es un flagelado con plastos.

Los análisis moleculares, que utilizan secuencias de bases en los genes, particularmente el gen que codifica la subunidad menor del RNA ribosómico (p. 108), junto con los genes que codifican ciertas proteínas, han revolucionado nuestros conceptos de las afinidades filogenéticas en los protozoos y, de hecho, en todos los eucariontes. Los nuevos nombres de clados que se adjudican a las ramas procedentes de la filogenia molecular hacen difícil que quienes ya están familiarizados con los taxones de protozoos puedan reconocer a los integrantes de los grupos, pero el mantenimiento de las antiguas denominaciones hace imposible la lectura adecuada de las nuevas investigaciones. Por ello, en la sección filogenética al final del capítulo, mantenemos el sistema de filos desarrollado en las monografías extensas, como las Hausmann y Hulsmann (1996) y adoptado por textos recientes, como el de Roberts y Janovy (2005). Sin embargo, al discutir determinados grupos de protozoos, también utilizamos algunos nombres de clados* erigidos recientemente.

Algunos nombres tradicionales ya no representan grupos monofiléticos. Los análisis moleculares demuestran que la forma ameboide ha evolucionado independientemente varias veces, al igual que las tecas. De forma que los animales llamados heliozoos se dividen en cinco clados, y los denominados radiolarios, en tres, de acuerdo con algunos autores. Entre las amebas tecadas, sólo los foraminíferos parecen ser un grupo monofilético; actualmente se encuadran en un grupo denominado Granuloreticulosos.

A pesar de su diversidad de formas, los filos de protozoos comparten un arquetipo o grado de organización básico, la célula eucariótica simple, y exhiben ampliamente su enorme potencial adaptativo. Se han descrito más de 64 000 especies, más de la mitad de las cuales son fósiles. Algunos investigadores estiman que puede haber unas 250 000 especies de protozoos. Aunque son unicelulares, los protozoos son organismos funcionalmente completos con multitud de estructuras microana-

tómicas muy complejas. Sus distintos orgánulos tienden a una mayor especialización que la existente en las células de organismos pluricelulares. Hay orgánulos que funcionan como esqueletos, estructuras sensoriales, mecanismos de conducción, etc. Estos orgánulos son objeto de un escrutinio más detallado, debido a su importancia funcional y porque las diferencias en la estructura de los orgánulos pueden proporcionar caracteres homólogos sobre los que basar las categorías taxonómicas.

FORMA Y FUNCIÓN

Locomoción

Cilios y flagelos

Un cilio o un flagelo tienen una estructura interna compleja. Cada cilio o flagelo contiene nueve pares de microtúbulos longitudinales dispuestos en círculo alrededor de un par central (Figura 11-9); esta disposición aparece en todos los cilios y flagelos del reino animal, con unas pocas excepciones notables. El tubo de microtúbulos «9 + 2» en un cilio o flagelo es su **axonema**; el axonema está cubierto por una membrana, continuación de la membrana celular que cubre el resto del organismo. Aproximadamente a la altura en que el axonema se une al cuerpo celular, el par central de microtúbulos termina en una pequeña placa dentro del círculo de los nueve pares (Figura 11-9A). Más o menos al mismo nivel, un microtúbulo adicional se une a cada uno de los nueve pares, de forma que se constituye un corto tubo que se extiende desde la base del cilio o flagelo hacia el interior de la célula, y que consiste en nueve *tripletes* de microtúbulos. Este tubo de nueve tripletes se llama **cinetosoma** (o **cuerpo basal**), y tiene exactamente la misma estructura que los **centríolos** que organizan el huso mitótico durante la división celular (Figura 3-14, p. 51). Los centriolos de ciertos flagelados pueden dar lugar a los cinetosomas, o bien los cinetosomas pueden funcionar como centriolos. Todos los cilios y flagelos típicos tienen un cinetosoma en su base, independientemente de si pertenecen a un protozoo o a una célula de metazoo. Muchos metazoos pequeños utilizan los cilios no solamente para la locomoción sino también para producir corrientes de agua para la alimentación y la respiración. Los movimientos ciliares son vitales para muchas especies en tareas como la manipulación del alimento, la reproducción, la excreción y la osmorregulación (como en los bulbos en llama, p. 329).

La descripción del axonema con la fórmula «9 + 2» es tradicional, pero también es confusa, porque hay un único par de microtúbulos en el centro. Para ser consistentes y rigurosos, deberíamos describir el axonema como «9 + 1». Una forma más congruente de describir los nueve dobletes y el par de túbulo centrales es 9(2) + 2(1); el cinetosoma sería, entonces 9(3) + 0.

* Patterson, D. J. 1999. AMER. Nat. 154 (supplement): S96-S124.
Baldauf, S. L., A. J. Roger, I. Wenk-Siefert, and F. W. Doolittle. 2000. Science 290:972-976.

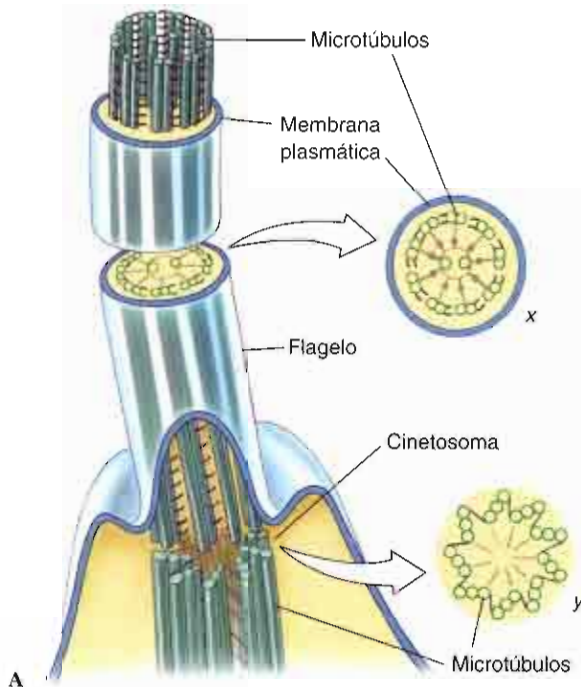


Figura 11-9

A, El axonema de un flagelo está compuesto de nueve pares de microtúbulos más un par central, y está limitado por la membrana celular. El par central termina aproximadamente al nivel de la superficie celular en una placa basal (axosoma). Los microtúbulos periféricos continúan hacia el interior un corto tramo, constituyendo dos de los tres en un triplete del cinetosoma (cuerpo basal) (nivel y en **A**). **B**, Micrografía electrónica de una sección a través de varios cilios, correspondiente al nivel x en **A**. ($\times 133\,000$).

La explicación vigente para el movimiento por cilios y flagelos es la **hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos**. El movimiento está impulsado por la liberación de energía química de enlace del ATP (p. 70). En las micrografías electrónicas se observan dos pequeños brazos en cada uno de los pares de microtúbulos periféricos del axonema (nivel X en la Figura 11-9), cada uno de los cuales lleva la enzima adenosin trifosfatasa (ATPasa), que escinde el ATP. Cuando la energía de enlace del ATP se libera, los brazos «caminan» sobre uno de los filamentos del par adyacente, haciendo que se deslice con respecto al otro filamento del par. La resistencia al cizallamiento, que hace que el axonema se doble cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros, la proporcionan unos «radios» situados desde cada doblete hasta el par central, que también son visibles en las micrografías electrónicas. Recientemente, se ha comprobado de forma directa la hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos mediante la unión de pequeñas partículas de oro a los microtúbulos del axonema, seguida de la observación microscópica del movimiento.

Pseudópodos

Los pseudópodos son extensiones del citoplasma celular utilizados para la locomoción (Figura 11-10). El citoplas-

ma no es homogéneo; a veces, las regiones periférica y central del citoplasma se pueden distinguir como **ectoplasma** y **endoplasma**, respectivamente (Figura 11-10). El endoplasma tiene un aspecto más granular y contiene al núcleo y al resto de los orgánulos. El ectoplasma es más transparente (hialino) bajo el microscopio lumínico, y contiene a las bases de cilios y flagelos. Muchas veces, el ectoplasma es más rígido y se encuentra en estado coloidal de gel, mientras que el endoplasma, más fluido, lo está en el de sol.

Los sistemas coloidales son suspensiones permanentes de partículas finamente divididas que no precipitan, como la leche, la sangre, el almidón, el jabón, la tinta y la gelatina. En los sistemas vivos, los coloides son generalmente proteínas, lípidos y polisacáridos suspendidos en el fluido acuoso de las células (citoplasma). Tales sistemas pueden sufrir transformaciones sol-gel según qué componente, el líquido o las partículas, se hace continuo. En el citoplasma en estado de sol, los sólidos están suspendidos en un líquido, y en el estado semisólido de gel, el líquido está suspendido en un sólido.

La composición de los pseudópodos varía, y se pueden distinguir varios tipos. Los más comunes son los **lobopodios** (Figuras 11-5 y 11-10), extensiones gruesas y romas del cuerpo celular, que contienen tanto ectoplas-

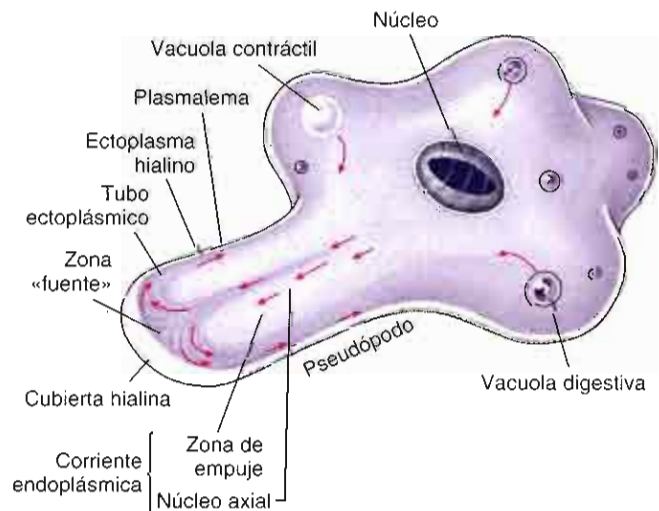


Figura 11-10

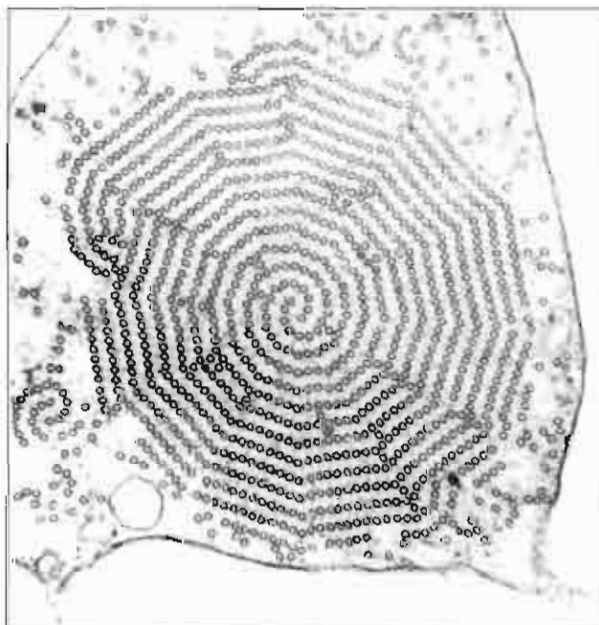
Ameba en movimiento. Las flechas indican la dirección de las corrientes de protoplasma. El primer indicio de un nuevo pseudopodio es el engrosamiento del ectoplasma para formar una cubierta hialina clara, en la que fluye el endoplasma. Conforme el endoplasma llega al extremo delantero, se «derrama» y pasa a ectoplasma, formando un tubo externo rígido que se alarga mientras dura el flujo. Posteriormente, el ectoplasma pasa de nuevo a endoplasma fluido, realimentando el flujo. Hace falta un sustrato para el movimiento ameboide.

ma como endoplasma. Algunas amebas no extienden pseudópodos individuales, sino que, de forma característica, mueven todo el cuerpo como un único pseudópodo; esto se conoce como la forma **limax** (por un género de babosas, *Limax*). Los **filopodios** son extensiones finas, generalmente ramificadas, que contienen solamente ectoplasma. Aparecen en miembros de la clase Filosea, de los Sarcodinos, como *Euglypha* (Figura 11-17). Los **reticulopodios** (Figura 11-6) se distinguen de los filopodios en que los primeros se unen repetidamente hasta formar una especie de red, aunque algunos protozoólogos creen que la distinción entre reticulopodios y filopodios es artificial. Los miembros de la superclase Actinopoda tienen **axopodios** (Figura 11-11), que son pseudópodos largos y delgados soportados por varillas axiales de microtúbulos (Figura 11-11). Estos microtúbulos adoptan una disposición espiral o geométrica, según la especie, y constituyen el axonema del axopodio. Los axopodios pueden extenderse o retraerse, aparentemente mediante la adición o eliminación de material microtubular. Como los extremos pueden adherirse al sustrato, el organismo puede avanzar rodando, al acortar los axonemas «delanteros» y extender los «traseros». El citoplasma puede fluir a lo largo de los axonemas, hacia el cuerpo en un lado y en dirección opuesta en el otro.

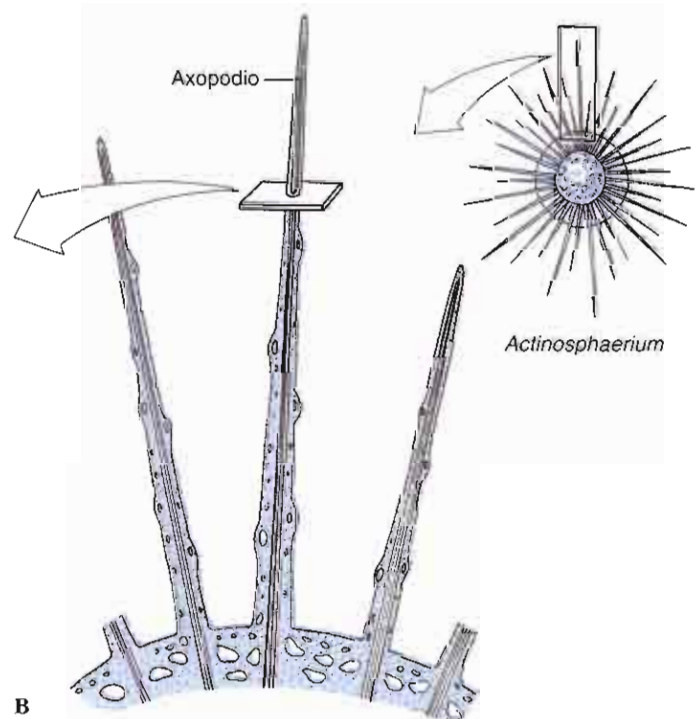
Aunque los pseudópodos son los principales medios de locomoción de las amebas, también se pueden formar

Características de los filos de protozoos

1. **Unicelulares:** algunos coloniales y varios con etapas pluricelulares en sus ciclos vitales.
2. **En su mayoría microscópicos,** aunque algunos son suficientemente grandes como para verse a simple vista.
3. Todos los tipos de simetría están representados en el grupo: forma variable o constante (ovalada, esférica u otra).
4. **Carecen de hojas embrionarias.**
5. No existen tejidos ni órganos, pero poseen **orgánulos especializados:** núcleo simple o múltiple.
6. Tanto la vida libre como el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo están representados en los grupos.
7. Locomoción por **pseudópodos, flagelos, cilios** y movimientos celulares directos; algunos son sésiles.
8. Algunos están provistos de un **exoesqueleto o endoesqueleto simple**, pero la mayoría son desnudos.
9. **Todos los tipos de nutrición:** autótrofa (fabricación de los propios nutrientes por fotosíntesis), heterótrofa (dependencia de animales o plantas como alimento) y saprozoica (utilización de los nutrientes disueltos en el medio circundante).
10. Hábitat terrestre o acuático; modo de vida libre o simbiótico.
11. **Reproducción asexual** por fisión, gemación y enquistamiento, y **sexual** mediante conjugación o por singamia (unión de gametos masculino y femenino para formar un cigoto).



A



B

Figura 11-11

A, Micrografía electrónica de un axopodio de *Actinosphaerium nucleofilum* en sección transversal, obtenida según se muestra en el esquema. B, El axonema del axopodio está formado por un haz de microtúbulos, entre tres y varios cientos según las especies. Algunas especies pueden extender o retraer sus axopodios con bastante velocidad ($\times 99\,000$).

en una gran variedad de protozoos flagelados, así como en células ameboides de muchos invertebrados. De hecho, la mayor parte de las defensas contra enfermedades dentro del cuerpo humano dependen de células ameboides, los leucocitos o glóbulos blancos, y hay células ameboides con funciones similares en muchos otros animales, tanto vertebrados como invertebrados.

El funcionamiento de los pseudópodos ha atraído desde hace tiempo el interés de los zoólogos, pero sólo recientemente se ha arrojado algo de luz sobre el fenómeno. Cuando se empieza a formar un lobopodio típico aparece una extensión de ectoplasma denominada **cubierta hialina**, hacia la cual comienza a fluir el endoplasma (Figuras 11-10 y 11-12). El endoplasma que fluye contiene subunidades de actina unidas a proteínas reguladoras que impiden que la actina polimerice. A medida que el endoplasma llega a la cubierta hialina, se extiende hacia la periferia. La interacción con lípidos de la membrana celular libera a las subunidades de actina de sus proteínas reguladoras, lo que les permite polimerizar como microfilamentos de actina. Estos microfilamentos se unen y entrecruzan unos con otros mediante una proteína especial (ABP, *actin binding protein*) hasta formar un gel semisólido, lo que transforma el ectoplasma en un tubo a través del cual fluye el endoplasma, extendiendo el

pseudópodo. En el extremo «posterior» del gel, los microfilamentos se sueltan de éste por la acción de una proteína liberadora de la actina, activada por iones de calcio; esto permite a la miosina asociarse a los microfilamentos y tirar de ellos. Así, la contracción del extremo «posterior» resulta en una presión que fuerza al endoplasma fluido, junto con sus ya disociadas subunidades de actina, de nuevo hacia la cápsula hialina.

Componentes funcionales de las células de los protozoos

Núcleo

Al igual que en el resto de los eucariontes, el núcleo es una estructura rodeada por una membrana cuyo interior se comunica con el citoplasma mediante poros diminutos. En el interior del núcleo, el material genético (DNA) se organiza en forma de cromosomas. Excepto en la división celular, los cromosomas no se encuentran condensados de forma que sean distinguibles, aunque durante la fijación de las células para su observación con microscopía lumínica, el material cromosómico (cromatina) se apelmaza a menudo de forma irregular,

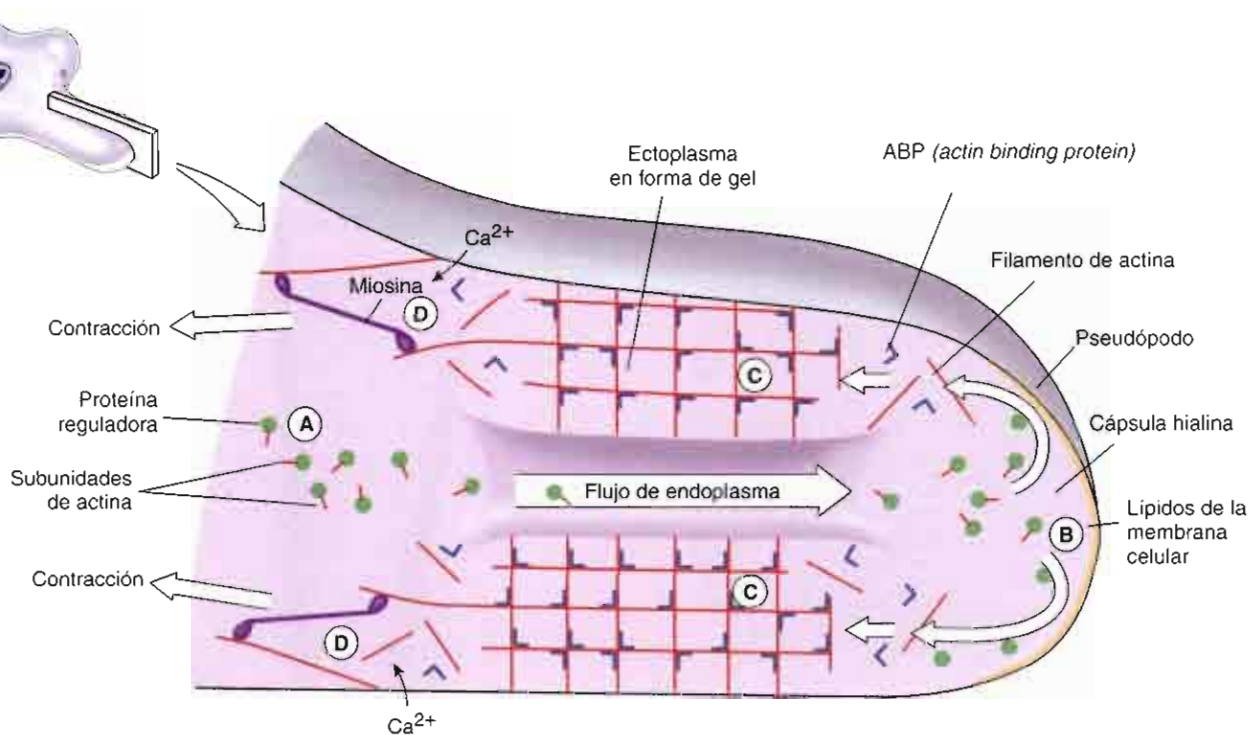


Figura 11-12

Mecanismo propuesto para el movimiento por pseudópodos. En el endoplasma, las subunidades de actina se unen a proteínas reguladoras que impiden que se ensamblen (A). Bajo estimulación, las fuerzas hidrostáticas llevan las subunidades a través de un gel ligero hacia la cubierta hialina. Las subunidades de actina se liberan de las proteínas reguladoras por la acción de los lípidos de la membrana (B). Las subunidades se ensamblan rápidamente y, con la interacción de una proteína especial (ABP, *actin binding protein*), producen ectoplasma en forma de gel (C). En el extremo de tracción, los iones de calcio activan liberadoras de actina, deshaciendo la red lo suficiente como para que las moléculas de miosina tiren de ella (D). Las subunidades pasan por el tubo de ectoplasma para ser reutilizadas.

dejando varias áreas del núcleo relativamente claras. El aspecto se ha descrito como **vesicular**, y es característico de muchos núcleos de protozoos (Figura 11-13). Las condensaciones de la cromatina pueden distribuirse a lo largo de la periferia del núcleo o internamente, según patrones distintivos. En la mayoría de los dinoflagelados (p. 263), los cromosomas son visibles durante la interfase con el mismo aspecto que tendrían durante la profase de la mitosis.

También en el interior del núcleo se encuentran uno o dos **nucléolos** (Figuras 11-13 y 11-21). Los rasgos como la persistencia de los nucléolos durante la mitosis se utilizan para diferenciar clados de protozoos.

El **macronúcleo** de los ciliados se describe como **compacto** o **condensado** porque su material cromático se encuentra dispersado uniformemente, sin que aparezcan áreas claras con el microscopio lumínico (Figura 11-15).

Mitocondrias

Una mitocondria es un orgánulo utilizado para la producción de energía en el que el oxígeno es el aceptor final de electrones (p. 75). Contiene DNA. La membrana interna de una mitocondria constituye las crestas (Figura 11-13), de forma variable; las hay planas, tubulares, discoidales o

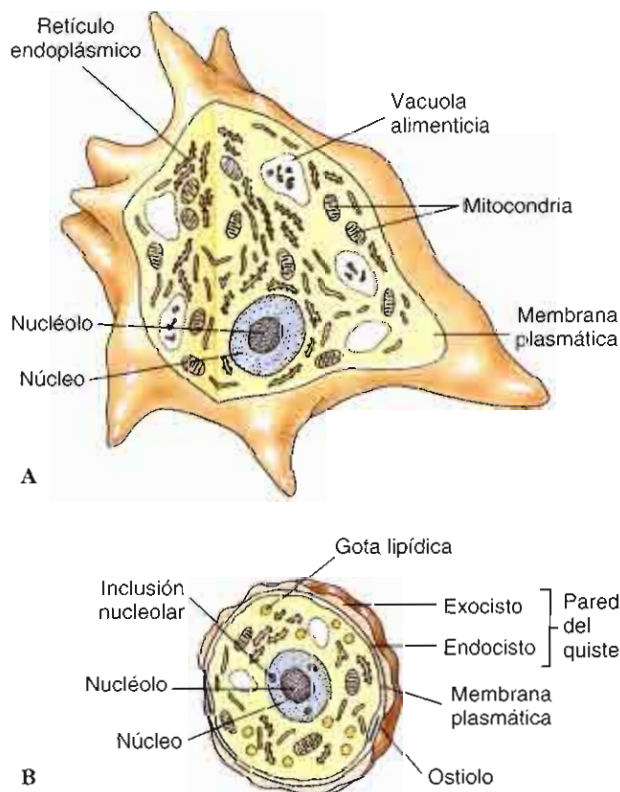


Figura 11-13

Estructura de *Acanthamoeba palestinensis*. A, Forma que se alimenta activamente. B, Quiste.

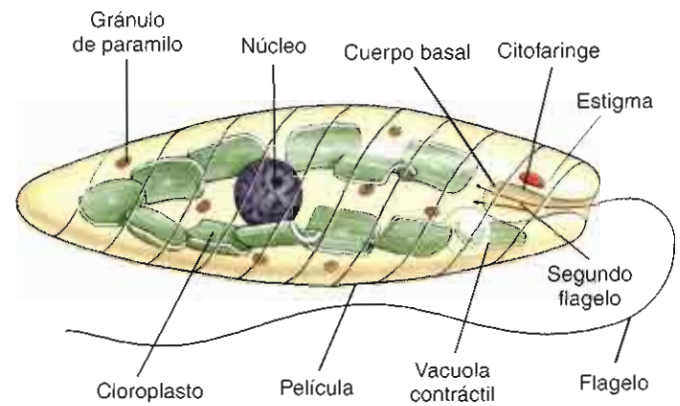


Figura 11-14

Euglena viridis. Los caracteres que se muestran son una combinación de los observados *in vivo* y en preparaciones teñidas.

ramificadas. La forma de las crestas se considera un carácter homólogo, y junto con otros rasgos morfológicos, se utiliza para describir clados de protozoos. En las células sin mitocondrias puede haber **hidrogenosomas**, que funcionan en ausencia de oxígeno y que se supone han evolucionado a partir de mitocondrias. También parece que los **cinetoplastos** son derivados mitocondriales, pero funcionan asociados con un cinetosoma, el orgánulo basal de un flagelo.

Aparato de Golgi

El aparato de Golgi es parte del sistema secretor del retículo endoplásmico. Los cuerpos de Golgi también se denominan **dictiosomas** en la literatura sobre los protozoos. Los **cuerpos parabasales** son estructuras similares con funciones potencialmente semejantes.

Plastos

Los plastos son orgánulos que contienen diversos pigmentos fotosintéticos. La incorporación original de un plasto a las células eucariontes se produjo cuando una cianobacteria fue englobada pero no digerida. Los **cloroplastos** (Figura 11-14) contienen distintos tipos de clorofilas (*a*, *b*, o *c*), aunque otros tipos de plastos contienen otros pigmentos. Por ejemplo, los plastos de las algas rojas contienen ficobilinas. Los pigmentos compartidos por linajes de protozoos pueden indicar un ancestro común, pero los plastos también pueden haberse conseguido por endosimbiosis secundaria y no haber sido heredados de un antecesor común.

Extrusomas

Bajo esta denominación se agrupan orgánulos rodeados de membrana que se utilizan para expulsar algo de la célula. La amplia variedad de estructuras eliminadas sugiere que no todos los extrusomas son homólogos. Los **tricocistos** de los ciliados (p. 260) son extrusomas.

Nutrición

La nutrición holozoica implica fagocitosis (Figura 11-2), en la que se produce un entrante o invaginación en la membrana celular alrededor de la partícula de alimento. Conforme la invaginación penetra más profundamente en la célula, se independiza de la superficie (Figura 3-21). La partícula de alimento queda así alojada en el interior de una vesícula rodeada de membrana, la **vacuola digestiva** o **fagosoma**. Los lisosomas, pequeñas vesículas que contienen enzimas digestivas, se fusionan al fagosoma y vacían en él su contenido, con lo que comienza la digestión. Los productos digeridos son absorbidos a través de la membrana de la vacuola, por lo que ésta se va haciendo cada vez más pequeña. Cualquier material no digerible se expulsa al exterior mediante exocitosis, para lo que la vacuola se fusiona de nuevo con la membrana celular. En la mayoría de los ciliados, muchos flagelados y muchos apicomplejos, la fagocitosis se localiza en una estructura bucal definida, el **citostoma** (Figura 11-15). En las amebas, la fagocitosis puede ocurrir en cualquier punto mediante el englobamiento de la partícula por pseudópodos. En las amebas con teca, las partículas deben ser ingeridas a través de una abertura en el caparazón. Los flagelados pueden formar un citostoma temporal, generalmente en una posición característica, o presentar un citostoma permanente, con una estructura especializada. Muchos ciliados tienen una formación exclusiva para la expulsión de los materiales de desecho, el **citopigio** o **citoprocto**, situado en un lugar determinado. En algunos, el citopigio es también el lugar por el que se expulsa el contenido de la vacuola contráctil.

La alimentación saprozoica puede producirse por pinocitosis o por transporte de solutos directamente a través de la membrana celular externa. La pinocitosis y el transporte a través de membrana se discuten en la página 57. El transporte directo a través de membrana puede ser por difusión, transporte facilitado o transporte activo. Probablemente la difusión tenga muy poca o ninguna importancia en la alimentación de los protozoos, excepto posiblemente en algunas especies endosimbiontes. Algunas moléculas alimenticias importantes, como la glucosa y los aminoácidos, pueden incorporarse al interior de la célula por difusión facilitada y transporte activo.

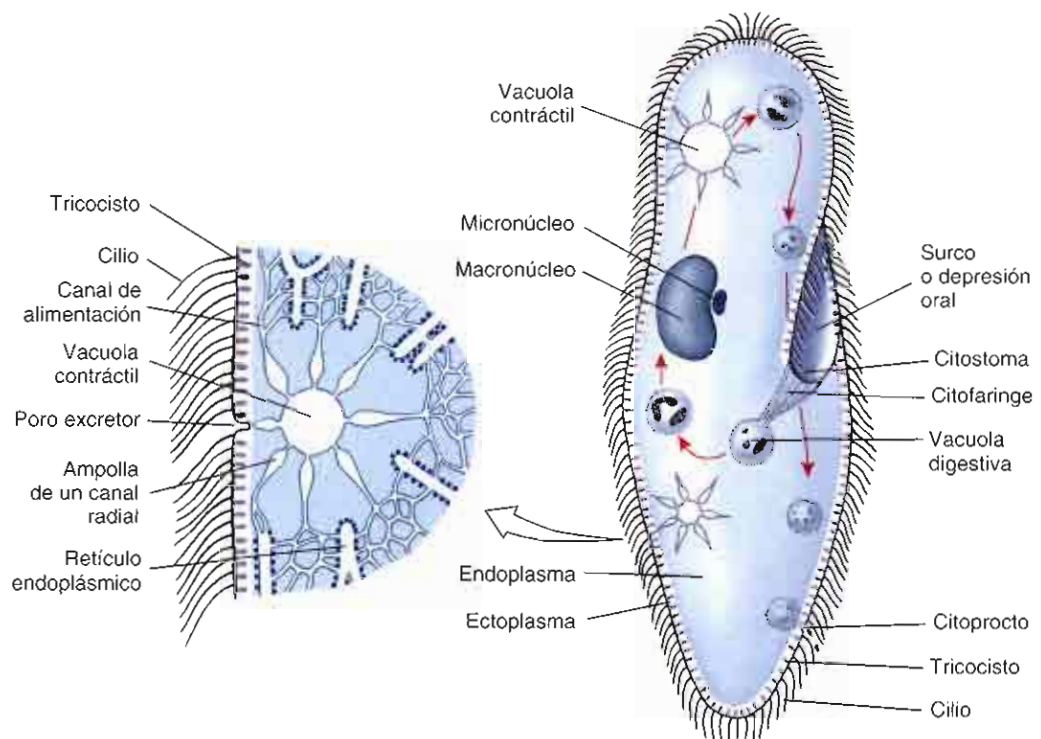
Se ha demostrado que una sustancia estimuladora, o «inductor» debe estar presente en el medio externo de muchos protozoos para que se inicie la pinocitosis. Varias proteínas actúan como inductores, pero ciertas sales y otras sustancias también pueden estimular la pinocitosis; parece que el inductor debe ser una molécula cargada positivamente. La pinocitosis tiene lugar en el extremo interior de la citofaringe, en los protozoos que poseen esta estructura.

Excreción y osmorregulación

Con el microscopio lumínico se pueden ver vacuolas en el citoplasma de muchos protozoos, alguna de las cuales se llena periódicamente con sustancias fluidas que se expelen posteriormente. Hay importantes pruebas que confirman que tales **vacuolas contráctiles** (Figuras 11-10,

Figura 11-15

*Izquierda, detalle de una vacuola contráctil (vesícula de expulsión de agua) de *Paramecium*. Aparentemente, el retículo endoplásmico recoge el agua y la vacía en canales de desagüe que la vierten en la vesícula. La vesícula se contrae para expulsar su contenido al exterior, funcionando por tanto como un órgano osmorregulador. Derecha, *Paramecium*; se muestra la citofaringe, las vacuolas digestivas y el núcleo.*



11-14 y 11-15) tienen una función principalmente osmoreguladora. Son más patentes, y se llenan y vacían con mayor frecuencia en los protozoos dulciacuícolas que en las especies marinas o endosimbiontes, en las que el medio y el citoplasma son casi isosmóticos (con la misma presión osmótica). Las especies más pequeñas, con un mayor cociente superficie/volumen, tienen a menudo una mayor frecuencia de llenado y expulsión de sus vacuolas contráctiles. Por otra parte, la excreción de los desechos metabólicos se lleva a cabo casi enteramente por difusión. El producto final fundamental del metabolismo del nitrógeno es amoníaco, que se difunde con facilidad hacia el exterior del pequeño cuerpo de los protozoos.

Aunque parece claro que las vacuolas contráctiles extraen el exceso de agua que ha entrado por ósmosis en el citoplasma, no es fácil encontrar una explicación para esta extracción. Una hipótesis reciente sugiere que existen bombas de protones (p. 76) en la superficie de la vacuola y en los túbulos que irradian de ella, que transportan activamente H^+ y cotransportan iones bicarbonato (HCO_3^-) (Figura 11-16), partículas ambas osmóticamente activas. Conforme estas partículas se acumulan en una vacuola, el agua fluye al interior. El fluido dentro de la vacuola permanecería isosmótico con el citoplasma. Cuando finalmente la vacuola fusiona su membrana con la superficie de la célula y vacía su contenido al exterior, eliminaría agua, H^+ y HCO_3^- . Estos iones pueden ser sustituidos inmediatamente por la acción de la anhidrasa carbónica como CO_2 y H_2O . La anhidrasa carbónica se encuentra en el citoplasma de las amebas.

Algunos ciliados, como *Blepharisma*, tienen vacuolas contráctiles con mecanismos de llenado semejantes a los de las amebas. Otros, como *Paramecium*, poseen vacuolas contráctiles más complejas. En este último caso, las vacuolas contráctiles están localizadas en una posición específica bajo la membrana plasmática, comunican con el exterior mediante un poro «excretor» y están rodeadas

por las ampollas o dilataciones de unos seis canales de drenaje (Figura 11-15). Estos canales, a su vez, se encuentran asociados a finos túbulos de unos 20 nm de diámetro, que conectan con los canales por un extremo durante el llenado de las ampollas y por el otro con el sistema tubular del retículo endoplásmico. Las ampollas y la vacuola contráctil están provistas de haces de fibrillas, que probablemente tienen algún papel en la contracción de estas estructuras. Cuando las ampollas se contraen, la vacuola se llena, y cuando la vacuola se contrae a su vez, para descargar su contenido al exterior, las ampollas se desconectan de ella, lo que evita el reflujo. Los túbulos, las ampollas y las vacuolas pueden poseer bombas de protones para hacer fluir agua en su interior mediante el mecanismo descrito anteriormente.

Reproducción

Los fenómenos sexuales están muy extendidos entre los protozoos, y pueden preceder a ciertas fases de la reproducción asexual, pero no existe desarrollo embrionario; los protozoos no tienen embriones. Los rasgos esenciales de tales procesos sexuales son una división reductora del número de cromosomas a la mitad (número diploide a número haploide), el desarrollo de células sexuales (gametos) o al menos núcleos gaméticos, y generalmente una fusión de los núcleos gaméticos (p. 262).

Fisión

El proceso de multiplicación celular que se traduce en la aparición de más individuos recibe, al referirse a los protozoos, el nombre de fisión. El tipo de fisión más común es la **binaria**, de la que resultan dos individuos esencialmente idénticos (Figura 11-17). Cuando la célula hija es considerablemente más pequeña que la madre y poste-

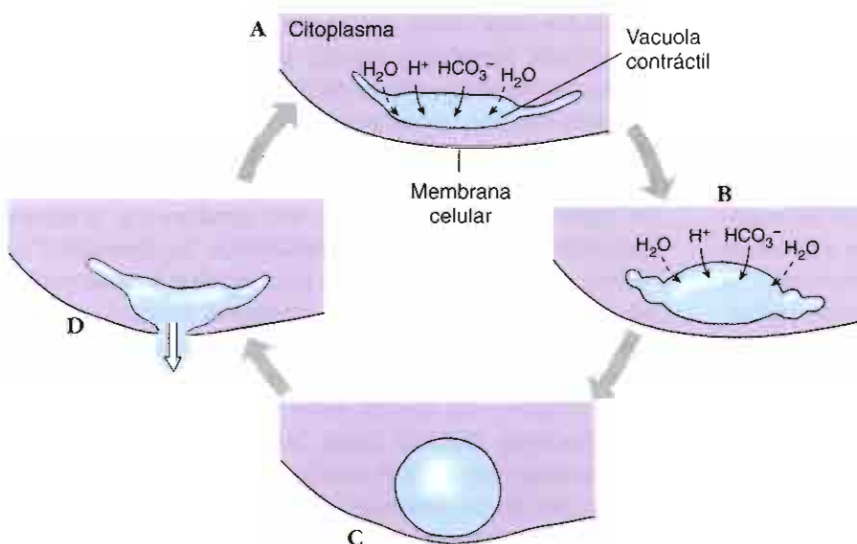


Figura 11-16

Mecanismo propuesto para el funcionamiento de las vacuolas contráctiles. A, B, Las vacuolas están compuestas de un sistema de cisternas y túbulos. Las bombas de protones de sus membranas transportan H^+ y cotransportan HCO_3^- al interior de las vacuolas. El agua se difunde pasivamente para mantener la presión osmótica igual a la del citoplasma. Cuando la vacuola se llena (C) la membrana se fusiona con la superficie celular, expulsando agua, H^+ y HCO_3^- . D, Los protones y los iones bicarbonato son rápidamente sustituidos por la acción de la anhidrasa carbónica sobre el dióxido de carbono y el agua.

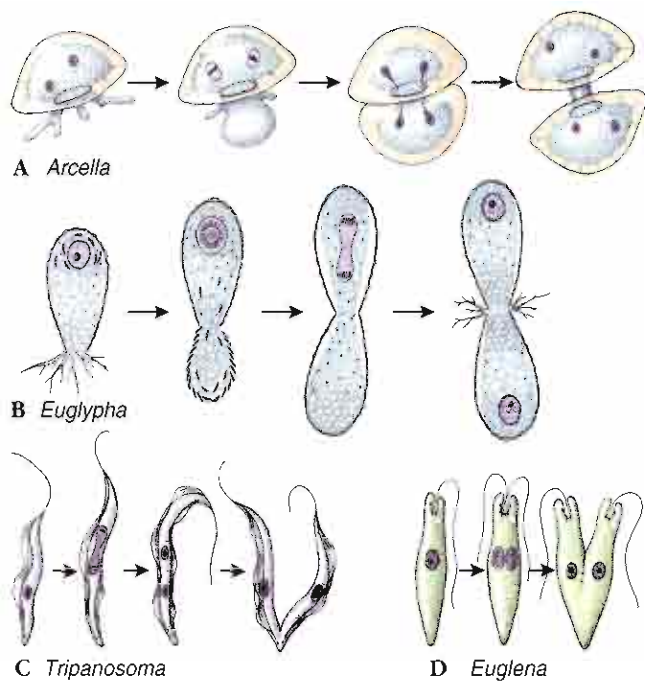


Figura 11-17

Fisión binaria en algunos sarcodinos y flagelados. **A**, los dos núcleos de *Arcella* se dividen a la vez que parte del citoplasma sale fuera y secreta una nueva cubierta para la célula hija. **B**, La testa de otro sarcodino, *Euglypha*, está formada por placas secretadas. La secreción de estas placas para la célula hija comienza antes de que el citoplasma comience a salir por la abertura. El núcleo se divide a la vez que se está formando la nueva testa. **C**, *Trypanosoma* tiene un cinetoplasto (parte de la mitocondria) cerca del cinetosoma de su flagelo, junto al extremo posterior del estado que se representa aquí. Todas estas estructuras deben replicarse antes de la división de la célula. **D**, División de *Euglena*. Comparar **C** y **D** con la Figura 11-27, división de un cilióforo.

riormente crece hasta el tamaño adulto, el proceso se llama **gemación**, y se da en varios ciliados. En la **fisión múltiple**, la división del citoplasma (citocinesis) está precedida por varias divisiones nucleares, de forma que se producen varios individuos simultáneamente (Figura 11-31). La división múltiple, o **esquizogonía**, es común entre los Apicomplejos y algunas amebas. Si la fisión múltiple está precedida o asociada a la unión de gametos, se conoce como **esporogonía**.

Todos los tipos de división anteriores están acompañados de alguna forma de mitosis (p. 58), que a veces es bastante diferente de la que ocurre en los metazoos. Por ejemplo, la membrana nuclear persiste a menudo durante la mitosis, y el huso acromático puede formarse dentro del núcleo. No se han observado centriolos en la división nuclear de los ciliados; la membrana nuclear persiste en la mitosis micronuclear, con el huso acromático dentro del núcleo. El macronúcleo de los ciliados parece sencillamente alargarse, constreñirse y dividirse sin fenómeno mitótico reconocible alguno (**amitosis**).

Procesos sexuales

Aunque todos los protozoos se reproducen asexualmente y algunos parecen ser exclusivamente asexuales, la existencia de fenómenos sexuales está muy extendida entre los protozoos, lo que pone de manifiesto su valor selectivo como medio de recombinación génica. Los núcleos de los gametos, o pronúcleos, que se fusionan en la fecundación para restituir el número diploide de cromosomas, aparecen generalmente en células gaméticas especiales. Cuando los gametos son todos iguales se denominan **isogametos**, pero la mayor parte de las especies tienen dos tipos distintos o **anisogametos**.

En los animales, la meiosis tiene lugar durante o justo antes de la formación de los gametos (meiosis gamética p. 153). De hecho, éste es el caso de los Cilióforos y algunos grupos de flagelados y amebas. Sin embargo, en otros flagelados y en los Apicomplejos, las primeras divisiones *tras* la fecundación son meióticas (**meiosis zigótica**), y todos los individuos producidos asexualmente (por mitosis) en el ciclo vital hasta el siguiente cigoto son haploides. Se cree que la mayoría de los protozoos que no se reproducen sexualmente son haploides, pero esto es difícil de comprobar, ya que no hay meiosis. En algunas amebas (foraminíferos) se da una alternancia de generaciones haploides y diploides (**meiosis intermedia**), un fenómeno muy extendido entre las plantas.

La fecundación de un gameto por otro se conoce como **singamia**, pero algunos fenómenos sexuales en los protozoos no presentan este proceso. Un ejemplo es la **autogamia**, en la que los núcleos gaméticos proceden de una meiosis y se unen para formar un cigoto dentro del mismo organismo que los produjo; otro ejemplo es la **conjugación**, en la que se produce un intercambio de núcleos gaméticos entre una pareja de organismos (conjugantes). La conjugación se describirá más adelante, al tratar de *Paramecium*.

Enquistamiento y exquistamiento

Separados como están del medio externo únicamente por su delicada membrana celular, parece sorprendente que los protozoos tengan tanto éxito en hábitat sujetos a condiciones muchas veces extremas. Esto está directamente relacionado con su capacidad para formar **quistes**: formas durmientes caracterizadas por la posesión de cubiertas externas resistentes y por una paralización o menos completa de la maquinaria metabólica. La formación de quistes es también importante para muchas formas parásitas, que deben sobrevivir en ambientes hostiles entre un hospedador y otro (Figura 11-13). Sin embargo, algunos parásitos no forman quistes, y aparentemente dependen de la transferencia directa entre hospedadores. Las fases reproductoras, como la fisión, la gemación y la singamia pueden tener lugar en el interior del quiste en ciertas especies. No se ha detectado enquistamiento en *Paramecium*, y es raro o no existe en las formas marinas.

Los quistes de ciertos protozoos del suelo y las aguas dulces tienen una resistencia sorprendente. Los del ciliado del suelo *Colpoda* pueden sobrevivir durante 12 días en aire líquido y durante 3 horas a 100 °C. Se ha demostrado la supervivencia de quistes de *Colpoda* en suelo seco hasta durante 38 años, y los de un pequeño flagelado (*Podo*) pueden resistir ¡hasta 49 años! Sin embargo, no todos los quistes tienen estas capacidades. Los de *Entamoeba histolytica* tolerarían la acidez gástrica, pero no la desecación, ni temperaturas superiores a los 50 °C o la luz del sol.

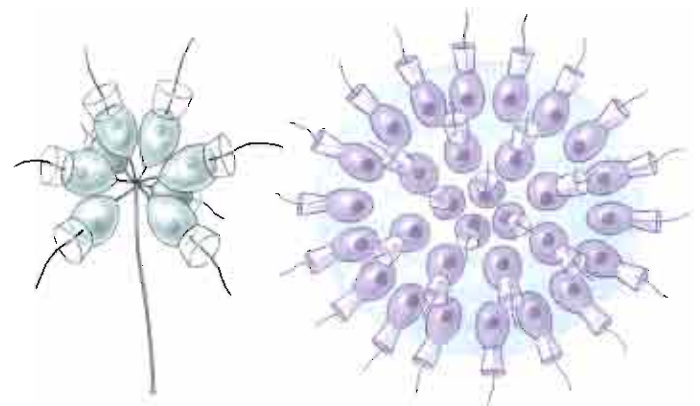
Las condiciones que estimulan el enquistamiento no se han comprendido por completo, aunque en algunos casos la formación de quistes es cíclica y se produce en determinadas etapas del ciclo vital. En la mayoría de las formas de vida libre, los cambios ambientales adversos favorecen el enquistamiento. Estas condiciones pueden ser una deficiencia de alimento, desecación, incremento de la presión osmótica ambiental, disminución de la concentración de oxígeno o cambios de temperatura o de pH.

Durante el enquistamiento, algunos orgánulos como los cilios y flagelos se reabsorben, mientras el aparato de Golgi segrega el material de la pared, que es transportado hacia la superficie mediante vesículas y liberado por extrusión.

Aunque el estímulo exacto para el exquistamiento (salida del quiste) por lo general se desconoce, en aquellos protozoos en los que el quiste es una forma de resistencia, la vuelta de las condiciones favorables inicia el exquistamiento. En las formas parásitas, el estímulo para el exquistamiento puede ser más específico y necesitar de condiciones semejantes a las que se darían en el hospedador.

PRINCIPALES GRUPOS DE PROTOZOOS

A la evolución de una célula eucarionte le siguió la diversificación en numerosos clados (Figura 11-1), alguno de los cuales contiene formas tanto unicelulares como pluricelulares. Los Opistocontos constituyen un clado caracterizado por crestas mitocondriales aplanadas y un flagelo posterior en las formas flageladas, cuando éstas existen. El clado contiene metazoos y hongos, así como microsporidios unicelulares y coanoflagelados. Los últimos dos grupos se consideran tradicionalmente como protozoos. Los microsporidios son parásitos intracelulares que no se tratarán aquí, pero sí estudiaremos los coanoflagelados (Figura 11-18) junto con las esponjas (filo Poríferos) en la página 277. Las formas unicelulares y pluricelulares también están presentes en el clado de las algas rojas, tradicionalmente considerado como el filo Rodofitas. Las Rodofitas se califican como un clado de plantas porque sus



Codonosiga

Proterospongia

Figura 11-18

Codonosiga es un coanoflagelado cuyas células se asemejan mucho a los coanocitos de las esponjas (filo Poríferos, Capítulo 12). Las pruebas actuales sugieren que los coanoflagelados y las esponjas están estrechamente relacionados.

miembros poseen plastos, no son heterótrofos y carecen de estados flagelados (el espermatozoide no es móvil) en el ciclo vital. Los clados que trataremos contienen miembros tradicionalmente considerados como protozoos, razón por la que incluiremos a las Viridiplantas, pero no a las Rodofitas.

Estramenopilos

Los miembros del clado Estramenopilos tienen crestas mitocondriales tubulares. Al igual que los opistocontos, poseen células flageladas, pero los estramenopilos son flagelados heterocontos (Gr. *hetero*, distinto + Gr. *kontos*, polo). En los heterocontos, el flagelo dirigido hacia delante es largo y velludo, mientras que el otro es corto, liso y «cuelga» tras la célula. El nombre estramenopilos (Gr. *stramen*, paja, + L. *pilē*, pelo) hace referencia a los pelos tripartitos y tubulares que cubren el flagelo. Este clado contiene algas pardas, algas amarillas y diatomeas, todas ellas formas semejantes a plantas que obtienen energía mediante plastos, pero también están presentes formas similares a animales. Los opalinidos, un grupo de parásitos animales que se tomaron por ciliados modificados, y algunos heliozoos (p. 272) se cuentan entre los organismos agrupados en los Estramenopilos.

Viridiplantas

El clado Viridiplantas contiene algas verdes unicelulares y pluricelulares, briofitas y plantas vasculares. Los cloroplastos presentan clorofilas *a* y *b*. Los zoólogos colocaron a la rama flagelada y semejante a las plantas de este linaje en la clase Fitomastigóforos. Sin embargo, otros biólogos reunían a las algas verdes, unicelulares y pluricelulares, en el filo Clorofitas.

Filo Clorofitas

Este grupo contiene algas unicelulares autótrofas, como *Chlamydomonas* (Figura 11-19) y formas coloniales como *Gonium* (Figura 11-19) y *Volvox* (Figura 11-20). *Volvox* se estudia frecuentemente en los cursos introductorios porque su modo de desarrollo es en cierto modo similar al desarrollo embrionario de algunos metazoos. La forma básica de *Volvox*, una esfera de células hueca, recuerda a la blástula de los metazoos, lo que ha sugerido a algunos autores que el primer metazoo fue un flagelado no fotosintético cuya organización corporal era semejante a la de *Volvox*.

Volvox (Figura 11-20) es una esfera verde y hueca, que puede alcanzar un diámetro de 0.5 a 1 mm. Es una colonia de muchos miles de zooides (hasta 50 000) embutidos en la superficie de una bola gelatinosa. Cada célula se parece mucho a un euglénido, con un núcleo, un par de flagelos, un gran cloroplasto y una mancha ocular roja, o **estigma**. Las células adyacentes están unidas unas a otras mediante bandas de citoplasma. En uno de los polos (generalmente hacia donde se mueve la colonia), los estigmas son ligeramente mayores. La acción coordinada de los flagelos hace que la colonia se mueva girando sobre sí misma.

En *Volvox* se produce una división de funciones hasta el extremo de que muchos de los zooides son células somáticas dedicadas a la nutrición y a la locomoción, mientras que unas pocas células germinales situadas en la mitad posterior son las encargadas de la reproducción. La reproducción puede ser sexual o asexual, y en ambos casos, solamente toman parte ciertos zooides de posición ecuatorial o posterior.

La polaridad original de los zooides en la colonia es tal que los flagelos están dirigidos hacia la cavidad interior del organismo en desarrollo. Para acabar con los flagelos dirigidos hacia fuera, de forma que sea posible la locomoción, la colonia completa debe desplegarse (como un dedo de guante) de dentro a fuera. Este proceso, llamado **inversión**, es *muy inusual*. De todos los restantes organismos vivos, solamente las esponjas (filo Poríferos) tienen un proceso de desarrollo comparable.

La **reproducción asexual** en *Volvox* tiene lugar mediante divisiones mitóticas repetidas de una de las células germinales hasta formar una esfera hueca de células, con los extremos flagelados de éstas hacia el interior. Entonces la esfera se revuelve sobre sí misma de dentro a fuera hasta formar una colonia hija semejante a la colonia parental. En el interior de la colonia madre se forman varias esferas hijas antes de que aquélla se rompa y éstas queden libres en el exterior.

En la **reproducción sexual**, alguno de los zooides se diferencian en **macrogametos** y **microgametos** (Figura 11-20). Los macrogametos (óvulos) son de mayor tamaño, pero menos numerosos, y están cargados con sustancias alimenticias para la nutrición de la joven colonia. Los microgametos, mediante divisiones repetidas, forman haces o esferas de pequeños espermatozoides flagelados, que, tras madurar, abandonan la colonia madre y nadan hasta encontrar un óvulo maduro. Tras la fecundación, el cigoto segrega una cubierta dura y espinosa a su alrededor. Cuando quedan libres por rotura de la colonia parental, los cigotos permanecen quiescentes durante el invierno. En el interior de su cápsula, el cigoto sufre repetidas divisiones, dando lugar a una pequeña colonia que eclosiona en primavera. Después pueden producirse varias generaciones asexuales durante el verano, antes de que tenga lugar de nuevo la reproducción sexual.

El orden al que pertenece *Volvox* (Volvocida) incluye a muchos flagelados dulciacuícolas, la mayoría de ellos verdes y con una pared de celulosa a través de la que sobresalen dos flagelos cortos. Muchas formas son coloniales (Figura 11-19, *Pandorina*, *Eudorina*, *Gonium*) en las que un único organismo contiene más de una célula, pero sin que existan tipos celulares independientes, somáticos y reproductores.

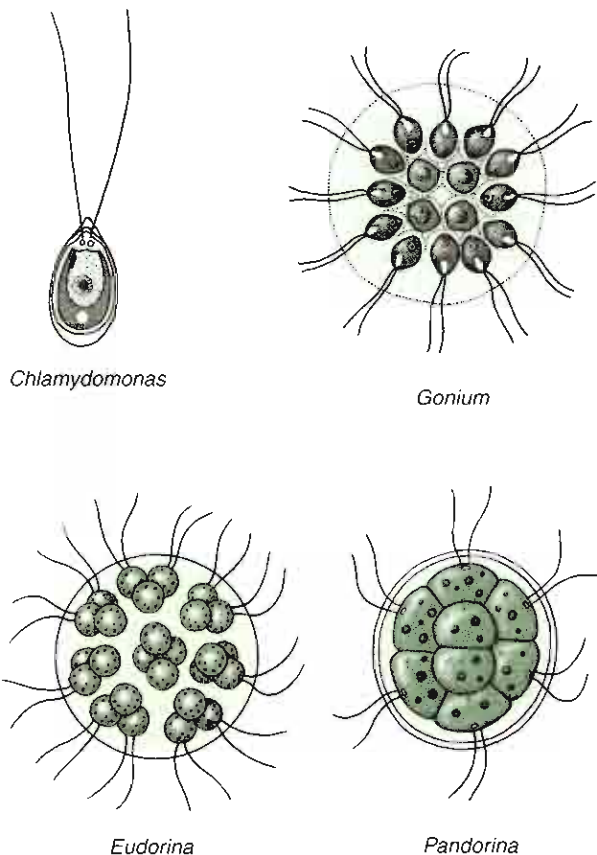


Figura 11-19

Ejemplos del filo Clorofíceas. Todos son fotoautótrofos.

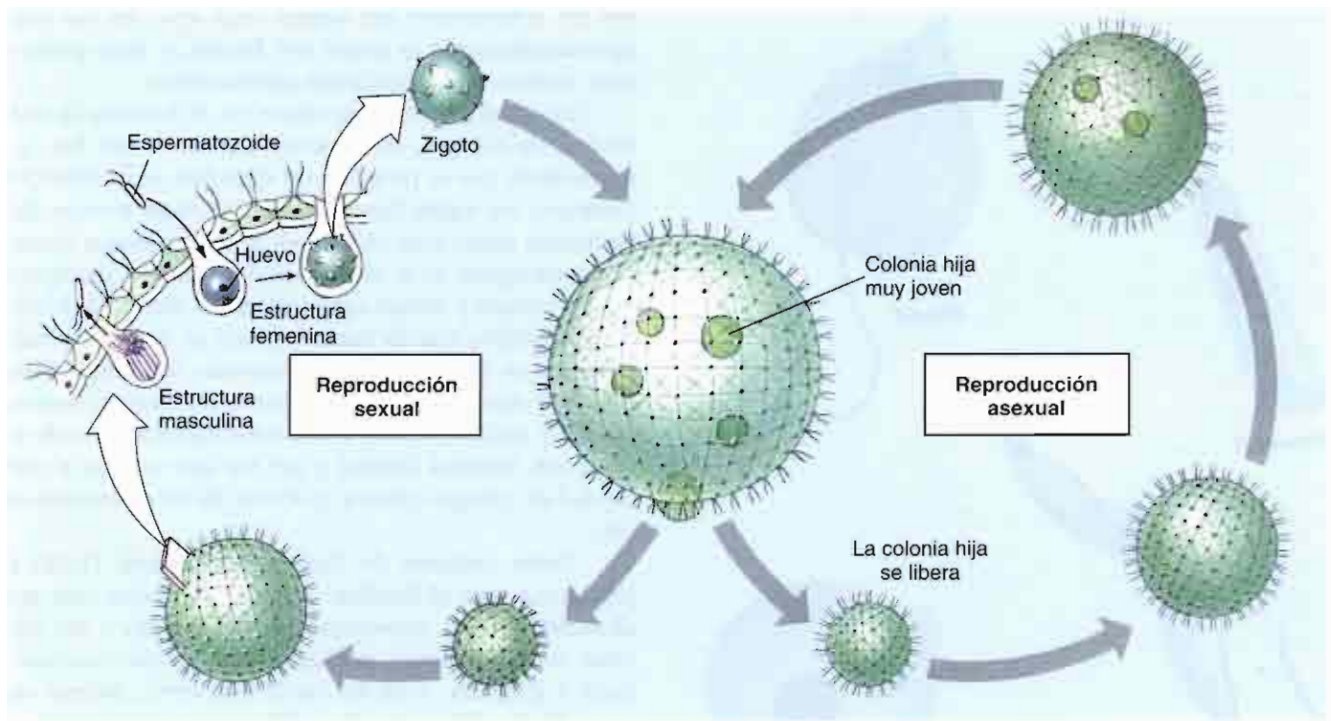


Figura 11-20

Ciclo vital de *Volvox*. La reproducción sexual tiene lugar en primavera y verano, cuando las células reproductoras especializadas, que son diploides, se dividen para formar colonias jóvenes que permanecen dentro de la colonia madre hasta que son suficientemente grandes para sobrevivir. La reproducción sexual tiene lugar fundamentalmente en otoño, cuando se desarrollan las células sexuales, haploides. Los huevos fecundados pueden enquistarse para pasar el invierno, desarrollándose hasta colonias maduras en primavera. En algunas especies las colonias tienen sexos separados; en otras, tanto óvulos como espermatozoides se producen en la misma colonia.

Filo Euglenozoos

Los euglenozoos (Figura 11-21) son generalmente considerados como un grupo monofilético, ya que comparten la persistencia de los nucléolos durante la mitosis y las crestas mitocondriales discoidales. Los miembros de este filo tienen una serie de microtúbulos longitudinales inmediatamente bajo la membrana celular, que la refuerzan para constituir una **película**. El filo está dividido en dos subfilos, los Euglénidos y los Cinetoplástidos. Los Cinetoplástidos reciben este nombre debido a la presencia de un orgánulo exclusivo, el cinetoplasto. Se trata de una mitocondria modificada, asociada con un cinetosoma, que lleva un gran disco de DNA. Los cinetoplástidos son todos parásitos, tanto de plantas como de animales.

Subfilo Euglénidos

Los euglénidos, anteriormente incluidos en los Fitomastigóforos, tienen cloroplastos con clorofila *b*. Estos cloroplastos están rodeados por una doble membrana y probablemente se han adquirido por endosimbiosis secundaria.

Euglena viridis (Figura 11-14) es un flagelado representativo que se estudia muchas veces en cursos de introducción a la zoología. Su hábitat natural son arroyos y charcas con considerable vegetación. Estos organismos son ahusados y de unos 60 μm de longitud, aunque algu-

nas especies de *Euglena* son menores y otras más grandes (*E. oxyuris* tiene 500 μm de largo). Inmediatamente bajo la membrana externa de *Euglena* se encuentran bandas proteicas y microtúbulos, que constituyen la película. En *Euglena* la película es lo suficientemente flexible como para permitir que se doble, aunque en otros euglénidos puede ser más rígida. Un flagelo se extiende desde la **citofaringe**, en forma de botella y situada en el extremo anterior, mientras que un segundo flagelo, mucho más corto, no llega a salir de ésta. En la base de cada flagelo se encuentra un **cinetosoma** o **cuerpo basal**, y una **vacuola contráctil** vierte a la citofaringe. Una mancha ocular roja, o estigma, parece funcionar en la orientación hacia la luz. En el interior del citoplasma se encuentran cloroplastos ovales que contienen clorofila y confieren al organismo su color verdoso. Los **cuerpos de paramilo** son masas, de distintas formas, de un material de reserva parecido al almidón.

La nutrición de *Euglena* es generalmente autótrofa (holofítica), pero si se mantiene al organismo en la oscuridad, hace uso de la alimentación saprozoica, absorbiendo nutrientes a través de su superficie corporal. Se pueden conseguir mutantes de *Euglena* que han perdido permanentemente su capacidad fotosintética. Aunque *Euglena* no ingiere alimento sólido, algunos euglénidos son fagotróficos. *Peranema* tiene un citostoma que se abre a lo largo de la citofaringe.

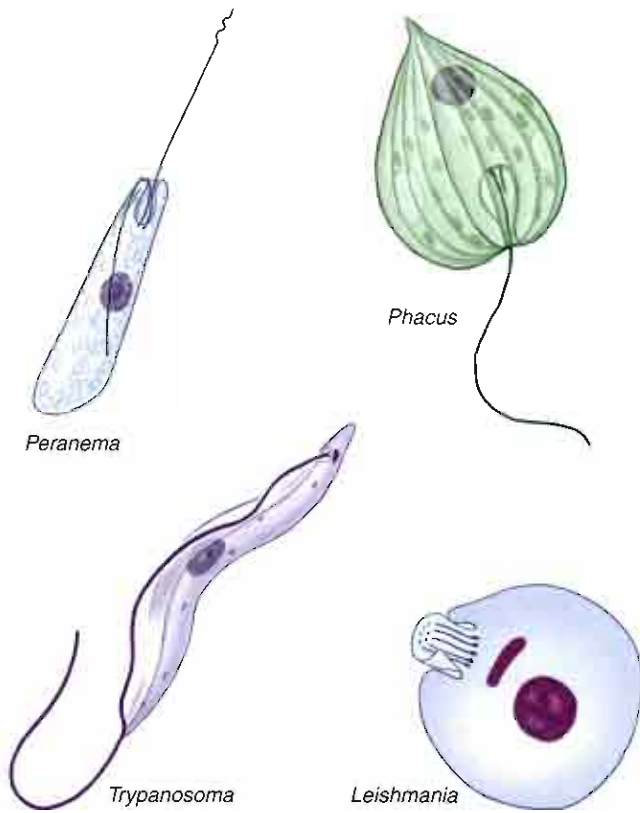


Figura 11-21

Ejemplos del filo Euglenozoos. *Peranema* es incoloro, de vida libre y fagótrofo, y *Phacus* es verde, de vida libre y fotoautótrofo. *Trypanosoma* y *Leishmania* son parásitos, y algunas especies son causa de graves enfermedades del hombre y de los animales domésticos. *Leishmania* se muestra en su forma intracelular, sin flagelo externo.

Euglena se reproduce por fisión binaria y puede enquistarse para sobrevivir ante condiciones ambientales adversas.

Subfilo Cinetoplástidos

Algunos de los protozoos parásitos más importantes son cinetoplástidos. Muchos de ellos pertenecen al género *Trypanosoma* (Gr. *trypanon*, barreno, taladro, + *soma*, cuerpo) (Figura 11-21) y viven en la sangre de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Algunos no son patógenos, pero otros producen enfermedades graves en el hombre y los animales domésticos. *Trypanosoma brucei gambiense* y *T. brucei rhodesiense* provocan la enfermedad del sueño en el hombre, mientras que *T. brucei brucei* causa una dolencia análoga en los animales domésticos. Todos ellos están transmitidos por la mosca tse-tse (*Glossina* spp.). *Trypanosoma brucei rhodesiense*, el más virulento de los tripanosomas de la enfermedad del sueño, y *T. b. brucei* tienen reservorios naturales (el antílope y otros mamíferos salvajes) a los que, aparentemente, no afecta el parásito. Se diagnostican unos 10 000 nuevos ca-

sos de enfermedad del sueño cada año, de los cuales aproximadamente la mitad son fatales, y gran parte del resto sufren daños cerebrales permanentes.

Trypanosoma cruzi produce en el hombre la enfermedad de Chagas, en América Central y del Sur, y es transmitido por la picadura de chinches reduídas (*Triatominae*), en inglés llamadas «kissing bugs» porque habitualmente pican a su víctima en la cara mientras duerme. La forma aguda de la enfermedad de Chagas es especialmente común y severa entre los niños menores de cinco años, mientras que la forma crónica se encuentra más a menudo en los adultos. Los síntomas son fundamentalmente el resultado de disfunciones del sistema nervioso central y periférico. Hay entre dos y tres millones de personas en América Central y del Sur que sufren la enfermedad de Chagas crónica, y 45 000 de ellas mueren cada año.

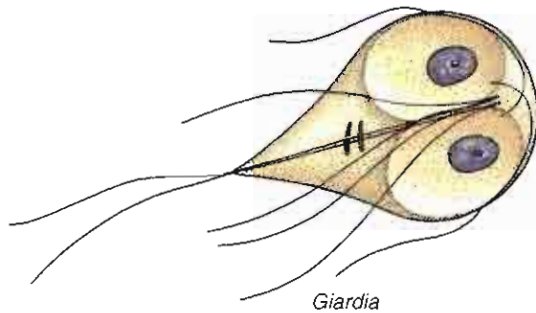
Varias especies de *Leishmania* (Figura 11-21) son patógenas para el hombre. Algunas producen una grave afección visceral, especialmente del hígado y del bazo, otras causan lesiones desfiguradoras en las mucosas de nariz y garganta, y en los casos más leves, úlceras cutáneas. Todas ellas son transmitidas por moscas de la arena. La leishmaniasis visceral y la leishmaniasis cutánea son comunes en ciertas regiones de África y Asia, mientras que la forma mucocutánea se encuentra en América Central y del Sur.

Filo Retortamonádidos y Diplomonádidos

Este filo se ha dividido en dos clados, Retortamonádidos y Diplomonádidos. Los Retortamonádidos comprenden parásitos y comensales unicelulares, como *Chilomastix* y *Retortamonas*. Carecen de mitocondrias y aparato de Golgi, por lo que los biólogos se preguntan si no se separaron del principal linaje de los eucariontes antes de la simbiosis mitocondrial. Los Diplomonádidos, que una vez fueron un subgrupo de los Retortamonádidos, también carecen de mitocondrias, y se ha supuesto que constituyen una rama que divergió muy pronto del linaje eucarionte. Sin embargo, recientes investigaciones han demostrado que los genes mitocondriales están presentes en el núcleo celular*, lo que hace muy plausible que la falta de mitocondrias se deba a una pérdida secundaria y no constituya un rasgo primario.

Giardia, un diplomonádido, es un parásito bien conocido (Figura 11-22). Algunas especies se encuentran en el tracto digestivo de la especie humana, pero otras aparecen en aves y anfibios. A menudo no se presentan síntomas, pero puede producir una diarrea intensa, aunque no fatal. Los quistes salen con las heces, y son ingeridos por los nuevos hospedadores, a menudo a través de aguas contaminadas.

* Roger, A. J. 1999. Amer. Nat. 154 (suplemento):S146-S163.

**Figura 11-22**

Giardia lamblia produce a menudo diarrea en la especie humana.

Giardia lamblia se transmite generalmente a través de depósitos contaminados por aguas residuales. La misma especie, sin embargo, vive en una gran cantidad de mamíferos aparte del hombre. Los castores son una importante fuente de infección en las montañas del oeste de los Estados Unidos. Cuando uno ha recorrido muchos kilómetros en un día caluroso, puede ser muy tentador llenar la cantimplora en un estanque de aguas claras, que ha quedado embalsada por un dique de castores. Así se han producido muchos casos de infección. En España la lamblisis (o giardiasis) es endémica en Galicia.

Alveolados

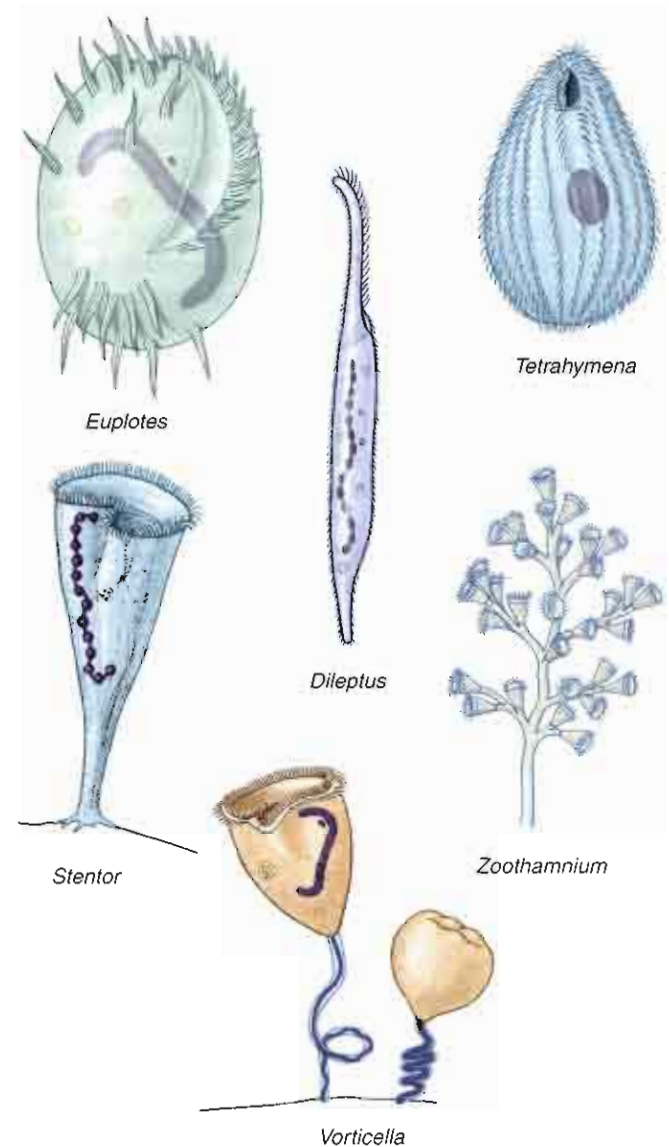
El clado Alveolados, a veces considerado como un superfilo, contiene tres filos tradicionales relacionados por compartir la presencia de **alvéolos**, sacos rodeados de membrana situados bajo la membrana celular. En los Cilióforos (Figura 11-23), los alvéolos producen películas; en los Dinoflagelados, un grupo de flagelados acorazados (Figura 11-29), los alvéolos dan lugar a placas de la teca, y en los apicomplejos, que comprenden a las especies parásitas intracelulares llamadas previamente esporozoos (Figura 11-30), los alvéolos tienen funciones estructurales.

Filo Cilióforos

Los ciliados (Figura 11-23) se denominan así porque su superficie está cubierta por cilios que baten de forma coordinada y rítmica. La disposición de los cilios varía dentro del filo, e incluso algunos carecen de cilios en estado adulto, aunque sí los tienen en otras etapas del ciclo vital. En general, los ciliados son de mayor tamaño que el resto de los protozoos, con un tamaño que varía entre 10 μm y 3 mm de longitud. La mayoría de los ciliados son de vida libre, en hábitat marinos o dulciacuícolas, pero también existen formas comensales y parásitas. Generalmente son solitarios y móviles, pero algunos son sésiles y otros coloniales. Los ciliados son los protozoos

estructuralmente más complejos, con una amplia variedad de especializaciones.

La película de los ciliados puede consistir solamente en la membrana celular o, en algunas especies, constituir una armadura gruesa. Los cilios son cortos, y generalmente dispuestos en hileras longitudinales o diagonales. Pueden cubrir toda la superficie del organismo o estar restringidos a la región oral o a ciertas bandas. En algunas formas, los cilios están fusionados en hojas o láminas llamadas **membranas ondulantes**, o en **membranelas**, de menor tamaño, ambas utilizadas para introducir alimento en la **citofaringe**. En otras formas, pueden existir

**Figura 11-23**

Algunos ciliados representativos. *Euplotes* tiene cirros erguidos que utiliza para desplazarse. Las fibrillas contráctiles del ectoplasma de *Stentor* y el pedúnculo de *Vorticella* permiten una extensión y una contracción muy grandes. Nótese el macronúcleo, largo y curvado, de *Euplotes* y *Vorticella*, y el arrosariado de *Stentor*.

cilios fusionados formando penachos erectos denominados **cirros**, que se emplean para la locomoción en el caso de protozoos reptantes (Figura 11-23).

Un sistema de fibras, aparentemente estructural, además de los cinetosomas, constituye la **infraciliación**, inmediatamente bajo la película (Figura 11-24). Cada cilio finaliza bajo la película en su cinetosoma, de cada uno de los cuales surge una fibrilla que pasa a lo largo y por debajo de las filas de cilios, reuniéndose con otras fibrillas de la misma fila. Los cilios, cinetosomas y otras fibrillas de cada fila constituyen una **cinetia** (Figura 11-24). Parece que todos los ciliados tienen un sistema de cinetias, incluso aquellos que carecen de cilios en alguna fase de su ciclo vital. Aparentemente, parece que la infraciliatura no sirve para coordinar el batido ciliar, como se pensó en un principio. La coordinación del movimiento ciliar probablemente se produce por ondas de despolarización de la membrana celular, que se desplazan hacia atrás, de forma similar a como lo hace un impulso nervioso.

Los ciliados son siempre multinucleados, con al menos un **macronúcleo** y un **micronúcleo**, aunque puede haber muchos de cada tipo. Aparentemente, el macronúcleo es responsable de las funciones metabólicas y del desarrollo, y de mantener los caracteres visibles, como el aparato pelicular. La forma del macronúcleo varía entre las distintas especies (Figuras 11-15 y 11-23). El micronúcleo participa en la reproducción sexual y da lugar a un macronúcleo tras el intercambio de material micronuclear entre individuos. Los micronúcleos se dividen mitóticamente, mientras que los macronúcleos lo hacen amitóticamente (p. 254).

Algunos ciliados tienen unos curiosos cuerpos diminutos en su ectoplasma, entre las bases de los cilios. Un ejemplo son los **tricocistos** (Figuras 11-15 y 11-24) y los **toxicistos**. Bajo estimulación mecánica o química, estos corpúsculos lanzan, como en un disparo, una estructura larga y filamentososa. El mecanismo de expulsión no se conoce. La función de los tricocistos se supone que es de-

fensiva, aunque no está muy claro. Cuando un paramecio es atacado por un *Didinium*, lanza sus tricocistos, aunque con poco éxito. Los toxicistos, sin embargo, expulsan un veneno que paraliza las presas de los ciliados carnívoros. Estructuralmente, son completamente distintos de los tricocistos. Muchos dinoflagelados tienen tricocistos.

La mayoría de los ciliados son holozoicos. Casi todos ellos poseen un citostoma (boca) que en algunas formas es una simple abertura, y en otras está conectada a una «garganta» o surco ciliado. En algunos, la boca está reforzada por salientes rígidos en forma de bastón, los triquitos, que sirven para ingerir presas muy grandes; en otros, como los paramecios, las corrientes de agua provocadas por los cilios llevan partículas de alimento de tipo microscópico hacia la boca. *Didinium* tiene una prolongación a modo de trompa para atrapar a los paramecios de los que se alimenta (Figura 11-2). Los suctores paralizan a sus presas y digieren sus contenidos a través de tentáculos tubulares, mediante un mecanismo de alimentación complejo que parece combinar la fagocitosis con la acción de microtúbulos deslizantes en los tentáculos (Figura 11-2).

Suctores Los suctores son ciliados en los que los jóvenes presentan cilios y son libres y nadadores, mientras que los adultos desarrollan un pedúnculo de fijación, se hacen sésiles y pierden sus cilios. No tienen citostoma, pero se alimentan mediante tentáculos largos, finos y tubulares. Los suctores capturan presas vivas, generalmente ciliados, mediante el extremo de uno de sus tentáculos y las paralizan. El citoplasma de la presa fluye entonces por el tentáculo captor, mediante un complejo mecanismo alimentario que parece combinar la fagocitosis con la acción deslizante de los microtúbulos en los tentáculos (Figura 11-2). Al final se forman vacuolas digestivas en el suctor.

Uno de los mejores lugares para encontrar suctores dulciacuícolas son las algas que crecen sobre el capara-

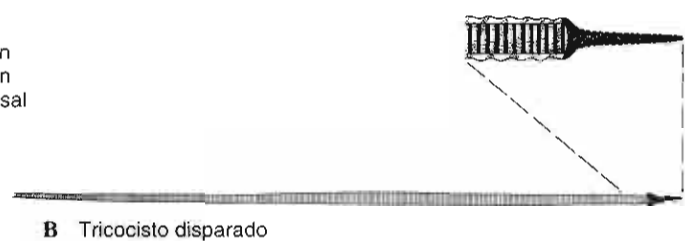
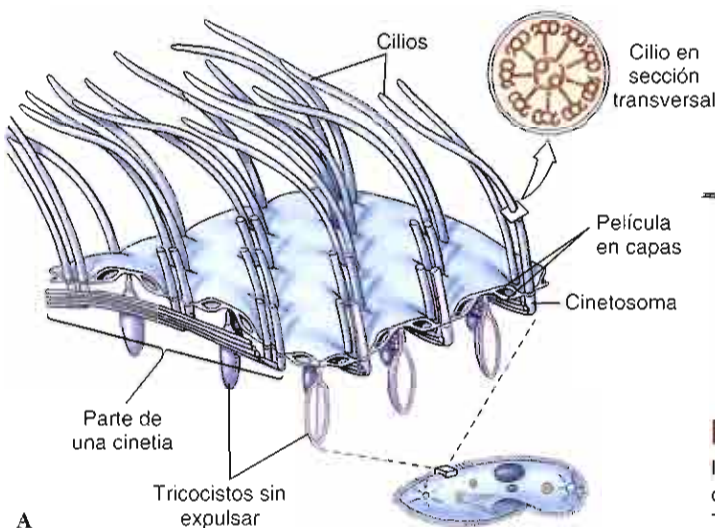


Figura 11-24

Infraciliación y estructuras asociadas en los ciliados. A, Estructura de la película y su relación con el sistema de infraciliación. B, Tricocisto disparado.

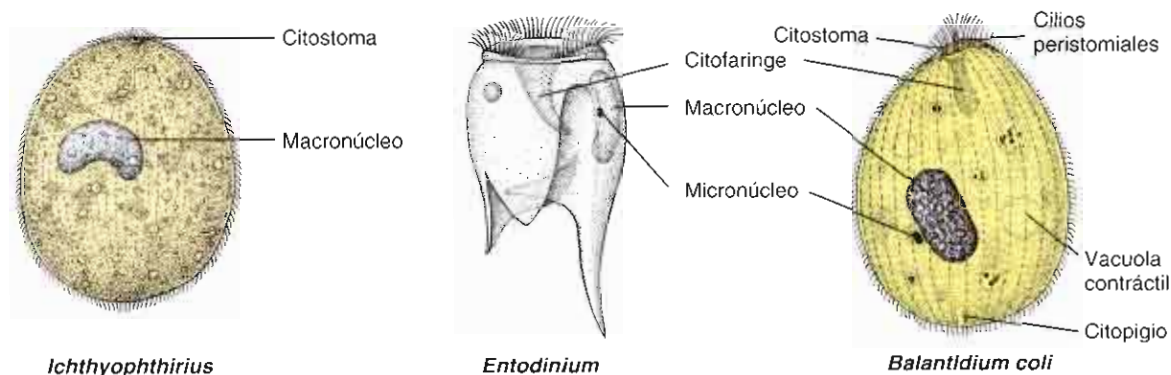


Figura 11-25

Algunos ciliados simbios. *Balantidium coli* es un parásito del hombre y otros mamíferos. *Ichthyophthirius* produce una enfermedad muy común en peces de agua dulce, tanto salvajes como de acuario. *Entodinium* se encuentra en el rumen del ganado ovino y bovino.

zón de los galápagos. Géneros comunes sobre tortugas son *Anarma* (sin pedúnculo ni teca) y *Squalorophrya* (con pedúnculo y teca). Otros representantes dulciacuícolas son *Podophrya* (Figura 11-2) y *Dendrosoma*. *Acinetopsis* y *Ephelota* son formas de agua salada.

Entre los succionadores parásitos hay que incluir *Trichophrya*, cuyas especies se encuentran en diversos invertebrados y peces de agua dulce; *Allantosoma*, que se presenta en el intestino de ciertos mamíferos; y *Sphaerophrya*, que vive sobre *Stentor*.

Ciliados simbios Muchos ciliados simbios viven como comensales, pero algunos pueden ser peligrosos para sus hospedadores. *Balantidium coli* vive en el intestino grueso del hombre, cerdos, ratas y muchos otros mamíferos (Figura 11-25). Parece haber cepas específicas para cada hospedador; de forma que el parásito no se transmite con facilidad de una especie a otra. La transmisión se produce por contaminación fecal del alimento o del agua. Generalmente los organismos no son patógenos, pero en el hombre invaden a veces el epitelio intestinal, produciendo una disentería similar a la causada por *Entamoeba histolytica* (p. 270). La enfermedad puede ser grave e incluso fatal. Las infecciones son comunes en ciertas regiones de Europa, Asia y África, pero son raras en los Estados Unidos.

Otras especies de ciliados viven en otros hospedadores. *Entodinium* (Figura 11-25) pertenece a un grupo de estructura muy compleja, que vive en el tracto digestivo de los rumiantes, donde puede ser muy abundante. *Nyctotherus* habita en el colon de sapos y ranas. En peces dulciacuícolas, tanto salvajes como de acuario, *Ichthyophthirius* produce una enfermedad conocida por muchos acuariófilos como «ick»*. Si no se trata, puede producir la pérdida de costosos ejemplares exóticos.

Ciliados de vida libre Entre los ciliados más llamativos y conocidos hay que citar a *Stentor* (Gr., heraldo de voz potente), con aspecto de trompeta y solitario, con un macronúcleo de forma arrosariada (Figura 11-23); *Vorticella* (L. dim. de *vortex*, remolino), con aspecto de campana y unido al sustrato por un pedúnculo contráctil (Figura 11-23); *Euplotes* (Gr., *eu*, verdadero, + *ploter*, nadador) y *Stylonychia*, con cuerpo aplastado y grupos de cilios fusionados (cirros) que funcionan como patas. Los paramecios son abundantes en estanques y corrientes lentas con plantas acuáticas y materia orgánica en descomposición. Trataremos *Paramecium* con más detalle, como un ciliado de vida libre representativo.

Forma y función de Paramecium El paramecio se describe a menudo como con aspecto de zapatilla. *Paramecium caudatum* tiene una longitud de 150 a 300 µm y es algo redondeado por su extremo anterior, mientras que la posterior es más aguzada (Figura 11-15). El organismo tiene un aspecto asimétrico debido a que el **surco oral** marca una depresión que se dirige oblicuamente hacia atrás por su lado ventral.

La **película** es una membrana clara y elástica, que puede estar ornamentada por surcos o salientes en forma de papilas (Figura 11-24), y toda su superficie está cubierta de cilios dispuestos en hileras longitudinales. Directamente bajo la película se encuentra una porción de **ectoplasma** claro, que rodea a una gran masa de **endoplasma** granular. Embebidos en el ectoplasma e inmediatamente bajo la superficie se encuentran los **tricocistos** (Figura 11-24), que alternan con las bases de los cilios. La infraciliación puede verse únicamente con la ayuda de métodos de fijación y tinción especiales.

En el extremo del surco oral, el **citostoma** conduce hacia una **citofaringe** o «garganta», de forma tubular. En el recorrido de ésta, una serie de cilios modificados forma una membrana ondulante que determina el movimiento del alimento hacia la boca. El material fecal se descarga mediante un **citoprocto** situado posteriormen-

* N. del T. La palabra «ick» es una típica voz del inglés de Norteamérica y procede de «ich», apócope de «ichthyologist» (ictiólogo = experto en peces) y, por extensión, «ichthyophthiriasis», enfermedad causada por las «ladillas de los peces».

te respecto al surco oral (Figura 11-15). Dentro del endoplasma hay vacuolas digestivas que contienen el alimento, en varios estados de digestión. Existen dos **vacuolas pulsátiles**, cada una de las cuales consiste en un espacio central rodeado de varios **canales radiales** (Figura 11-15), que recogen líquido y lo vierten hacia el interior de la parte central de la vacuola. La excreción y la osmorregulación se han descrito en la página 253.

Paramecium caudatum tiene dos núcleos: un gran **macronúcleo** arriñonado y un **micronúcleo** más pequeño, situado en una depresión del primero. Estos núcleos pueden verse, por lo general, solamente en ejemplares teñidos. El número de micronúcleos varía en las diferentes especies. *P. multimicronucleatum* puede tener hasta siete.

Los paramecios son holozoicos, se alimentan de bacterias, algas y otros pequeños organismos. Los cilios del surco oral acarrean partículas junto con agua hacia el citostoma, desde el que la membrana ondulante las transporta hasta la citofaringe. A partir de ésta, el alimento se recoge en vacuolas digestivas localizadas en el endoplasma. Las vacuolas digestivas circulan a través del endoplasma según una ruta definida (ciclosis), mientras el alimento es digerido por las enzimas del endoplasma. Las partes no digeridas son expulsadas al exterior por el citoprocto.

El cuerpo del paramecio es elástico, lo que permite a estos organismos doblarse y deslizarse a través de intersticios estrechos. Sus cilios pueden batir tanto hacia delante como hacia atrás, de forma que el protozoo puede nadar en cualquier dirección. Los cilios baten oblicuamente, lo que provoca un giro del organismo a lo largo de su eje longitudinal. En el surco oral, los cilios son más largos y baten más vigorosamente que el resto, por lo que el extremo anterior del cuerpo se dobla en sentido aboral. Como resultado de todos estos factores, *Paramecium* progresa hacia delante con un patrón helicoidal (Figura 11-26A).

Cuando un ciliado, como un paramecio, entra en contacto con una barrera o un estímulo químico molesto, invierte el batido de sus cilios y retrocede un poco, para después doblar el extremo anterior a la vez que pivota sobre el posterior. Esto se llama **reacción de huida** (Figura 11-26B). Puede continuar cambiando de dirección para mantenerse alejado del estímulo nocivo, y puede reaccionar de forma similar para mantenerse cerca de otro estímulo, esta vez atractivo. El paramecio puede también cambiar su velocidad de natación. ¿Cómo «sabe» el paramecio cuándo cambiar de dirección o alterar su velocidad? Curiosamente, las reacciones del organismo dependen de los efectos del estímulo sobre la diferencia de potencial eléctrico a través de su membrana. Los paramecios se hiperpolarizan ligeramente frente a sustancias o estímulos atractivos, y se despolarizan frente a los repelentes, que provocan la reacción de huida. La hiperpolarización incrementa la frecuencia de batido hacia delante, mientras que la despolarización produce la inversión del batido ciliar y la natación hacia atrás.

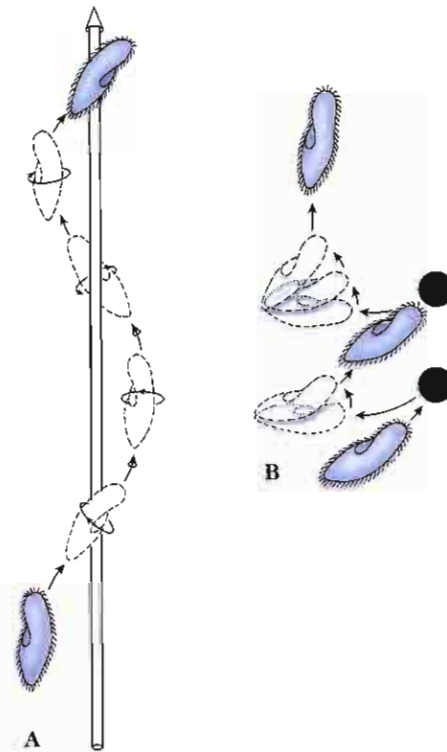


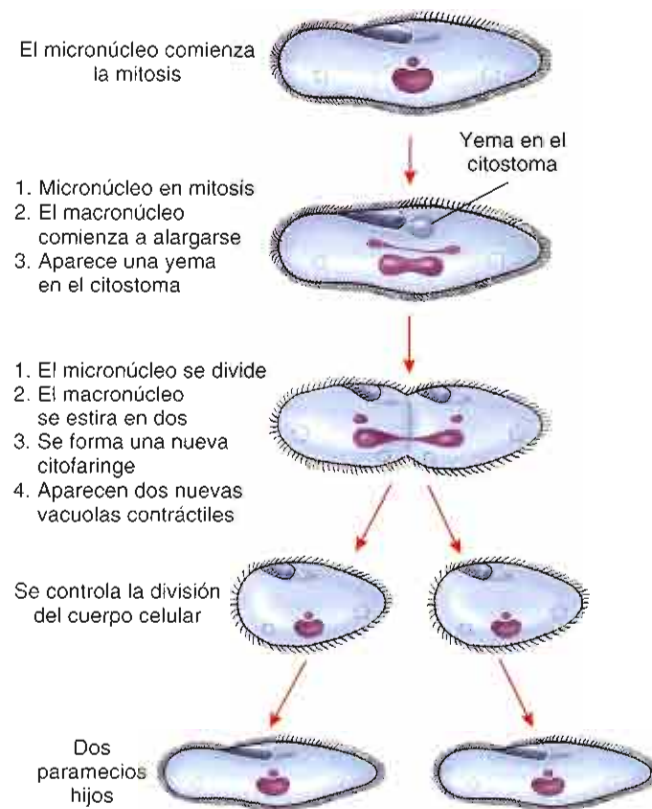
Figura 11-26

A, Patrón de natación espiral de *Paramecium*. B, Reacción de huida de *Paramecium*.

Las repuestas locomotoras, por las cuales un organismo se orienta más o menos continuamente con respecto a un estímulo, se llaman taxias o tactismos. El movimiento hacia el estímulo es una taxia positiva; si el movimiento es de separación, el tactismo es negativo. Ejemplos de ello son la termotaxis, respuestas al calor; las fototaxis, respuestas a la luz; las tigmotaxis, respuestas al contacto; las quimiotaxis, respuestas a las sustancias químicas; las reotaxis, respuestas a las corrientes de aire o de agua; las galvanotaxis, respuestas a la corriente eléctrica; y las geotaxis, respuestas a la fuerza de la gravedad. Algunos estímulos no producen una respuesta orientada, sino simplemente un cambio de movimiento: más velocidad, giros al azar más frecuentes, o retardo y cese del movimiento. Tales respuestas se conocen como cinesias. La reacción de huida del paramecio ¿es una taxia o una cinesia?

Reproducción en *Paramecium* Los paramecios se reproducen solamente por fisión binaria transversal respecto a las cinetias (filas de cilios), pero existen ciertas formas de fenómenos sexuales denominados conjugación y autogamia.

En la **fisión binaria**, el micronúcleo se divide mitóticamente en dos micronúcleos hijos, que se desplazan hasta extremos opuestos de la célula (Figura 11-27). El macronúcleo se alarga y se divide amitóticamente.

**Figura 11-27**

Fisión binaria de un ciliífero (*Paramecium*). La división se produce a través de filas de cilios.

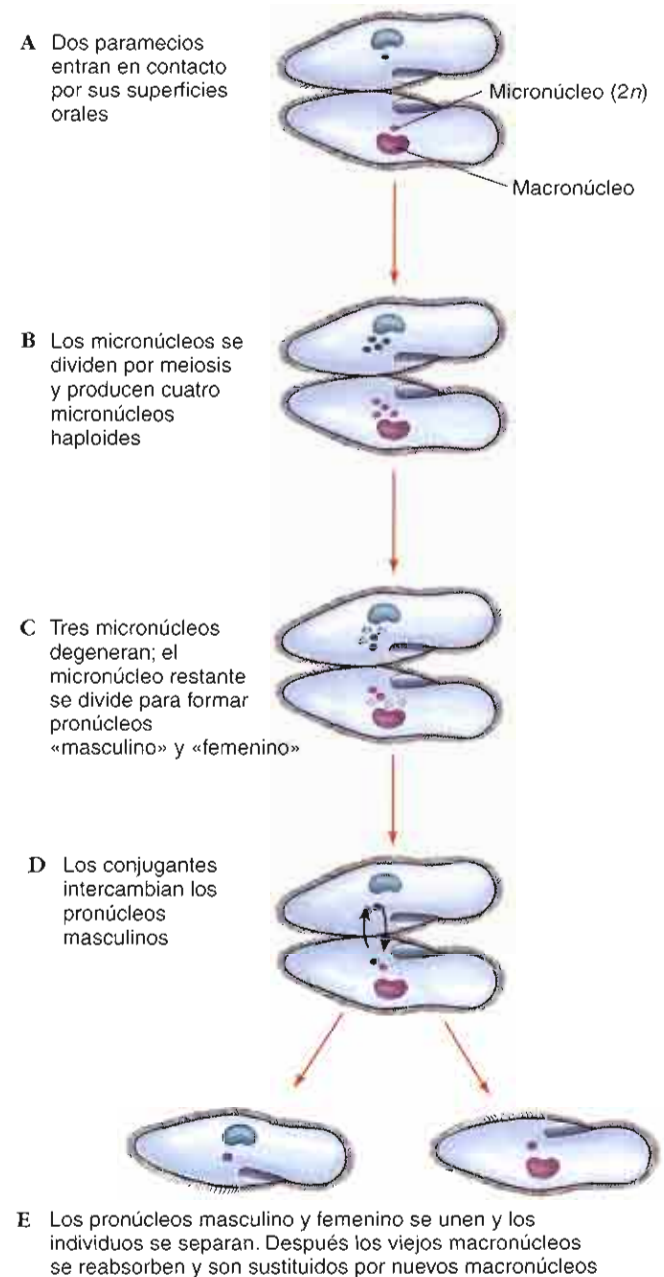
La **conjugación** tiene lugar periódicamente en los ciliados. Es la unión temporal de dos individuos que intercambian material cromosómico (Figura 11-28). Durante la unión, sus macronúcleos se desintegran y los micronúcleos de cada individuo sufren una meiosis, dando lugar a cuatro micronúcleos haploides, tres de los cuales degeneran (Figura 11-28A-C). El micronúcleo restante se divide entonces en dos pronúcleos haploides, uno de los cuales se intercambia con el otro conjugante. Los pronúcleos se fusionan para restablecer el número diploide de cromosomas, lo que va seguido de varios sucesos nucleares adicionales, detallados en la Figura 11-28. Tras este complicado proceso, los individuos pueden continuar reproduciéndose por fisión binaria sin necesidad de conjugación.

El resultado de la conjugación es similar a la formación del cigoto, puesto que cada exconjugante contiene material hereditario procedente de dos individuos. La ventaja de la reproducción sexual es que permite la recombinación génica, aumentando así la variabilidad genética de la población. Si bien los ciliados en cultivos clónicos pueden reproducirse indefinidamente sin conjugación, parece que la estirpe llega eventualmente a perder vigor. La conjugación puede restablecer la vitalidad de la estirpe. Los cambios estacionales, o el deterioro de las condiciones ambientales estimulan generalmente la reproducción sexual.

La **autogamia** es un proceso de autofecundación, semejante a la conjugación salvo que no existe intercambio de núcleos. Después de la desintegración del macronúcleo y las divisiones meióticas del micronúcleo, se originan dos pronúcleos haploides, que se unen para formar un sincarion homocigótico (Capítulo 5, p. 92).

Filo Dinoflagelados

Los dinoflagelados son otro grupo que anteriormente se incluyó en los Fitomastigóforos, y alrededor de la mitad son fotoautótrofos, con cromatóforos que llevan clorofila.

**Figura 11-28**

Esquema de la conjugación en *Paramecium*.

El resto son incoloros y heterótrofos. Se cree que los dinoflagelados ancestrales eran heterótrofos y que algunos adquirieron cloroplastos por endosimbiosis a partir de diversas algas. Ecológicamente, algunas especies se encuentran entre los productores primarios más importantes de los ecosistemas marinos. Normalmente tienen dos flagelos, uno ecuatorial y otro longitudinal, cada uno de ellos alojado al menos parcialmente en surcos del cuerpo (Figura 11-29). Éste puede estar desnudo o cubierto por placas de celulosa o valvas. Muchas especies pueden ingerir sus presas a través de una región bucal situada entre las placas de la parte posterior del cuerpo. *Ceratium* (Figura 11-29) por ejemplo, tiene una gruesa cubierta con largas espinas por las que se extiende el cuerpo, pero puede capturar alimento con pseudópodos posteriores e ingerirlo entre las placas flexibles del surco posterior. *Noctiluca* (Figura 11-29), un dinoflagelado incoloro, es un depredador voraz con un tentáculo largo y móvil, cerca de cuya base emerge su único y corto flagelo. *Noctiluca* es uno de los muchos organismos marinos que produce luz (bioluminiscencia).

Varios grupos de fitoflagelados son productores primarios del plancton (p. 945), tanto marino como dulceacuático; sin embargo, los dinoflagelados son los más importantes, particularmente en el mar. Hay unos dinoflagelados, denominados zooxantelas, que viven en asociación mutualista en los tejidos de ciertos invertebrados, como otros protozoos, anémonas de mar, corales córneos y pétreos y moluscos bivalvos. La asociación con corales córneos tiene importancia ecológica y económica, ya que solamente los corales con zooxantelas pueden formar arrecifes coralinos (Capítulo 13).

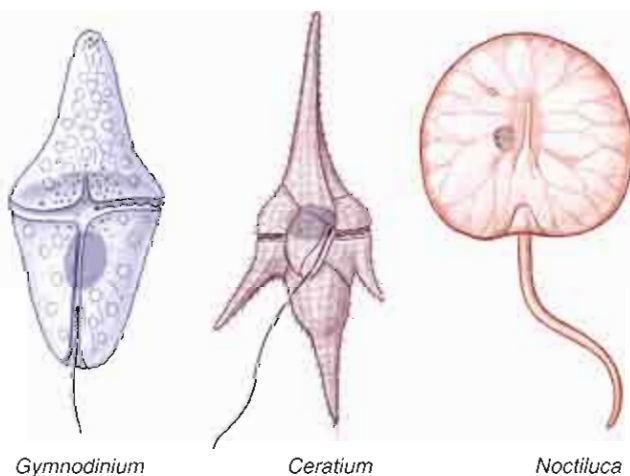


Figura 11-29

Ejemplos del filo Dinoflagelados. *Gymnodinium* no tiene placas de celulosa. Algunos miembros de su familia son autótrofos, y otros fagótrofos. *Ceratium* presenta placas y es a la vez autótrofo y fagótrofo. *Noctiluca* es totalmente fagótrofo, puede ser muy largo (más de 1 mm de ancho) y tiene un largo tentáculo relacionado con la alimentación.

Los dinoflagelados pueden producir daños a otros organismos, como cuando constituyen una «marea roja». Aunque este nombre se aplicó originalmente a situaciones en las que los organismos se reproducían con tal profusión que el agua tomaba color rojo, actualmente se llama marea roja a cualquier caso de proliferación que produzca niveles detectables de sustancias tóxicas. El agua puede estar roja, marrón, amarilla o sin ningún color en absoluto. Las sustancias tóxicas no son, en apariencia, dañinas para el organismo que las produce, pero son extremadamente venenosas para los peces y otros organismos marinos. Hay varios tipos distintos de dinoflagelados y una especie de cianofíceas responsables de mareas rojas. Este fenómeno ha producido considerables pérdidas económicas para la industria pesquera, especialmente la marisquera. Existe otro flagelado que produce una toxina que se concentra en la cadena trófica, especialmente en grandes peces de los arrecifes coralinos. La enfermedad que provoca en el hombre tras la ingestión de estos peces se conoce como ciguatera.

Pfiesteria piscicida es una de las especies relacionadas de dinoflagelados que puede afectar a los peces en aguas salobres a lo largo de la costa atlántica de los Estados Unidos al sur de Carolina del Norte. La mayor parte del tiempo, *Pfiesteria* se alimenta de algas y bacterias, pero alguna sustancia de los productos de excreción de grandes bancos de peces hace que libere una poderosa toxina de corta duración. La toxina puede atontar o matar a los peces, produciendo a menudo lesiones cutáneas. *Pfiesteria* presenta formas ameboides y flageladas entre sus más de 20 morfotipos; algunas formas se alimentan de los tejidos y de la sangre de los peces. Aunque no tiene cloroplastos, puede secuestrarlos de las algas que le sirven de presa y obtiene energía de ellos a corto plazo. Este fascinante grupo de especies no se descubrió hasta 1988.

Filo Apicomplejos

Todos los apicomplejos son endoparásitos, con hospedadores en muchos filos animales distintos. La presencia de una cierta combinación de orgánulos, el **complejo apical**, distingue a este subfilo (Figura 11-30A). El complejo apical está presente solamente en determinados estados del desarrollo de estos organismos; por ejemplo, **merozoítos** y **esporozoítos** (Figura 11-31). Alguna de sus estructuras, principalmente **roptrias** y **micronemas**, contribuyen aparentemente a la penetración en las células o tejidos del hospedador.

Los orgánulos locomotores son menos patentes en este grupo que en otros protozoos. En algunas etapas intracelulares aparecen pseudópodos, y los gametos de ciertas especies son flagelados. Delgadas fibrillas contráct-

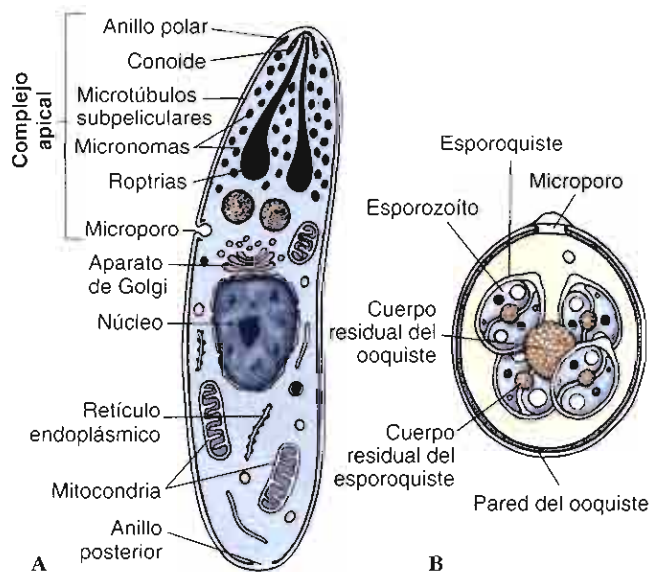


Figura 11-30

A, Esquema de un esporozoito o merozoito de un apicomplejo a microscopía electrónica, que muestra el complejo apical. El anillo polar, el conoide, los micronemas, las roptrias, los microtúbulos subpelliculares y el microporo (citostoma) se consideran como componentes del complejo apical. **B**, Ooquiste infectivo de *Eimeria*. El ooquiste es la forma de resistencia y ha sufrido división múltiple tras la formación del cigoto (esporogonia).

tiles pueden formar ondas de contracción a través de la superficie, para impulsar al organismo por un medio líquido.

El ciclo vital incluye generalmente reproducción sexual y asexual, y a veces aparece un hospedador intermediario invertebrado. En cierto punto de su ciclo vital, el organismo desarrolla una **espora (ooquiste)**, que es infectiva para el nuevo hospedador y está revestida con frecuencia de una resistente cubierta protectora. En el tradicional filo Protozoos, los Apicomplejos se encontraban en la clase Esporozoa, por lo que este nombre se aplica a veces aquí, pero también puede referirse a otros taxones formadores de esporas sin relación con ellos.

Clase Coccidios Los coccidios son parásitos intracelulares de invertebrados y vertebrados, y el grupo incluye especies de gran importancia médica y veterinaria. Veremos tres ejemplos: *Eimeria*, que generalmente afecta a las aves; *Toxoplasma*, que produce la toxoplasmosis, una enfermedad de los gatos y de la especie humana, y *Plasmodium*, el organismo causante de la malaria.

Especies de Eimeria El nombre «coccidiosis» se aplica solamente a las enfermedades infecciosas producidas por *Eimeria* e *Isospora*. El hombre se infecta ocasionalmente por *Isospora*, pero la enfermedad está poco extendida. Sin embargo, una infección con *Isospora* puede ser muy grave en enfermos de sida. Algunas especies de

Eimeria pueden producir enfermedades graves en ciertos animales domésticos. Los síntomas son generalmente diarrea o disentería graves.

Eimeria tenella es muchas veces fatal para el ganado joven, en el que produce patogénesis intestinales graves. Los organismos sufren esquizogonia (p. 253) en las células intestinales, produciendo finalmente gametos. Tras la fecundación, el cigoto forma un ooquiste que sale del hospedador con las heces (Figura 11-30B). La esporogonia tiene lugar en el ooquiste y fuera del hospedador, originándose ocho esporozoítos en cada ooquiste. La infección se produce cuando un nuevo hospedador ingiere accidentalmente un ooquiste esporulado y los esporozoítos quedan libres por la acción de las enzimas digestivas.

Toxoplasma gondii Un ciclo vital semejante ocurre en *Toxoplasma gondii*, parásito de los gatos, pero esta especie produce también etapas extraintestinales. Cuando animales como roedores, ganado vacuno y ovino, el hombre y otros mamíferos, incluso también aves, ingieren esporozoítos éstos atraviesan el intestino y se reproducen asexualmente con rapidez en diversos tejidos. Si el hospedador desencadena una respuesta inmunitaria, la reproducción de los parásitos se ralentiza, quedando encerrados en **quistes**. Los zoítos, llamados **bradizoítos**, se acumulan en gran número en cada quiste. Los bradizoítos pueden infestar otros hospedadores, como los gatos, donde inician el ciclo intestinal cuando el gato ingiere una presa infestada. Los bradizoítos permanecen viables y con capacidad infecciosa durante meses o años, y se calcula que un tercio de la población humana es portadora de quistes con bradizoítos. La ruta normal para la infestación en el hombre parece ser el consumo de carne insuficientemente cocinada.

En el hombre, *Toxoplasma* tiene poco o ningún efecto, excepto en pacientes de sida o en mujeres embarazadas, particularmente en el primer trimestre. En este caso aumentan en gran manera las probabilidades de un defecto de nacimiento en el recién nacido: se cree que el 2% de los casos de retraso mental en los Estados Unidos están producidos por toxoplasmosis congénita. La toxoplasmosis también es una complicación grave en personas con deficiencia inmunitaria, tanto por el consumo de drogas como por el sida. En tales pacientes, la ruptura de un quiste, que podría ser tratada fácilmente en una persona con un sistema inmunitario normal, resulta ser una amenaza letal.

Plasmodium: el organismo de la malaria El coccidio mejor conocido es *Plasmodium*, el organismo causante de la enfermedad infecciosa más importante del hombre: la **malaria** o **paludismo**. Se trata de una enfermedad muy grave, difícil de controlar y muy extendida, particularmente en países tropicales y subtropicales. Hay cuatro especies de *Plasmodium* que afectan al hombre: *P. falciparum*, *P. vivax*, *P. malariae*, y *P. ovale*. Aunque cada una de ellas produce su cuadro clínico particular,

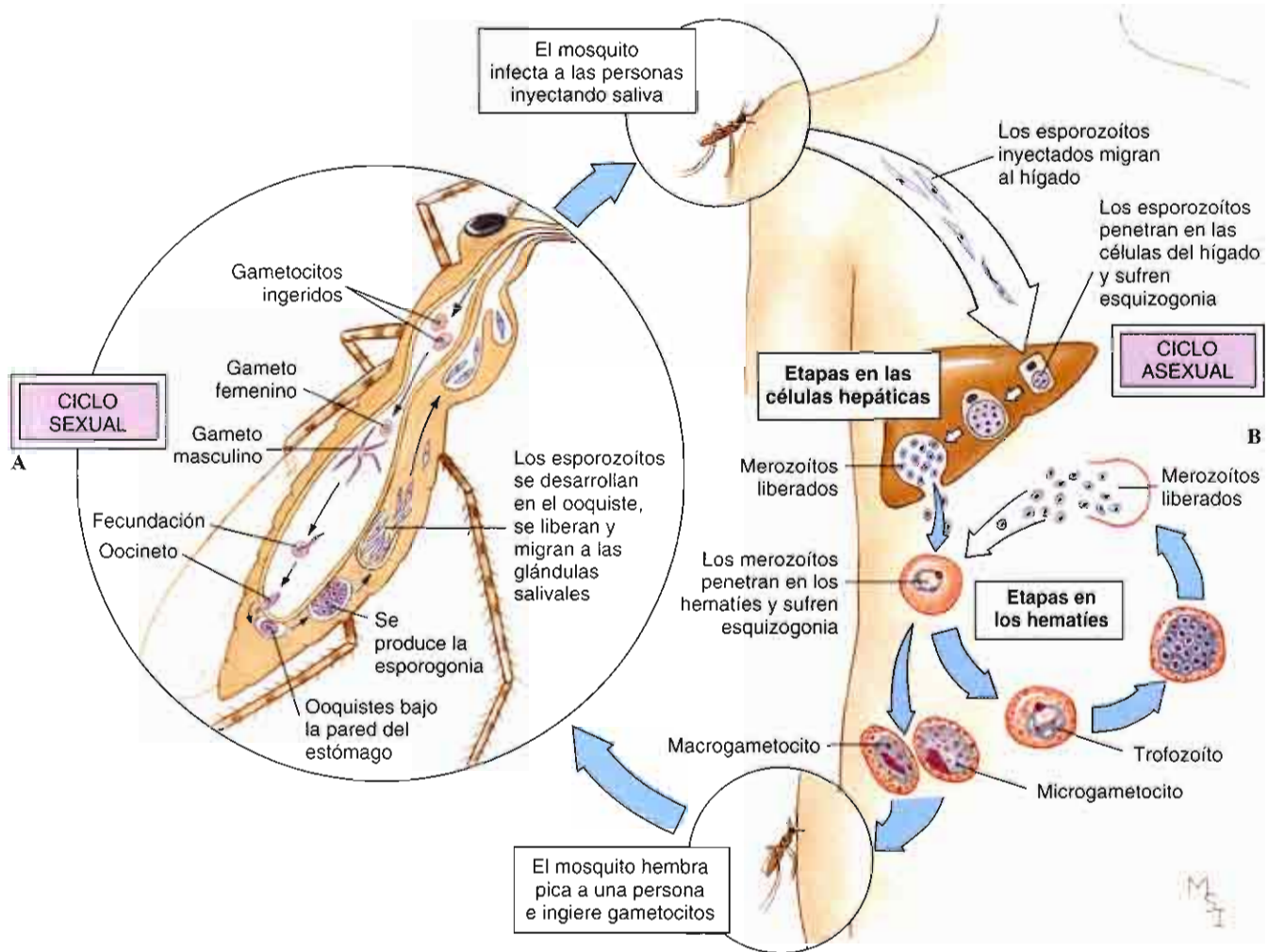


Figura 11-31

Ciclo vital de *Plasmodium vivax*, uno de los protozoos (clase Esporozoos) causantes del paludismo o malaria en el hombre. **A**, Ciclo sexual, que produce esporozoitos en el cuerpo del mosquito. La meiosis tiene lugar inmediatamente después de la formación del cigoto (meiosis zigótica). **B**, Los esporozoitos infectan a una persona y se reproducen asexualmente, primero en las células del hígado y después en los glóbulos rojos de la sangre. El paludismo es transmitido por el mosquito *Anopheles*, que succiona los gametocitos junto con la sangre humana, y después, al picar a otra persona, deposita esporozoitos en la nueva picadura.

las cuatro tienen ciclos de desarrollo similares en sus hospedadores (Figura 11-31).

El parásito es transportado por mosquitos (*Anopheles*), que inyectan al hombre los esporozoitos con su saliva mientras pican. Los esporozoitos penetran en las células del hígado e inician la esquizogonia. Los productos de esta división pueden penetrar en otra célula hepática para repetir el ciclo esquizogónico, o, en el caso de *P. falciparum*, invadir los eritrocitos sanguíneos tras un único ciclo en el hígado. El período en el que los parásitos están en el hígado es el **período de incubación**, que se prolonga durante 6 a 15 días, según la especie de *Plasmodium*.

Los **merozoitos** liberados como resultado de la esquizogonia en el hígado penetran en los glóbulos rojos, donde comienzan una serie de ciclos esquizogónicos.

Cuando invaden las células, pasan a ser **trofozoitos** ameboides, que se alimentan de hemoglobina. El producto final de la digestión de la hemoglobina por el parásito es un pigmento oscuro e insoluble, la **hemozoina**. La hemozoina se acumula en la célula hospedadora, se libera cuando se produce la siguiente generación de merozoitos y se acumula eventualmente en el hígado, el bazo y otros órganos. El trofozoito crece en el interior de la célula y sufre esquizogonia, dando lugar de 6 a 36 merozoitos según la especie, que vuelven a infectar nuevos eritrocitos. Cuando el hematíe que contiene los merozoitos se rompe, libera los productos metabólicos del parásito, que se habían acumulado en su interior. La liberación de estas sustancias extrañas en la circulación del paciente produce la fiebre y los escalofríos propios de la malaria.

Aproximadamente el 20% de los adultos en los Estados Unidos están infestados por *Toxoplasma gondii*; no existen síntomas porque el parásito es mantenido a raya por nuestro sistema inmunitario. Sin embargo, *T. gondii* es una de las infecciones oportunistas más importantes en los pacientes con sida. La infestación latente se activa aproximadamente entre el 5 y el 15% de los enfermos de sida, a menudo en el cerebro y con graves consecuencias. Otro coccidio, *Cryptosporidium parvum*, se citó por primera vez en el hombre en 1976. Sabemos que es una de las principales causas de diarrea en todo el mundo, especialmente entre los niños de países tropicales. Se han producido brotes a través del agua en los Estados Unidos, y la diarrea puede necesitar tratamiento de por vida en pacientes inmunodeprimidos (como es el caso del sida). El último coccidio patógeno en aparecer ha sido *Cyclospora cayentanensis*. En mayo y junio de 1996 se citaron unos 850 casos de diarrea debidos a *Cyclospora* en los Estados Unidos y Canadá. Todavía se desconoce cómo se transmite el parásito, y ni siquiera se sabe cuál es su hospedador normal.

Como la población de esquizontes en maduración en los eritrocitos está hasta cierto punto sincronizada, los episodios de escalofríos y fiebre tienen una periodicidad característica de cada una de las especies de *Plasmodium*. En *P. vivax* (terciana benigna), y en *P. ovale*, los episodios se producen cada 48 horas; en *P. malariae* (cuartana), cada 72 horas; en *P. falciparum* (terciana maligna), aproximadamente cada 48 horas, aunque la sincronización está menos marcada en esta especie. Con las primeras tres especies, los pacientes generalmente se recuperan de la infección, pero la mortalidad puede ser muy alta en los casos no tratados de infección por *P. falciparum*. A veces se producen complicaciones graves, como la **malaria** cerebral. Desgraciadamente, *P. falciparum* es la especie más común, responsable del 50% de los casos de malaria en todo el mundo. Ciertos genes, como por ejemplo el gen de la hemoglobina en la anemia falciforme (p. 113 y p. 793) confieren a sus portadores cierta resistencia a la malaria.

Tras varios ciclos de esquizogonia en los eritrocitos, la infección de nuevas células por algunos merozoítos produce **microgametocitos** y **macrogametocitos**, en vez de otra generación de merozoítos. Cuando un mosquito ingiere los gametocitos al alimentarse de la sangre del paciente, maduran como **gametos**, y se produce la fecundación. El cigoto se convierte en un **ooquisto** móvil, que penetra en la pared del estómago del mosquito y forma el **ooquiste**. En el interior del ooquiste tiene lugar la esporogonia, en la que se producen miles de **esporozoítos**. El ooquiste se rompe, y los esporozoítos migran a las glándulas salivales, para ser transferidos a otro ser humano por la picadura del insecto. El desarrollo en el interior del mosquito puede durar de 7 a 18 días, pero puede ser más largo si el tiempo es frío.

La eliminación de los mosquitos y de sus lugares de puesta mediante insecticidas, drenajes y otros métodos, han sido eficaces en el control de la malaria en ciertas áreas. Sin embargo, las dificultades para llevar a cabo estas tareas en lugares remotos y la adquisición de resistencia a los insecticidas por los mosquitos y a los fármacos antimalaria por *Plasmodium* (especialmente *P. falciparum*) significan que la malaria continuará siendo una enfermedad grave para el hombre durante todavía muy largo tiempo.

Otras especies de *Plasmodium* parasitan aves, reptiles y mamíferos. Las de las aves se transmiten principalmente por el mosquito *Culex*.

Una **enfermedad** es cualquier alteración o trastorno que puede reconocerse por un conjunto determinado de signos y síntomas. La **epidemiología** es el estudio de los factores que influyen en la transmisión, la distribución geográfica, la incidencia y la prevalencia de una enfermedad. La epidemiología de las enfermedades parasitarias está relacionada a menudo con las malas condiciones sanitarias y la contaminación del agua y los alimentos por los estados infectivos. Pero éste no es el caso de las enfermedades transmitidas por insectos, como la malaria. La transmisión y distribución de la malaria depende de la presencia de la especie adecuada de *Anopheles*, así como de sus períodos de reproducción, alimentación e inactividad. El clima (que hace que el mosquito pueda reproducirse y alimentarse a lo largo de todo el año) es importante, al igual que la prevalencia en las personas infectadas (especialmente en los individuos asintomáticos). No tiene nada que ver con la pobreza o con una inadecuada gestión de las basuras y residuos.

Parabasálidos

El clado de los Parabasálidos contiene diversos miembros del filo Axostilados. Los miembros de este filo tienen un eje o barra esquelético compuesto de microtúbulos, el **axostilo**, que se extiende a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. Los parabasálidos, tradicionalmente incluidos en la clase Parabasalea, poseen una región modificada del aparato de Golgi denominada cuerpo parabasal.

La estructura de los parabasálidos puede arrojar cierta luz sobre la forma de los primeros eucariontes, porque los miembros del grupo carecen de dos delecciones de aminoácidos en el gen de la enolasa que son compartidos por el resto de los eucariontes*; la ausencia de estas delecciones sugiere que los parabasálidos divergieron del linaje principal de los eucariontes antes que otros clados.

* Keeling, P. J., and J. D. Palmer. 2002. *Nature* 405:635-637.

Clasificación de los Filos de Protozoos

Esta clasificación sigue fundamentalmente la de Hausmann y Hülsmann (1996) y es una forma abreviada de Roberts y Janovy (2005). Supone un gran salto con respecto a las anteriores ediciones de *Zoología: principios integrales*. Con escasas excepciones, sólo incluimos taxones de ejemplos que se citan en el capítulo.

Hay sólidas pruebas de que el filo Sarcomastigóforos y sus subfilos correspondientes no son válidos. Las últimas monografías consideran a las amebas repartidas entre varios taxones con diversas afinidades, no todas ellas definidas todavía. Los organismos previamente asignados al subfilo Sarcodinos del filo Sarcomastigóforos, deberían reorganizarse en dos filos, si no más. No obstante, las amebas constituyen diversos grupos morfológicos claramente reconocibles, que utilizaremos a conveniencia del lector, sin asignarles nivel taxonómico específico.

Filo Clorofíceas (Chlorophyta) (Gr. *chloros*, verde, + *phyton*, planta). Algas unicelulares y pluricelulares; clorofilas *a* y *b* como pigmentos fotosintéticos, almidón como reserva (caracteres comunes con las plantas «superiores»; briofitas y plantas vasculares); todos con estados biflagelados; flagelos lisos y de igual longitud; la mayoría fotoautótrofos de vida libre. Ejemplos: *Chlamydomonas*, *Volvox*. Miembros de este filo se sitúan en el clado Viridiplantas.

Filo Retortamonádidos (Retortamonada) (L. *retorqueo*, retorcido hacia atrás, + *monas*, uno, unidad). Sin mitocondrias ni aparato de Golgi; tres flagelos anteriores y uno recurrente, hacia atrás; alojados en surcos; parásitos intestinales o de vida libre en entornos anóxicos. Este filo está dividido en dos clados con dos géneros en el clado Retortamonádidos.

Clase Diplomonádidos (Diplomonadea) (Gr. *diploos*, doble + *monas*, unidad). Uno o dos cariomasigontes (grupo de cinetosomas con un núcleo); mastigontes individuales con entre uno y cuatro flagelos; huso mitótico intranuclear; con quistes; de vida libre o parásitos. Nueve géneros de diplomonádidos comprenden el clado Diplomonádidos.

Orden Diplomonádidos (Diplomonadida). Dos cariomasigontes, cada uno con cuatro flagelos, uno recurrente; con diversas bandas microtubulares. Ejemplo: *Giardia*.

Filo Axostilados (Axostylata) (Gr. *axon*, eje, + *stylos*, barra, estilete). Con un axostilo de microtúbulos.

Clase Parabasálidos (Parabasalea) (Gr. *para*, al lado, + *basis*, base). Con grandes aparatos de Golgi asociados con el cariomasigonte; hasta miles de flagelos. *Trichomonas* y dos formas más constituyen el clado Parabasálidos.

Orden Tricomonádidos (Trichomonadida) (Gr. *trichos*, pelo + *monas*, unidad). Típicamente al menos varios cinetosomas asociados con las raíces filares características de los tricomonádidos; con cuerpos parabasales; huso mitótico extranuclear; con hidrogenosomas; sin reproducción sexual; raramente con verdaderos quistes; todos parásitos. Ejemplos: *Dientamoeba*, *Trichomonas*.

Filo Euglenozoos (Euglenozoa) (Gr. *eu-*, verdadero, perfecto, + *glene*, cavidad, foseta, + *zoon*, animal). Con microtúbulos corticales; flagelos a menudo con barras paraxiales (estructuras en forma de barra que acompañan al axonema en el flagelo); mitocondrias con crestas discoidales; nucléolos persistentes durante la mitosis. Este filo es sinónimo del clado Euglenozoos.

Subfilo Euglénidos (Euglenida) Con microtúbulos subpeliculares que refuerzan la película.

Clase Euglenoideos (Euglenoidea) (Gr. *eu-*, verdadero, perfecto, + *glene*, cavidad, foseta, + *-oideos*, forma de, tipo de). Dos flagelos heterocontos (flagelos con distintas estructuras) que surgen de la citofaringe apical; algunas especies con estigmas fotosensibles y cloroplastos. Ejemplo, *Euglena*.

Subfilo Cinetoplástidos (Kinetoplasta) (Gr. *kinetos*, movimiento, + *plastos*, formado). Con una sola mitocondria que contiene un gran disco de DNA: barra paraxial.

Clase Tripanosomátidos (Trypanosomatidea) (Gr. *trypanon*, barreno, + *soma*, cuerpo). Uno o dos flagelos que surgen de una cavidad; flagelos típicamente con barras paraxiales paralelas al axonema; mitocondria única (no funcional en algunas formas) que se extiende a lo largo del cuerpo como un tubo, lazo o red de tubos ramificados, generalmente con un solo y conspicuo cinetoplasto situado cerca de los cinetosomas.

Gran parte del trabajo sobre la estructura de los parabasálidos se ha realizado sobre especies del género *Trichomonas*, un organismo patógeno del hombre y otros animales. Algunos tricomonádidos (Figura 11-32) tienen importancia médica y veterinaria. *Trichomonas vaginalis* infecta el tracto urogenital del hombre y se transmite por vía sexual. No produce síntomas en los varones, pero es la causa más común de vaginitis en la mujer. *Pentatrichomonas hominis* vive en el ciego y el colon de las personas y *Trichomonas tenax* se encuentra en la boca; aparentemente son inocuos. Otras especies de tricomonádidos están ampliamente distribuidas en todas las clases de vertebrados en muchos invertebrados.

Amebas

Las amebas se encuentran tanto en agua dulce como salada y en los suelos húmedos. Algunas son planctónicas, mientras otras prefieren tener un sustrato. Unas pocas son parásitas. La mayoría se reproduce por fisión binaria. También se dan la esporulación y la gemación.

La nutrición de las amebas es holozoica; es decir, ingieren y digieren alimentos líquidos y sólidos. La mayoría de las amebas son omnívoras y se alimentan de algas, bacterias, protozoos, rotíferos y otros organismos microscópicos. Una ameba puede ingerir alimento con cualquier parte de su superficie corporal, simplemente produciendo un pseudópodo que atrapa la comida (fagocitosis). La partícula de alimento englobada, junto

mas flagelares; aparato de Golgi situado en la región de la foseta flagelar, no conectado a los cinetosomas y flagelos; todos parásitos. Ejemplos: *Leishmania*, *Tripanosoma*.

Filo Apicomplejos (Apicomplexa) (L. *apex*, extremo, + *complex*, girado en torno). Conjunto exclusivo de orgánulos (complejo apical) asociado con el extremo anterior en algún estado del desarrollo; cilios y flagelos inexistentes excepto en los microgametos flagelados de algunos grupos; a menudo con quistes; todos parásitos. Este filo se encuentra dentro del clado Alveolados.

Clase Gregarinas (Gregarinea) (L. *gregarius*, que forma manadas o grupos). Los gamontes maduros (individuos que producen gametos) son grandes y extracelulares; los gametos son similares en forma y tamaño; los cigotos forman ooquistes dentro de los gametoquistes; son parásitos del tubo digestivo o de la cavidad corporal de ciertos invertebrados, el ciclo vital sólo tiene un hospedador. Ejemplos: *Monocystis*, *Gregarina*.

Clase Coccidios (Coccidea) (Gr. *kokkos*, núcleo, grano). Gamontes maduros pequeños, típicamente intracelulares; ciclo vital con merogonia, gametogonia y esporogonia; la mayoría de las especies viven en invertebrados. Ejemplos: *Cryptosporidium*, *Cyclospora*, *Eimeria*, *Toxoplasma*, *Plasmodium*, *Babesia*.

Filo Cilióforos (Ciliophora) (L. *cilium*, pestaña, + Gr. *phora*, llevar). Con cilios u orgánulos ciliares en al menos una de las fases del ciclo vital; dos tipos de núcleo, con raras excepciones; división binaria, transversal respecto a las líneas de cilios, pero también puede haber pluripartición y gemación; la reproducción sexual implica conjugación, autogamia y citogamia; nutrición heterótrofa; existen típicamente vacuolas contráctiles; las mayor parte de las especies de vida libre, pero hay muchas comensales y otras parásitas. (Es un grupo muy grande, actualmente dividido por la clasificación de la Sociedad de Protozoólogos en tres clases y numerosos órdenes y subórdenes. Las clases se distinguen por caracteres técnicos de los patrones de cilación especialmente alrededor del citostoma, por el desarrollo del citostoma y otros rasgos.) Ejemplos: *Parame-*

cium, *Colpoda*, *Tetrahymena*, *Balantidium*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Epidinium*, *Euplotes*, *Vorticella*, *Carchesium*, *Trichodina*, *Podophrya*, *Ephelota*. Este filo se encuentra en el clado Alveolados.

Filo Dinoflagelados (Dinoflagellata) (Gr. *dinos*, que gira, + *flagellus*, látigo) Típicamente con dos flagelos, uno transversal y otro «colgando»; cuerpo generalmente con surcos transversal y longitudinal, cada uno con un flagelo; cromoplastos amarillos o pardo oscuro, ocasionalmente verdes o verdeazulados, con clorofilas *a* y *c*; núcleo único entre los eucariontes por tener cromosomas que carecen de histonas o tienen muy pocas; mitosis intranuclear; forma corporal a veces como células aisladas esféricas, colonias o filamentos simples; con reproducción sexual; de vida libre, planctónicos, parásitos o mutualistas. Ejemplos: *Zooxantella*, *Ceratium*, *Noctiluca*, *Ptychodiscus*. Este filo se encuentra en el clado Alveolados.

Amebas. Aunque los miembros de los antiguos Sarcodinos no forman un grupo monofilético, los consideraremos bajo esta denominación informal con fines de simplicidad. Las amebas se mueven por pseudópodos o mediante flujo protoplásmico sin pseudópodos concretos; los flagelos, cuando existen, están restringidos a estados temporales o del desarrollo; cuerpo desnudo o bien con tecas o esqueletos internos o externos; reproducción asexual por fisión; la sexualidad, si existe, está asociada con gametos flagelados o, más raramente, ameboideos; la mayoría de vida libre.

Rizópodos. Locomoción por lobopodios, filopodios (pseudópodos delgados que a menudo se ramifican pero no se fusionan), o por flujo protoplásmico sin producción de pseudópodos. Ejemplos: *Amoeba*, *Entamoeba*, *Diffugia*, *Archelella*, *Chlamydomorphys*. Estas amebas se distribuyen en diversos clados.

Granulorreticulados. Locomoción por reticulopodios (delgados pseudópodos que se ramifican y anastomosan); incluye a los foraminíferos. Ejemplos: *Globigerina*, *Vertebrulita*. El clado Granulorreticulados contiene a estos animales.

Actinópodos. Locomoción por axopodios; incluye a los radiolarios y los heliozoos. Ejemplos: *Actinophrys*, *Clathrulina*. Estas amebas están distribuidas en diversos clados.

con algo de agua ambiental, constituye una vacuola digestiva que transportan las corrientes del endoplasma. Conforme se produce la digestión en el interior de la vacuola por la acción enzimática, el agua y los materiales digeridos pasan al citoplasma. Los restos sin digerir son expulsados al exterior a través de la membrana plasmática.

La forma de los pseudópodos que produce cada especie de ameba se ha utilizado como un carácter para la clasificación. En particular, la presencia de axopodios (p. 249) reforzados por ejes de microtúbulos se ha utilizado para distinguir a los actinópodos de otras amebas, los no actinópodos. Estos términos descriptivos se siguen utilizando.

Amebas no actinópodos

Las amebas no actinópodos pueden formar lobopodios, filopodios o rizopodios (p. 246). Hay muchas especies de amebas rizópodos; por ejemplo la enorme *Chaos carolinense* y otras especies más pequeñas, como *Amoeba verrucosa*, con pseudópodos cortos, y *A. radiosa*, con muchos pseudópodos delgados. También tiene rizopodios *Amoeba proteus*, la especie de ameba más estudiada.

Amoeba proteus vive en arroyos tranquilos y estanques de aguas claras, a menudo en aguas someras, sobre la vegetación o sobre lajas rocosas. Raramente se encuentra libre en el agua, ya que necesita un sustrato sobre el que deslizarse. Su forma es irregular, debido a su capacidad de emitir lobopodios en cualquier punto

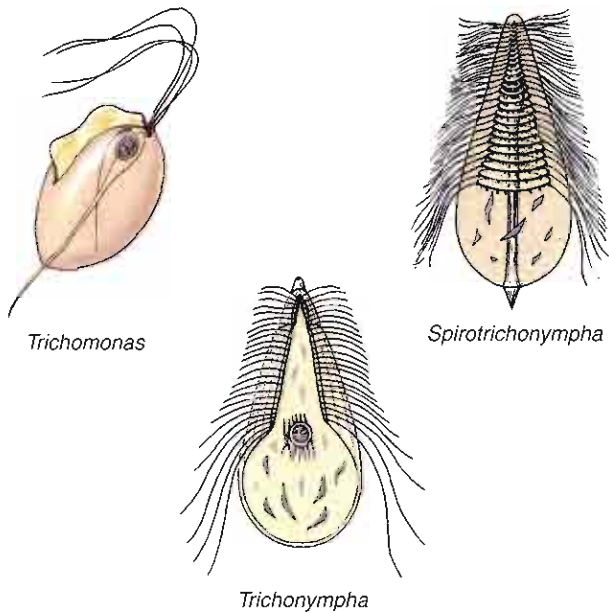


Figura 11-32

Estos tres animales pertenecen al clado Parabasálidos.

Trichomonas vaginalis se transmite sexualmente y es una causa frecuente de vaginitis en las personas. *Trichonympha* y *Spirotrichonympha* son simbioses mutualistas de las termitas.

del organismo. Son incoloras, con un diámetro máximo de 250 a 600 μm . A diferencia de *Euglena*, la película está formada únicamente por la membrana celular; el ectoplasma y el endoplasma son muy aparentes, y orgánulos como el **núcleo**, la **vacuola contráctil**, las **vacuolas digestivas** y pequeñas **vesículas** se pueden observar fácilmente con el microscopio lumínico. Las amebas viven sobre algas, protozoos, rotíferos o incluso otras amebas, de las que se alimentan por fagocitosis. Una ameba puede sobrevivir durante muchos días sin alimentarse, pero disminuye de tamaño durante ese período. El tiempo que una vacuola alimenticia invierte en la digestión varía con el tipo de alimento, pero generalmente oscila entre 15 y 30 horas. Cuando la ameba alcanza su tamaño definitivo, se divide por fisión binaria con mitosis típica.

¿Cómo clasificamos las amebas? La clasificación de las amebas varía conforme los investigadores tratan de combinar caracteres morfológicos, como la forma de los pseudópodos o de las crestas mitocondriales, con los datos moleculares, como las secuencias de las proteínas. Un grupo taxonómico erigido sobre la base de un carácter puede no coincidir con el grupo formado de acuerdo con otro rasgo. No obstante, parece que existen algunos patrones de datos combinados que configuran dos grupos de no actinópodos.

Las amebas que forman lobopodios constituyen los Lobosos; un ejemplo es la familia *Acanthamoebae* (Figura 11-13). Tienen crestas mitocondriales ramificadas,

una característica que comparten con los mohos del fango (Micetozoos). Basándose en la presencia de crestas mitocondriales ramificadas, los Lobosos y los Micetozoos se reunieron en el clado Ramicristados. Las comparaciones de secuencias proteínicas también unen a los Micetozoos y los Lobosos, pero los investigadores denominan al grupo conjunto Amebozoos. Los estudios comparados de la secuencia de las proteínas sitúan a los Amebozoos/Ramicristados como el taxón hermano de los Opisthokontos.

Otro grupo de amebas, conocido como Heterolobos, Ameboflagelados o Esquizopirénidos, tienen estados ameboides y flagelados en su ciclo vital. Un representante de este grupo es *Naegleria fowleri*, un organismo de vida libre procedente de aguas termales que produce meningitis amebiana (meningoencefalitis amebiana primaria) si penetra en el organismo humano. Las especies que producen enfermedades en las personas se utilizan frecuentemente como representativas para los estudios filogenéticos, porque están disponibles con más facilidad que sus parientes de vida libre. Habrá que realizar estudios más amplios en los taxones.

Los miembros de los Heterolobos poseen crestas mitocondriales discoidales al igual que los Euglenozoos, por lo que se ha propuesto el nombre Discicristados para el grupo formado por estos dos taxones. Las comparaciones de secuencias proteínicas también apoyan una estrecha relación entre estos grupos. Sin embargo, puede que se requiera un nuevo nombre de grupo debido a la presencia de crestas mitocondriales discoidales en organismos que no pertenecen a estos taxones.

Entamebas Actualmente se cree que las amebas entozoicas, es decir, las que viven en el interior del hombre y los animales, representan un clado independiente. Tienen pseudópodos ramificados, lo que las hace amebas rizópodos. Al igual que otros diversos taxones de protozoos, carecen de mitocondrias.

Hay muchas amebas entozoicas, la mayor parte de las cuales viven en el intestino del hombre o de otros animales. *Entamoeba histolytica* es el rizópodo más importante parásito del hombre. Vive en el intestino grueso y puede invadir la pared intestinal mediante la secreción de enzimas que la atacan. Si esto ocurre, puede producirse una disentería amebiana grave, a veces fatal. Estos organismos pueden ser transportados por la sangre hasta el hígado u otros órganos, donde causan abscesos. Muchas personas infectadas muestran pocos o ningún síntoma, pero son portadores que transmiten quistes con sus heces. La diagnosis se complica por la existencia de una especie no patógena, *E. dispar*, que es morfológicamente idéntica a *E. histolytica*. La infección se extiende a través del agua contaminada o de alimentos con quistes. *Entamoeba histolytica* se encuentra en todo el mundo, pero la amebiasis clínica es prevalente en áreas tropicales y subtropicales.

de los cilióforos pudieron perder sus plastos simbioses o bien divergieron de su antecesor común con los dinoflagelados antes de que se produjera la simbiogénesis secundaria.

Radiación adaptativa

En este capítulo se ha descrito, en parte, el amplio espectro adaptativo de los protozoos. Las formas ameboides presentan formas tanto rastreras como deslizantes, formas desnudas o formas planctónicas, tales como los

foraminíferos y los radiolarios, con complejos y llamativos caparazones. Hay muchas especies simbioses de amebas. De modo similar, los flagelados muestran adaptaciones a una amplia variedad de hábitat, a lo que se añade la variabilidad de la capacidad fotosintética de muchos grupos.

Con un patrón corporal unicelular, la división del trabajo y la especialización de los orgánulos alcanza un máximo en los ciliados, que resultan así los más complejos de los protozoos. Los apicomplejos han adoptado especializaciones para el parasitismo intracelular.

RESUMEN

El conjunto de organismos unicelulares y con rasgos «animales» se incluía antes en el filo Protozoos. Actualmente se considera que el «filo» estaba compuesto de varios filos con diversas relaciones filogenéticas. El término «protozoo» se sigue manteniendo por conveniencia para referirse a todos estos organismos, tan diversos. En ellos se pone de manifiesto el gran potencial adaptativo de este modelo estructural básico de célula eucariótica única. Ocupan un vasto conjunto de nichos y hábitat, y muchas especies tienen orgánulos complejos y especializados.

Todos los protozoos tienen uno o varios núcleos, y éstos a menudo se presentan al microscopio lumínico con aspecto vesicular. Los macronúcleos de los ciliados son compactos. A veces existen en los núcleos endosomas. Muchos protozoos tienen orgánulos semejantes a los que se encuentran en las células de los metazoos.

El movimiento por pseudópodos o ameboide, que es un modo de locomoción y de captura de alimento de los protozoos, tiene un papel vital y constituye en los metazoos un mecanismo de defensa. Este movimiento tiene lugar mediante el ensamblaje de subunidades de actina en microfilamentos y la interacción de éstos con la proteína ABP y con miosina, y requiere un gasto energético procedente del ATP. El movimiento ciliar es igualmente importante, tanto en los protozoos como en los metazoos. Actualmente, el mecanismo más comúnmente aceptado para interpretar el movimiento ciliar es la hipótesis de los microtúbulos deslizantes.

Los protozoos pueden ser holofíticos (autótrofos), holozoicos (heterótrofos) o saprozoicos. El exceso de agua que entra

en el cuerpo de los protozoos es expelido por medio de vacuolas pulsátiles (vesículas de expulsión de agua.) La respiración y la eliminación de desechos tienen lugar a través de toda la superficie del cuerpo. Los protozoos se reproducen asexualmente por bipartición (fisión binaria), división múltiple (pluripartición) o gemación; los mecanismos de reproducción sexual son también comunes. La formación de quistes, bajo el estímulo de condiciones ambientales adversas, es un importante mecanismo adaptativo de muchos protozoos.

A la evolución de la célula eucarionte le siguió la diversificación en muchos clados, alguno de los cuales contienen formas unicelulares y pluricelulares. Los clados se han identificado en parte de acuerdo con rasgos moleculares y pueden contener conjuntos de animales de filos tradicionales. Los miembros de algunos filos pueden ser especies fotoautótrofas, como en las Clorofíceas, los Euglenozoos y los dinoflagelados. Algunos miembros de estos grupos son organismos planctónicos muy importantes. Los Euglenozoos incluyen muchas especies no fotosintéticas, algunas de las cuales producen graves enfermedades en la especie humana, como la enfermedad del sueño de África y la enfermedad de Chagas. Todos los apicomplejos son parásitos, como *Plasmodium*, causante de la malaria. Los cilióforos se mueven por medio de cilios o de orgánulos ciliares. Son un grupo grande y diverso, y muchos de ellos tienen estructuras complicadas. Las amebas se mueven mediante pseudópodos y actualmente están repartidas en varios filos.

CUESTIONARIO

1. Explique por qué un protozoo puede ser muy complejo, aunque esté formado por una sola célula.
2. Distinga entre los siguientes filos de protozoos: Euglenozoos, Apicomplejos, Cilióforos, Dinoflagelados.
3. Distinga entre núcleos vesiculares y compactos.
4. Explique la transición de endoplasma a ectoplasma en el movimiento ameboide. ¿Cuál es la hipótesis actual sobre el papel de la actina en el movimiento ameboide?
5. Distinga entre lobopodio, filopodio, reticulopodio y axopodio.

6. Compare la estructura del axonema de un cilio con la de un cinetosoma.
7. Exponga la hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos.
8. Explique cómo se alimentan los protozoos, cómo digieren su comida, cómo osmorregulan y cómo respiran.
9. Distinga los siguientes conceptos: fisión binaria, gemación, fisión múltiple, y reproducción sexual y asexual.
10. ¿Qué valor tiene el enquistamiento para la supervivencia?
11. Compare a los protozoos autótrofos con los heterótrofos, y cite ejemplos de ambos.
12. Nombre tres tipos de amebas y sus hábitat correspondientes.
13. Describa el ciclo vital general de los organismos productores de la malaria. ¿Cómo se explica el rebrote de la malaria en los últimos años?
14. ¿Cuál es la importancia de *Toxoplasma* para la salud pública, y cómo resultan infestadas las personas? ¿Qué importancia tienen *Cryptosporidium* y *Cyclospora* para la salud pública?
15. Defina lo siguiente en los ciliados: macronúcleo, micronúcleo, película, membrana ondulante, círo, infraciliación, tricocistos, conjugación.
16. Describa las etapas de la conjugación en los ciliados.
17. ¿Qué indicios hay de que los apicomplejos descienden de un antecesor fotoautótrofo?
18. Explique las diferencias entre la endosimbiosis primaria y la secundaria.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, R. D. 1987. The microtubule as an intracellular engine. *Sci. Am.* **256**:42-49 (Feb.). *La acción de los microtúbulos es responsable del movimiento de los cromosomas durante la mitosis y del movimiento pseudopodial de filopodios y reticulopodios.*
- Baldauf, S. L., A. J. Roger, I. Senk-Siefert, and W. F. Doolittle. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* **290**:972-976. *Los datos de secuenciación de genes que codifican distintas proteínas indican que hay 15 reinos de organismos.*
- Burkholder, J. M. 2002. *Pfiesteria*: the toxic *Pfiesteria* complex. En G. Bitton (ed.), *Encyclopedia of environmental microbiology* pp. 2431-2447. New York, Wiley Publishers. *Un buen resumen de recientes trabajos sobre el hábitat y el ciclo vital de Pfiesteria, con sus efectos sobre los peces, el marisco y las personas.*
- Cavalier-Smith, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *J. Euk. Microbiol.* **46**:347-366. *Muchos organismos son el producto de simbiogénesis secundaria (un eucarionte es consumido por otro eucarionte, ambos producto de simbiogénesis primaria, y el simbiote se convierte en un orgánulo) pero también se ha producido la simbiogénesis terciaria (el producto de la simbiogénesis secundaria se convierte a su vez en simbiote... y en orgánulo).*
- Harrison, G. 1978. Mosquitoes, malaria and man: a history of the hostilities since 1880. New York, E.P. Dutton. *Una historia fascinante y bien contada.*
- Hausmann, K. and N. Hülsmann. 1996. Protozoology. New York, Thieme Medical Publishers, Inc. *Este es el tratamiento más actualizado y completo disponible antes de la publicación de Lee et al. (2000).*
- Keeling, P. J., and J. D. Palmer 2002. Phylogeny: parabasal flagellates are ancient eukaryotes. *Nature* **405**:635-637. *Este trabajo delimita las ideas actuales sobre los rasgos derivados de algas flageladas.*
- Lee, J. J., G. F. Leeclale, and P. Bradbury (eds.). 2000. An illustrated guide to the protozoa, ed. 2, 1432 pp., 2 vols. Lawrence, Kansas, Society of Protozoologists. Allen Press. *Esta guía, muy esperada, se publicó en 2002. Es una referencia esencial para los estudiantes de los protozoos.*
- Margulis, L., and K. V. Schwartz. 1998. Five kingdoms: an illustrated guide to life on earth, ed. 3. New York, W. H. Freeman and Company. *Aunque los esquemas de clasificación de este libro no están al día, tiene buenas descripciones de muchos taxones, descripciones claras de morfología básica y fotografías e ilustraciones útiles.*
- Patterson, D. J. 1999. The diversity of Eucaryotes. *Amer. Nat.* **154** (supplement): S96-S214. *Patterson proporciona descripciones morfológicas y sinapomorfias de muchos clados que contienen protozoos.*
- Roberts, L. S., and J. J. Janovy, Jr. 2005. Foundations of parasitology, ed. 7 Dubuque, Iowa, McGraw-Hill Higher Education. *Información amena y puesta al día sobre los protozoos parásitos.*
- Roger, A. J. 1999. Reconstructing early events in eukaryotic evolution. *Amer. Nat.* **154** (supplement):S146-163. *Se discuten los métodos para determinar si la inexistencia de mitocondrias es primaria o debida a una pérdida secundaria.*
- Sleigh, M.A. 1989. Protozoa and other protists. London, Edward Arnold. *Versión extensa y puesta al día de The biology of protozoa, del mismo autor.*
- Sogin, M. L. and Silberman. 1998. Evolution of the protists and protistan parasites from the perspective of molecular systematics. *Int. J. Parasitol.* **28**:11-20. *Los estudios de sistemática molecular están produciendo una revisión drástica de nuestros conceptos anteriores sobre las relaciones de los protozoos.*
- Stossel, T.P. 1994. The machinery of cell crawling. *Sci. Am.* **271**:54-63 (Sept.). *El movimiento ameboide—cómo se arrastran las células— es importante en todo el reino animal, además de en los protistas. Ahora sabemos un poco de su mecanismo.*
- Wainright, P. O., G. Hinkle, M. L. Sogin, and S. K. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: and evolutionary link with fungi. *Science* **260**:340-342. *Sus datos sugieren que las algas y plantas verdes son más cercanas a los animales y los hongos de lo que las algas verdes lo están de otros grupos unicelulares.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Protistan Groups

Phylum Sarcomastigophora (new taxonomic nomenclature:

Phylum Euglenozoa, several phyla of amebas)

Phylum Apicomplexa

Phylum Ciliophora

Other Protozoan Phyla

Parasitic Protists

Free-living Protists

Dinoflagellates

Red Tides

Mesozoos y Parazoos

Filo Mesozoos

Filo Placozoos

Filo Poríferos: esponjas



Una demosponja del Caribe, Aplysina fistularis.

El advenimiento de la pluricelularidad

Las esponjas son los animales pluricelulares más simples. Como la célula es la unidad elemental de la vida, los organismos mayores que los organismos unicelulares surgieron como agregados de tales unidades. La naturaleza ha experimentado con la producción de grandes organismos sin diferenciación celular (como, por ejemplo, ciertas algas marinas unicelulares de gran tamaño), pero tales casos son la excepción. La pluricelularidad presenta múltiples ventajas frente a un simple incremento en la masa de una única célula. Como los intercambios tienen lugar a través de la superficie celular, dividir una masa en unidades más pequeñas incrementa la superficie útil para las actividades metabólicas. Es imposible mantener un cociente superficie/masa en límites operativos simplemente aumentando el tamaño de un organismo

unicelular. Por tanto, la pluricelularidad es un camino con grandes posibilidades adaptativas hacia el aumento del tamaño corporal.

Curiosamente, aunque las esponjas son pluricelulares, su organización es muy diferente a la de otros metazoos. El cuerpo de una esponja es un conjunto de células embudidas en una matriz gelatinosa y soportada por un esqueleto de proteínas y diminutas espículas agudas. Debido a que las esponjas no se parecen ni se comportan como otros animales, resulta comprensible que los zoólogos no las aceptaran plenamente como animales hasta bien entrado el siglo XIX. No obstante, la evidencia molecular sugiere que las esponjas comparten un antecesor común con otros metazoos.

EL ORIGEN DE LOS METAZOOS

La evolución de la célula eucariótica fue seguida por su diversificación en muchos linajes (Figura 11-1). Los descendientes modernos de estos linajes incluyen a los protozoos unicelulares (Capítulo 11), así como a los coloniales, a las plantas y a los animales pluricelulares. Colectivamente, denominamos **metazoos** a los animales pluricelulares. Estos, junto con los hongos, los coanoflagelados y los microsporidios están dentro del linaje opistoconto (Figura 11-1). Los microsporidios son protozoos parásitos que viven intracelularmente en una amplia gama de animales, entre los que se incluye el hombre. Los coanoflagelados son protozoos solitarios y coloniales en los que cada célula lleva un flagelo rodeado por un collar de microvellosidades.

Las células de los coanoflagelados son interesantes porque recuerdan fuertemente a las células de las esponjas encargadas de la alimentación, conocidas como coanocitos (p. 284). Las esponjas son los metazoos más simples, básicamente agregados de células mantenidas juntas por una matriz extracelular. ¿Es el coanocito un carácter ancestral de las esponjas? En los coanoflagelados, estudiando la formación de la colonia y marcando célula a célula*, los biólogos buscan los indicios de la pluricelularidad y por tanto el origen de los metazoos.

En otra aproximación a los orígenes de los metazoos, los investigadores conciben formas de transición entre los presuntos antecesores de los protozoos y los metazoos más sencillos. Está claro que nuestra elección de determinados protozoos como punto de partida así como de ciertos metazoos como destinos finales determinará los pasos en la evolución. De dos esquemas evolutivos bien conocidos, uno comienza en un protozoo ciliado multinucleado, mientras que el otro lo hace con una colonia de protozoos flagelados similar a *Volvox*, aunque sin capacidad fotosintética.

Los seguidores de la **hipótesis sincitial** creen que los metazoos surgieron de un antecesor compartido con ciliados unicelulares. El antecesor común de los metazoos adquirió múltiples núcleos dentro de una membrana celular única y luego se compartimentó y consiguió la condición pluricelular. Está aceptado que la forma corporal del antecesor se parecía a la de los modernos ciliados y por ello tendían hacia una simetría bilateral. Por tanto, los primeros metazoos podrían haber sido bilaterales y similares a algunos platelmintos actuales. Existen varias objeciones a esta hipótesis. En ella se ignora la embriogenia de los platelmintos, en la que no existe nada semejante al proceso de la celularización; no explica la presencia de espermatozoides flagelados en los metazoos y, tal vez lo más importante, deduce que la simetría radiada de los cnidarios ha derivado de una simetría bilateral primaria.

La **hipótesis colonial**, propuesta por primera vez en 1874 por Haeckel, es el esquema clásico, que, tras varias

Posición en el reino animal

Los organismos pluricelulares (metazoos) generalmente se dividen tres grupos: (1) Mesozoos (un único filo), (2) Parazoos (filo Poríferos, las esponjas, y filo Placozoos), y (3) Eumetazoos (todos los restantes filos).

Si bien los mesozoos y los parazoos son animales pluricelulares, no encajan en el modelo general de organización de los otros filos. Así, las capas celulares que poseen no son homólogas de los blastodermos de los eumetazoos, ni el grupo manifiesta pautas de desarrollo embrionario que concuerden con las de otros metazoos. Los poríferos son considerados como aberrantes, esto es, muy desviados del modelo general. Ésta es la explicación del nombre «parazoos», que significa «animales al lado de» (los otros).

Aportaciones biológicas

1. Aunque estos grupos son los metazoos de organización más simple, manifiestan un mayor nivel de integración morfológica y fisiológica que el que se encuentra en las colonias de protozoos. Se puede decir que los mesozoos y los parazoos pertenecen a un **nivel de organización celular**.
2. Los mesozoos, aunque están formados simplemente por una capa externa de células somáticas y una interna de células reproductoras, tienen, no obstante, un ciclo reproductor muy complejo, en cierto modo trasunto de los trematodos digenéticos (duelas). Los mesozoos son completamente parásitos.
3. Los placozoos están esencialmente constituidos por dos capas epiteliales que encierran una cavidad con fluidos y algunas células fibrosas.
4. Las esponjas (poríferos) son más complejas, con varios tipos de células diferenciadas para funciones diversas, algunas de las cuales están organizadas a modo de **tejidos incipientes** de un bajo nivel de integración.
5. Los modelos de desarrollo de estos tres filos son diferentes a los de otros filos, y sus capas embrionarias no son homólogas de las capas germinales de los eumetazoos.
6. Las esponjas han desarrollado un sistema exclusivo de **corrientes de agua**, de las que dependen para alimentarse y para obtener el oxígeno respiratorio.

revisiones, todavía tiene muchos seguidores. Según esta hipótesis, los metazoos derivaron de un antecesor organizado como una colonia de células flageladas, esférica y hueca. Las células individuales dentro de la colonia se fueron diferenciando hacia papeles funcionales específicos (células reproductoras, nerviosas, somáticas, etc.); de este modo se subordina la independencia celular a la prosperidad de la colonia en su conjunto. La forma de la colonia ancestral era al principio de simetría radiada, recordando al estado de blástula. Este hipotético antecesor fue denominado blastea. Inspirado en el modelo de

* King, N., C. T. Hittinger, and S. B. Carroll. 2003. *Science* 301:361-363.

la secuencia del desarrollo embrionario de los animales actuales, algunos biólogos creen que pudieron haber existido formas ancestrales similares a una gástrula. A este antecesor le denominaron gástrula. Los cnidarios, con su simetría radial, pudieron haber evolucionado de esta forma.

La mayoría de las hipótesis acerca del origen de los metazoos asumen que todos los metazoos constituyen un grupo monofilético. Las ideas de que esponjas, cnidarios y ctenóforos evolucionaron separadamente de los metazoos triblásticos no están apoyadas por las pruebas moleculares. Los datos de la comparación de secuencias de RNA de la subunidad menor del ribosoma* y de las semejanzas en las complejas rutas metabólicas en los metazoos indican que éstos no han tenido un **origen polifilético**.

Las pruebas moleculares no apoyan la hipótesis del ciliado sincitial y los sitúan en un clado distinto al de los opistocontos. La posición de los metazoos en los Opistocontos, junto con coanoflagelados como *Codonosiga* y *Proterospongia* (Figura 11-18), proporcionan la base general para la hipótesis del flagelado colonial.

Como se dijo anteriormente, a menudo, se considera a las esponjas como los metazoos más simples, pero hay otros dos taxones cuyos miembros tienen cuerpos muy simples. Los Placozoos tienen solamente dos capas de células y a veces se agrupan con las esponjas en el grado Parazoa. Los Mesozoos son animales parásitos, a veces situados en un segundo grado de organización considerado más complejo que los Parazoos. Ambos grados, Parazoos y Mesozoos, son diferentes de los Eumetazoos. Las pruebas moleculares no proporcionan un orden de ramificación claro para estos taxones.

FILO MESOZOOS

El nombre de Mesozoos (G. *mesos*, en medio de, + *zoon*, animal) fue acuñado por un antiguo investigador (van Beneden, 1876), que consideró que el grupo era un «eslabón perdido» entre los protozoos y los metazoos. Estos animales diminutos, ciliados y de aspecto vermiforme, representan un nivel de organización extremadamente simple. Todos los mesozoos viven como parásitos de invertebrados marinos, y la mayoría de ellos miden entre 0.5 y 7 mm de largo. Casi todos tienen sólo de 20 a 30 células dispuestas fundamentalmente en dos capas. Estas capas no son homólogas de las capas germinales de los metazoos superiores.

Hay dos clases de mesozoos, los Rombozoos y los Ortonéctidos, pero se diferencian tanto entre sí que muchos autores consideran que deberían situarse en filos distintos.

Los Rombozoos (Gr. *rhombos*, punta aguda, + *zoon*, animal) viven en los riñones de cefalópodos bentónicos

(pulpos, sepias y calamares, que se deslizan sobre los fondos marinos). Los adultos, llamados **vermiformes** (o nematógenos), son largos y delgados (Figura 12-1). En su interior las células reproductoras dan origen a larvas vermiformes que crecen y después se reproducen. Cuando la población llega a amontonarse, las células reproductoras de algunos adultos se desarrollan como estructuras de tipo gonadal que producen gametos masculinos y femeninos. Los cigotos se desarrollan para dar larvas infusoriformes ciliadas y diminutas (0.04 mm) (Figura 12-1B), completamente distintas de los progenitores. Éstas son expulsadas con la orina del hospedador hacia el mar. El resto del ciclo se desconoce, ya que las larvas infusoriformes no infestan inmediatamente a un nuevo hospedador.

Los Ortonéctidos (Gr. *orthos*, recto, + *nektos*, nadador) (Figura 12-2) parasitan gran variedad de invertebrados, como ofiuras, moluscos bivalvos, poliquetos y nemertinos. El ciclo biológico comprende fases sexuales y asexuales. La fase asexual es completamente distinta de la de los rombozoos. Consta de una masa de protoplasma multinucleado que forma un **plasmodio**, el cual finalmente dará origen por división a machos y hembras.

Filogenia de los Mesozoos

Hay todavía mucho que aprender sobre estos misteriosos y diminutos parásitos, pero probablemente una de las cuestiones más intrigantes es la posición de los mesozoos en el panorama evolutivo. Algunos investigadores consideran que pueden ser platelmintos primitivos o degenerados, e incluso creen que podrían incluirse en el filo Platelmintos. Las pruebas moleculares actuales sostienen una relación filogenética entre los mesozoos y los platelmintos y la inclusión de los Mesozoos en el superfilo Lofotrocozoos. Sin embargo, una filogenia molecular que incluye un ortonéctido y dos especies de un subgrupo de rombozoos, los diciémidos, no muestra que los miembros de las dos clases sean taxones hermanos, de manera que el filo podría no ser monofilético.

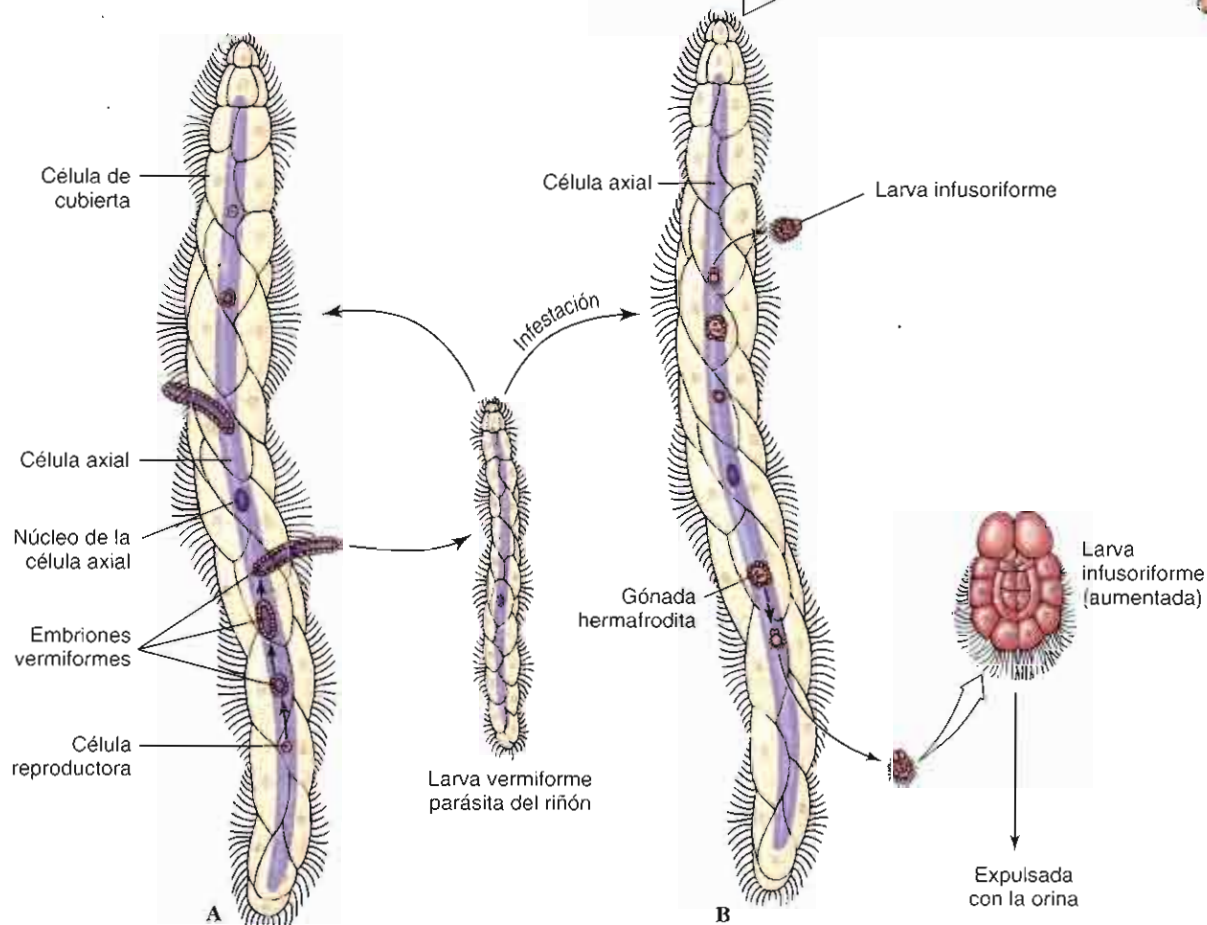
FILO PLACOZOOS

Este nombre (Gr. *plax*, *plakos*, tableta, placa, + *zoon*, animal) fue propuesto por K. G. Grell en 1971 para incluir una única especie, *Trichoplax adhaerens* (Figura 12-3A), una delicada forma marina (2 a 3 mm) considerada anteriormente por diversos autores, unas veces como un mesozoo y otras como una larva de cnidario. El cuerpo es laminar y carece de simetría, de órganos y de sistemas muscular y nervioso. Comprende un epitelio dorsal de células de revestimiento y esférulas brillantes, y un epitelio ventral grueso con células monociliadas (células cilíndricas) y células glandulares no ciliadas; entre ambos epitelios existe un espacio que contiene un fluido y células fibrosas (Figura 12-3B). Este organismo se desliza sobre

* Wainwright, P. O., et al. 1993. *Science* 260:340-342.

Figura 12-1

Las dos modalidades de reproducción en los mesozoos. **A**, El desarrollo asexual de las larvas vermiformes, a partir de células reproductoras de la célula axial de los adultos. **B**, En condiciones de infestación masiva de los sacos renales del hospedador, las células reproductoras se desarrollan para dar gónadas, que mediante gametos producirán larvas infusoriformes de dispersión, que a través de la orina del hospedador saldrán al exterior.



su alimento, segrega en él enzimas digestivas y entonces absorbe los productos digeridos. Grell considera a *Trichoplax* un diblástico (p. 211), con un epitelio dorsal que representa un ectodermo y un epitelio ventral que representa un endodermo debido a su función alimentaria. La posición filogenética de los placozoos es dudosa, aunque las recientes pruebas moleculares los sitúan como un grupo hermano del filo Cnidarios (p. 293).

FILO PORÍFEROS: ESPONJAS

La mayoría de los animales se mueven para buscar el alimento, pero en cambio, una esponja sésil (Figura 12-4) dirige el alimento y el agua al interior de su cuerpo. La entrada del agua a través de miles de diminutos poros se

refleja en el nombre del filo, Poríferos (*L. porus*, poro, + *fera*, que lleva). Las esponjas utilizan para mover el agua una «célula con collar» flagelada, el **coanocito** (Figura 12-5). El batido de muchos diminutos flagelos, uno por coanocito, obliga al agua a pasar por cada célula, repartiendo el alimento y el oxígeno así como transportando los desechos. El cuerpo de la esponja está diseñado como un eficaz filtro acuático para extraer las partículas suspendidas del agua circundante.

La mayoría de las más de 8300 especies de esponjas son marinas, unas pocas son de aguas **salobres** y cerca de 150 especies viven en agua dulce. Las esponjas marinas son abundantes en todos los mares y a todas las profundidades. El tamaño de las esponjas varía desde unos pocos milímetros, al de las grandes esponjas masivas que pueden llegar a alcanzar dos o más metros de diámetro.

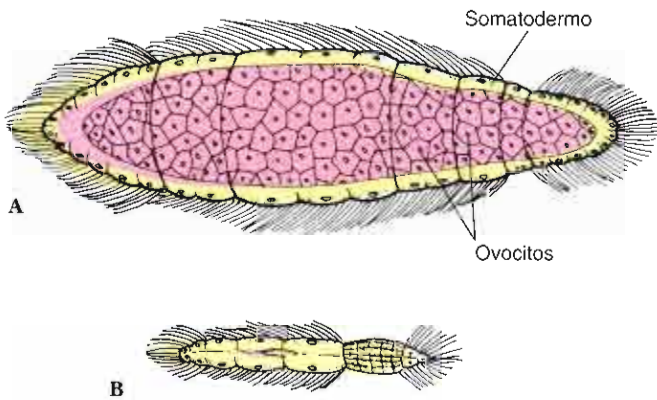


Figura 12-2

A, Hembra y B, macho de ortonéctido (*Rhopalura*). Este mesozoario parásito a turbelarios, moluscos, anélidos y ofiuras. Su estructura comprende una única capa de células cilindradas epiteliales, que rodean una masa interna de células sexuales.

Muchas especies de esponjas tienen colores brillantes debido a los pigmentos de las células dermales.

Si bien las larvas nadan libremente, los adultos son siempre fijos, casi siempre sobre rocas, conchas, corales u otros objetos sumergidos. Algunas perforan agujeros en las conchas o en las rocas; otras incluso crecen en la arena o en el fango. Algunas, incluidas las más simples, tienen simetría radiada, pero muchas son de forma totalmente irregular. Algunas se alzan erguidas desde el fondo, otras son ramificadas o lobuladas y otras bajas e incluso incrustantes (Figura 12-4). Su modo de crecimiento depende a menudo del tipo de sustrato, la dirección y la velocidad de las corrientes del agua, y la posibilidad de espacio disponible, con lo cual la misma especie puede presentar aspectos marcadamente diferentes bajo condiciones ambientales distintas. En aguas calmadas pueden crecer mucho y ser más erguidas que las que se desarrollan en aguas muy movidas.

Figura 12-3

A, *Trichoplax adhaerens* es un animal marino de aspecto laminar de unos 2 ó 3 mm de diámetro. El único miembro del filo Placozoos tiene las características más primitivas de los animales metazoos conocidos. B, Sección de *Trichoplax adhaerens* que pone de manifiesto su estructura histológica.

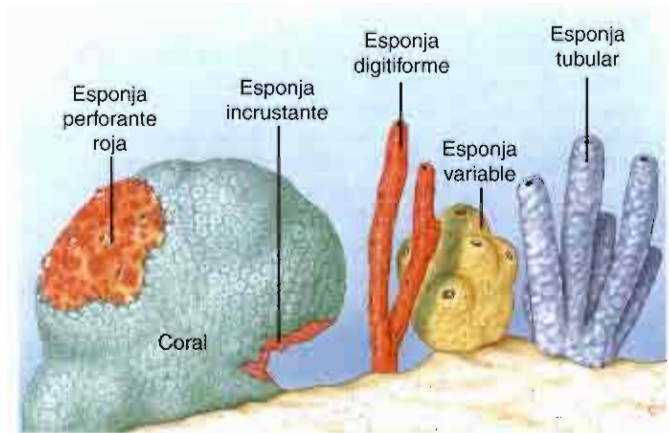
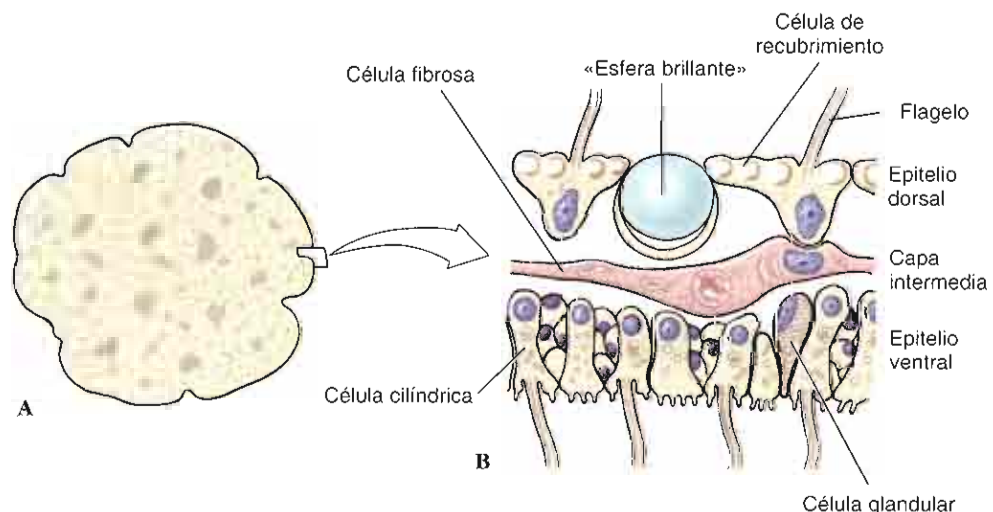


Figura 12-4

Algunas formas y modos de crecimiento de las esponjas.

Muchos animales como cangrejos, nudibranquios, ácaros, briozoos y peces viven como comensales o parásitos en el interior o exterior de las esponjas. Las más grandes tienden a albergar a una gran variedad de invertebrados **comensales**. Por otra parte, las esponjas crecen sobre muchos otros animales vivos, como moluscos, cirrípedos, braquiópodos, corales o hidroides. Algunos cangrejos colocan trozos de esponja sobre su caparazón para ocultarse y protegerse de los depredadores. Aunque algunos peces de arrecife pacen sobre esponjas de aguas someras, la mayoría de los posibles depredadores parecen encontrar en las esponjas sabores desagradables. Este efecto anti-depredador es debido al olor nocivo de las esponjas y a su complicado entramado esquelético.

La trama esquelética de una esponja puede ser fibrosa, rígida, o ambas cosas. Cuando está presente el esqueleto rígido consiste en estructuras de soporte silíceas o calcáreas denominadas **espículas** (Figura 12-6). La parte fibrosa del esqueleto está formada por fibrillas de colágeno en la matriz intercelular de la esponja. Una forma de

Características del filo Poríferos

1. Pluricelulares; cuerpo formado por una agregación laxa de células de origen mesenquimatoso.
2. Cuerpo perforado por poros (ostiolos), con canales y cámaras que sirven para el paso del agua.
3. Todos acuáticos; la mayoría marinos.
4. Con simetría radiada o sin simetría.
5. Epidermis de pinacocitos aplanados; la mayor parte de las cavidades internas tapizadas por células flageladas con collar (coanocitos) que provocan las corrientes de agua; una matriz proteica gelatinosa denominada mesohilo (mesoglea) contiene amebocitos de varios tipos y elementos esqueléticos.
6. Esqueleto de espículas cristalizadas, calcáreas o silíceas con colágeno diversamente modificado (espongina).
7. No tienen verdaderos órganos ni tejidos; la digestión es intracelular; la excreción y la osmorregulación son por simple difusión.
8. Aparentemente, las reacciones a los estímulos son locales e independientes; probablemente carecen de sistema nervioso.
9. Todos los adultos son sésiles y viven fijos al sustrato.
10. La reproducción asexual es por gemación o por gémulas, y la reproducción sexual mediante óvulos y espermatozoides; las larvas ciliadas nadan libremente.

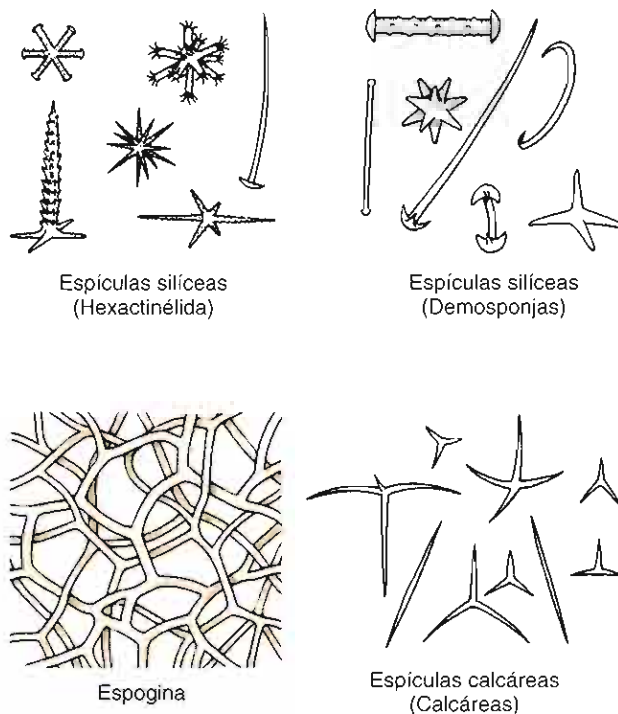


Figura 12-6

Diversas formas de espículas, muchas de sorprendente belleza y complejidad, soportan el cuerpo de la esponja. En algunas esponjas las fibras de espongina proporcionan el soporte.

colágeno, tradicionalmente conocida como **espongina** (Figura 12-6), se presenta en distintos tipos que se diferencian en su forma y composición química (por ejemplo como fibras, filamentos o masas que rodean a las espícu-

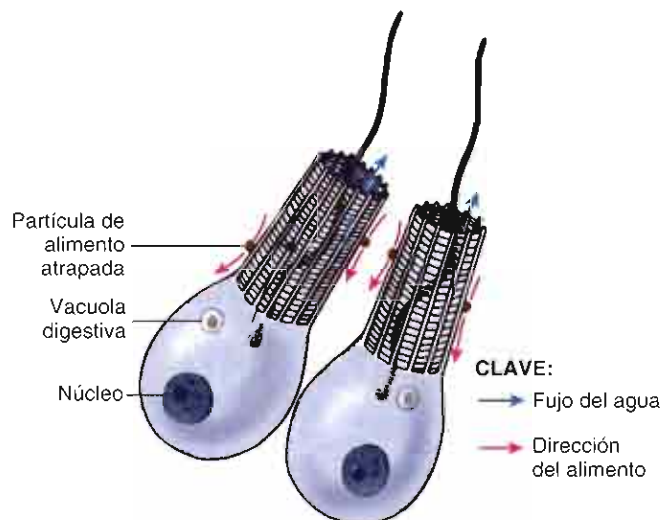


Figura 12-5

Los coanocitos de las esponjas tienen un collar de microvellosidades que rodean al flagelo. El batido del flagelo dirige el agua a través del collar (flechas azules) donde el alimento es atrapado por las microvellosidades (flechas rojas).

las). La composición química de las espículas, junto con la forma de las mismas, constituye la base del esquema de la clasificación.

Las esponjas son un grupo antiguo, con abundantes restos fósiles registrados desde el Cámbrico, e incluso, según suponen algunos autores, desde antes del Precámbrico. Los poríferos actuales se han distribuido tradicionalmente en tres clases: Calcáreas, Hexactinélidas y Demosponjas. Los miembros de las Calcáreas tienen típicamente espículas de carbonato cálcico cristalino, con uno, tres o cuatro radios. Las Hexactinélidas son las llamadas esponjas vitreas; tienen espículas silíceas de seis radios, con los seis radios distribuidos en tres planos perpendiculares entre sí. Los miembros de las Demosponjas tienen un esqueleto de espículas silíceas, de espongina, o de ambas. Se estableció una cuarta clase, Esclerosponjas, para albergar esponjas con esqueleto calcáreo masivo y espículas de sílice. Algunos zoólogos creen que las especies conocidas de esclerosponjas se pueden situar en las clases tradicionales de esponjas (Calcáreas y Demosponjas); de esta manera es innecesaria una nueva clase.

Forma y función

Las esponjas se alimentan fundamentalmente de las partículas suspendidas recogidas del agua bombeada a través del sistema de canales interno. El agua entra en los canales a través de multitud de diminutos poros inhalantes

que hay en el **pinacodermo**, la capa más externa de células. Los poros inhalantes, denominados **ostiolos** (Figura 12-7), tienen un diámetro medio de 50 μm . En el interior del cuerpo, el agua se dirige hacia los coanocitos, donde las partículas de alimento son capturadas en el collar de estas células (Figura 12-5). El collar está formado por salientes digitiformes, denominadas microvellosidades, separadas entre sí 0.1 μm . El uso del collar como un filtro es una forma de **alimentación suspensiva**.

Las esponjas toman de manera no selectiva las partículas de alimento de tamaño comprendido entre 0.1 μm y 50 μm (trozos de detritos, organismos planctónicos y bacterias). Las partículas más pequeñas son ingeridas mediante **fagocitosis** por los coanocitos y representan alrededor del 80% del carbono orgánico particulado. Los coanocitos pueden tomar por **pinocitosis** moléculas de

proteínas. Otros dos tipos de células, los **pinacocitos** y los **arqueocitos**, también intervienen en la alimentación de la esponja (p. 285). Las esponjas también pueden absorber nutrientes disueltos en el agua.

La captura del alimento depende del movimiento del agua a través de la esponja. Hay tres diseños principales del cuerpo de una esponja, que se diferencian en la situación de los coanocitos. El más simple es el sistema de canales **asconoide**, en el que los coanocitos están en una gran cámara denominada **espongocela**; en el sistema **siconoide** los coanocitos quedan en canales; y en el sistema **leuconoide** los coanocitos se encuentran en cámaras diferenciadas (Figura 12-7). Estos tres diseños muestran un aumento en la complejidad y eficacia del sistema de bombeo del agua, pero no implican una secuencia evolutiva. El grado de construcción leuconoide

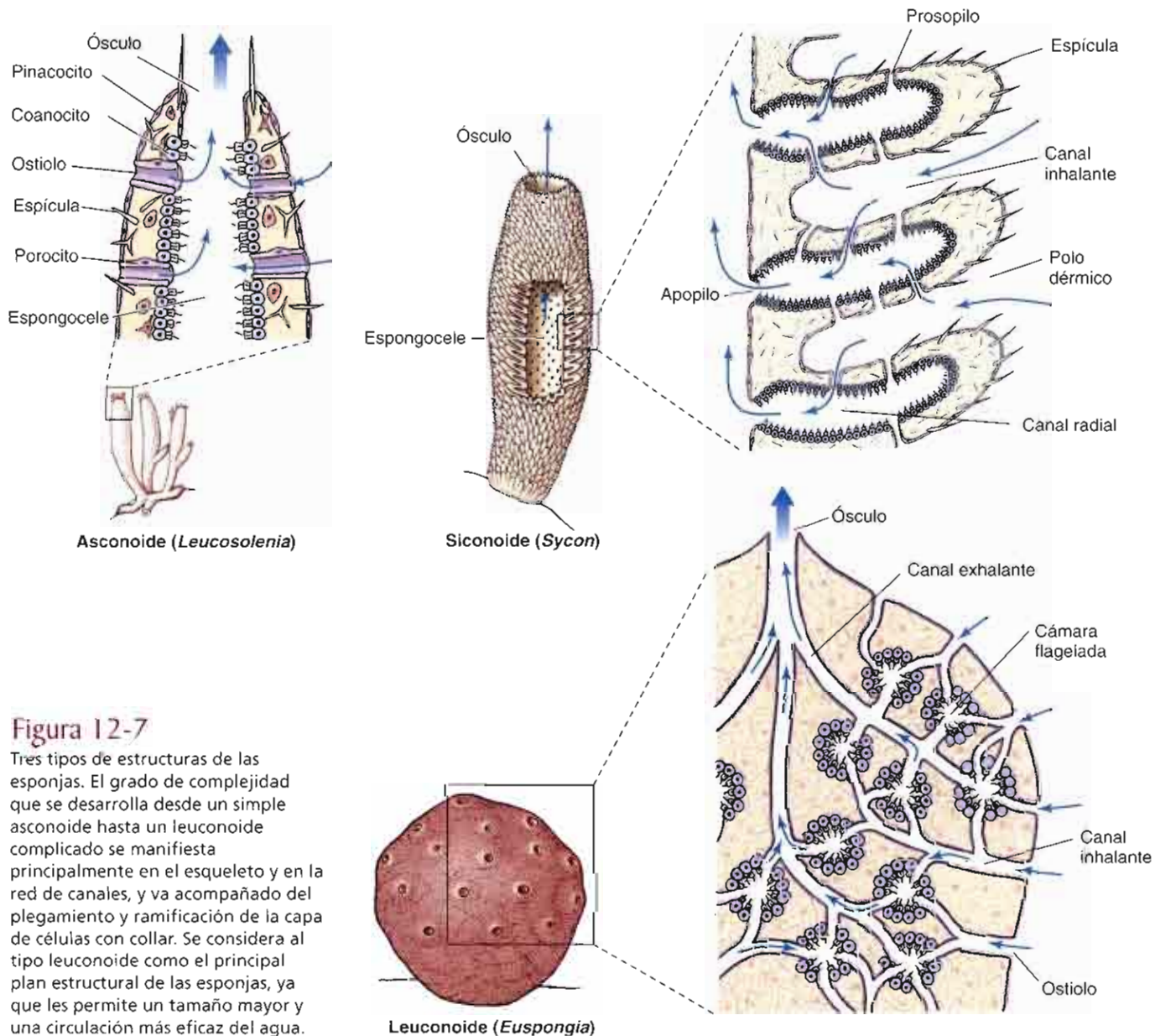


Figura 12-7

Tres tipos de estructuras de las esponjas. El grado de complejidad que se desarrolla desde un simple asconoide hasta un leuconoide complicado se manifiesta principalmente en el esqueleto y en la red de canales, y va acompañado del plegamiento y ramificación de la capa de células con collar. Se considera al tipo leuconoide como el principal plan estructural de las esponjas, ya que les permite un tamaño mayor y una circulación más eficaz del agua.

es de claro valor adaptativo; tiene la mayor proporción de superficie flagelada por volumen dado de tejido celular; así cumple eficazmente las demandas de alimento. En las esponjas, este grado leuconóide ha evolucionado independientemente muchas veces.

Tipos de sistemas canaliculares

Asconoides Las esponjas asconoides tienen el tipo más simple de organización. El agua entra en la esponja a través de poros dermales microscópicos (ostiolos) debido al batido del flagelo de un gran número de coanocitos. Estos coanocitos tapizan la cavidad interna denominada espongocele. Como los coanocitos filtran el agua y extraen de ella las partículas de alimento, el agua usada es expelida a través de un ósculo grande y único (Figura 12-7). Este diseño tiene varias limitaciones porque los coanocitos revisten el espongocele y pueden recolectar el alimento sólo del agua directamente adyacente a sus paredes. Si el espongocele es amplio, la mayoría del agua y del alimento resultan inaccesibles a los coanocitos. Por eso, las esponjas asconoides son pequeñas y con forma de tubo. Como ejemplo examine una *Leucosolenia* (Gr. *leukos*, blanco, + *solen*, tubo) sus individuos, de cuerpo estrecho y tubular, crecen en aguas someras en grupos fijados por un estolón común, o tallo, sobre objetos (Figura 12-7). *Clathrina* (*L. Clathri*, celosía) otra esponja asconoide que son tubos de color amarillo brillante entrelazados (Figura 12-8). Las esponjas asconoides se encuentran solamente en la clase Calcárea.

Siconoides Las esponjas siconoides parecen en cierto modo una versión ampliada de las esponjas asconoides. Tienen un cuerpo tubular y un único ósculo, pero la pared del cuerpo, que es realmente la que tapiza el espongocele es más gruesa y más compleja que la de las asconoides. Se ha plegado hacia fuera para formar canales tapizados por coanocitos (Figura 12-7). El plegado de la



Figura 12-8

Clathrina canariensis (clase Calcarea) es común en las cuevas y bajo cornisas de los arrecifes caribeños.

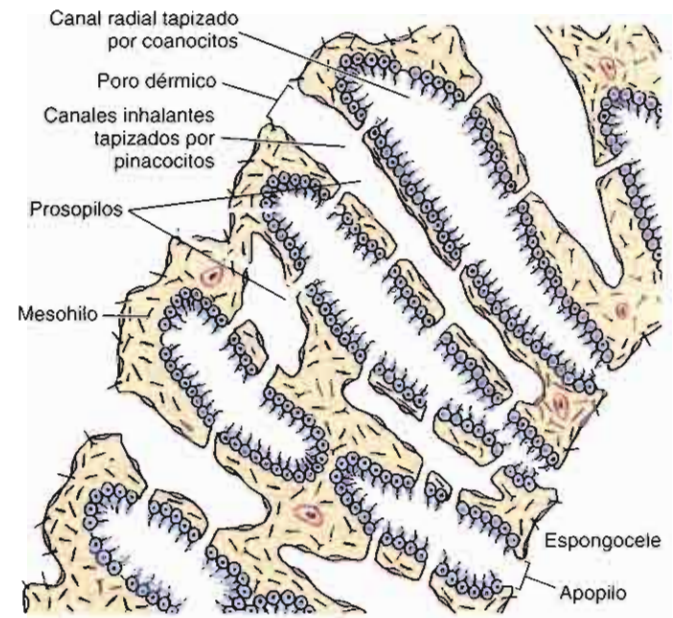


Figura 12-9

Sección transversal de la pared del cuerpo de una esponja *Sycon*, que muestra los coanocitos y los canales. Nótese que los coanocitos no tapizan el espongocele.

pared del cuerpo formando canales aumenta la superficie y por tanto el área cubierta por coanocitos. Los canales son de diámetro pequeño si se compara con un espongocele asconoide, de manera que la mayoría del agua contenida en un canal es accesible a los coanocitos.

El agua entra al cuerpo siconoide a través de ostiolos y pasa al interior de canales inhalantes (incurrentes). Luego se filtra por medio de diminutas aberturas o **prosopilos** al interior de los **canales radiales** (Figura 12-9). Aquí el alimento es ingerido por los coanocitos. El batido del flagelo de los coanocitos fuerza al agua utilizada a pasar a través de poros internos, o **apopilos**, al interior del espongocele. Advierta que la captura del alimento no sucede en el interior del espongocele del siconoide, ya que éste está tapizado por células de tipo epitelial en lugar de las células flageladas presentes en los asconoides. Después de que el agua utilizada alcanza el espongocele, sale del cuerpo a través del **ósculo**. Como ejemplo, examine en la Figura 12-7 *Sycon* (Gr. *sykon*, higo).

Durante el desarrollo, las esponjas siconoides pasan por un estado asconoide; después, los canales flagelados se forman por evaginación de la pared del cuerpo. Su desarrollo proporciona la prueba de que las esponjas siconoides han derivado de un tronco ancestral de tipo asconoide, pero la condición siconoide no es homóloga entre las esponjas que lo poseen. Los siconoides se encuentran en la clase Calcárea.

Leuconoides La organización leuconóide es la más compleja y la mejor adaptada para incrementar el tamaño de la esponja. En el diseño leuconóide, la superficie de

las regiones con coanocitos que recolectan el alimento está muy ampliada; aquí los coanocitos tapizan las paredes de pequeñas cámaras que pueden filtrar todo el agua presente de manera efectiva (Figura 12-7). El cuerpo de la esponja tiene un número inmenso de estas diminutas cámaras. Grupos de cámaras flageladas se llenan de agua procedentes de canales inhalantes y descargan el agua en canales exhalantes que finalmente conducen hacia el ósculo (Figura 12-10).

Una esponja bombea una cantidad muy considerable de agua. *Leuconia* (Gr. *leukos*, blanco), por ejemplo, es una pequeña esponja leuconóide de unos 10 cm de altura y 1 cm de diámetro. Se estima que el agua, que penetra a través de unos 81 000 canales inhalantes, circula por ellos a una velocidad de 0.1 cm/s. Sin embargo, puesto que el agua pasa a las cámaras flageladas, con mayor diámetro que los canales, el agua fluye por ellas más lentamente, a 0.001 cm/s. Tal ritmo de flujo permite ampliar la oportunidad de captura del alimento por los coanocitos. *Leuconia* tiene más de 2 millones de cámaras flageladas donde tiene lugar la recogida del alimento.

Una vez que el alimento es extraído del agua, ésta forma la corriente de salida. El flujo de salida contiene todo el volumen de agua que ha entrado en la esponja a través de los miles de canales inhalantes y la abandona a través de un poro de salida cuya superficie transversal es muchas veces menor que la superficie total de todos los canales inhalantes. El tamaño relativamente pequeño del poro de salida, junto con el gran volumen de agua usa-

do, da como resultado una velocidad de salida muy grande. En *Leuconia*, toda el agua sale a través de un único ósculo con una velocidad de 8.5 cm/s: un chorro con fuerza capaz de llevar el agua utilizada y los desechos lo suficientemente lejos como para evitar ser refiltrada.

Algunas esponjas grandes pueden filtrar 1500 L de agua al día, pero a diferencia de *Leuconia*, la mayoría de las formas leuconóides forman grandes masas con numerosos ósculos (Figuras 12-7 y 12-10), de manera que el agua sale por muchos sitios. La mayoría de las esponjas son de tipo leuconóide; la mayoría de las especies de Calcáreas tienen cuerpos leuconóides y en las otras clases es el único tipo.

Tipos de células en el cuerpo de una esponja

Las células de las esponjas se disponen en una unión laxa dentro de una matriz gelatinosa llamada **mesohilo**, a veces denominada mesoglea o **mesénquima** (Figura 12-11). El mesohilo es el «tejido conjuntivo» de las esponjas; en él se encuentran varios tipos de células ameboides, fibrillas y elementos esqueléticos. La ausencia de tejidos u órganos significa que todos los procesos fundamentales deben suceder a nivel celular. La respiración y la excreción tienen lugar por difusión en cada célula; en las esponjas de agua dulce, el exceso de agua es eliminado por arqueocitos y coanocitos mediante vacuolas contráctiles.

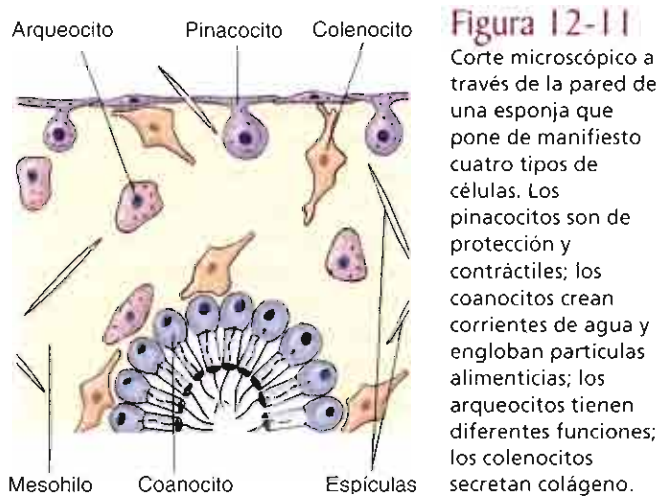
Las únicas actividades y respuestas visibles en las esponjas, aparte de la propulsión del agua, son ligeras alteraciones en la forma y en el cierre y apertura de los poros inhalantes y exhalantes. Los poros inhalantes pueden cerrarse como respuesta a una sedimentación intensa o a otras condiciones que reduzcan la eficacia de la alimentación. La respuesta más común es el cierre del ósculo. Estos movimientos son muy lentos, pero el hecho de que haya respuestas de todo el cuerpo en animales que carecen de organización superior al nivel celular es desconcertante. Apparently, la excitación se extiende célula a célula. Algunos zoólogos apuntan la posibilidad de coordinación por medio de sustancias transportadas por las corrientes de agua, y otros han intentado, sin demasiado éxito, demostrar la presencia de células nerviosas. Aunque no se han encontrado células nerviosas si hay otros tipos celulares.

Coanocitos Los coanocitos, que tapizan las cámaras y canales flagelados, son células de aspecto ovoide con un extremo hundido en la mesoglea y el otro haciendo saliente. El extremo que sobresale lleva un flagelo rodeado por un collar (Figuras 12-11 y 12-12). El collar está formado por microvellosidades adyacentes, conectadas entre sí por delicadas microfibrillas, de manera que forma un mecanismo de filtración fino para recoger y seleccionar las partículas de alimento que haya en el agua (Figura 12-12B). El batido del flagelo impulsa el agua a



Figura 12-10

Esta demosponja naranja, *Mycale laevis*, crece a menudo bajo colonias planas del coral *Montastrea annularis*. Se pueden ver los grandes ósculos de la esponja en los bordes de las placas. A diferencia de otras esponjas, *Mycale* no perfora el esqueleto del coral, sino que, en realidad, puede protegerlo de la invasión de especies más destructivas. Se pueden observar también, sobresalir por encima de la colonia de coral, las radiolas rosadas de un gusano «árbol de Navidad», *Spirobranchus giganteus* (filo Anélidos, clase Poliquetos). A la derecha del citado gusano aparece una esponja rojiza no identificada.



través del collar, que funciona como una especie de colador, y la impulsa hacia la abertura del ápice del collar. Las partículas demasiado grandes para pasar por el collar quedan atrapadas por el moco segregado y se deslizan hacia el collar desde su ápice hasta la base, donde son fagocitadas por el cuerpo celular del coanocito. Las partículas más grandes han sido ya rechazadas por el pequeño tamaño de los poros dermales y de los prosopilos. El alimento captado por estas células pasa a los arqueocitos vecinos para su digestión. Así, la digestión es completamente **intracelular**, de manera que no hay cavidad digestiva extracelular. Los coanocitos también tienen un papel en la reproducción sexual.

Arqueocitos Los **arqueocitos** son células ameboides que se mueven a través del mesohilo (Figuras 12-11 y 12-12) y llevan a cabo un cierto número de funciones. Pueden fagocitar partículas en el pinacodermo y recibirlas de los

coanocitos para su digestión. Aparentemente pueden diferenciarse en cualquiera de los otros tipos celulares más especializados de la esponja. Algunos, llamados **esclerocitos**, segregan las espículas. Otros, denominados **espongocitos**, producen las fibras de espongina del esqueleto, y los **colenocitos** segregan fibrillas de colágeno (p. 216). Los **lofocitos** producen grandes cantidades de colágeno pero se diferencian de los colenocitos por su morfología.

Pinacocitos Lo más próximo a un verdadero tejido en las esponjas se encuentra en la disposición de los **pinacocitos** del **pinacodermo** (Figuras 12-11 y 12-12). Estas son células de tipo epitelial, planas y delgadas, que cubren las superficies externas y ciertas superficies internas. Algunas tienen forma de T y sus cuerpos celulares se extienden dentro del mesohilo. En la superficie de la esponja pueden tomar partículas de alimento por fagocitosis. Los pinacocitos son algo contráctiles, pueden ayudar a regular la superficie externa de la esponja. Algunos pinacocitos se modifican como **miocitos** contráctiles, que generalmente se disponen en círculos en torno a los ósculos o a los poros, en donde pueden intervenir en la regulación de la corriente de agua.

Independencia celular: regeneración y embriogénesis somática

Las esponjas tienen una enorme capacidad para reparar sus heridas y restaurar partes perdidas, un proceso denominado regeneración. La regeneración no implica una reorganización de todo el animal, sino únicamente de la parte dañada. Sin embargo, las células o trocitos de tejido que participan en la embriogénesis somática sufren una reorganización completa de su estructura y su función. Si se corta una esponja en pequeños frag-

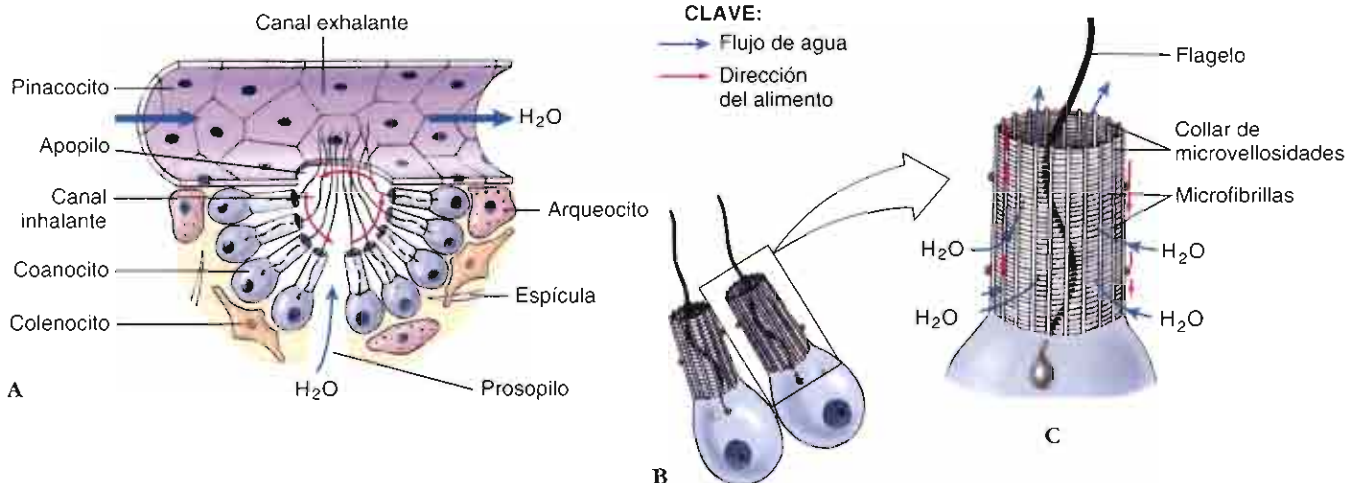


Figura 12-12

La captura del alimento por las células de la esponja. A, Sección longitudinal de los canales que muestra la estructura celular y la dirección de la corriente de agua. B, Dos coanocitos. C, Estructura del collar. Las flechas finas indican el movimiento de las partículas alimenticias.

mentos, o si las células de una esponja se separan por completo y se las deja que lleguen a formar pequeños grupos o agregados, se pueden formar nuevas esponjas a partir de estos fragmentos o agregados celulares. Este proceso se ha denominado **embriogénesis somática**, que implica una reorganización completa de las estructuras y funciones de las células o de los fragmentos de tejido. Aisladas de la influencia de las células adyacentes, pueden desarrollar su propio potencial para cambiar la forma o la función hasta desarrollarse como un nuevo organismo.

En este campo se han realizado una gran cantidad de trabajos experimentales. El proceso de reorganización parece diferir en las distintas esponjas según su grado de complejidad. Todavía existe alguna controversia referida al tipo de mecanismo que conduce a la adhesión de las células y al papel que cada tipo de célula tiene en los procesos formativos.

La regeneración que sigue a la fragmentación es uno de los medios de reproducción asexual, un proceso donde el genotipo de la esponja existente es copiado en otros cuerpos diferentes fisiológicamente. La reproducción asexual también puede suceder por formación de yemas. Las **yemas externas**, después de haber alcanzado un cierto tamaño, pueden desprenderse del cuerpo que las originó y flotar hasta formar una nueva esponja, o bien pueden permanecer unidas para formar colonias. Las **yemas internas o gémulas** (Figura 12-13) se forman en esponjas de agua dulce y en algunas esponjas marinas. En ellas los arqueocitos se reúnen en masas en el mesohilo y quedan rodeados por una cubierta sólida de espongina con espículas silíceas. Cuando el individuo progenitor muere, las gémulas sobreviven y permanecen en estado de vida latente; de esta manera se conserva la vida de la especie durante períodos de heladas o de sequía intensa. Luego, las células del interior de las gémulas salen a través de una abertura especial, el **micropilo**, y desarrollan nuevas esponjas. Así pues, la gemación en

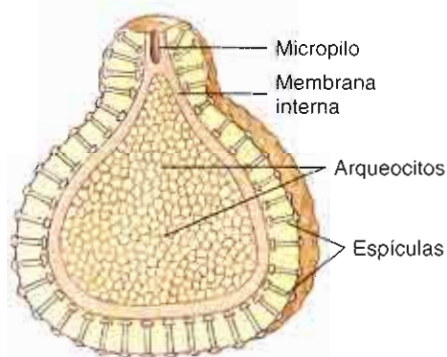


Figura 12-13

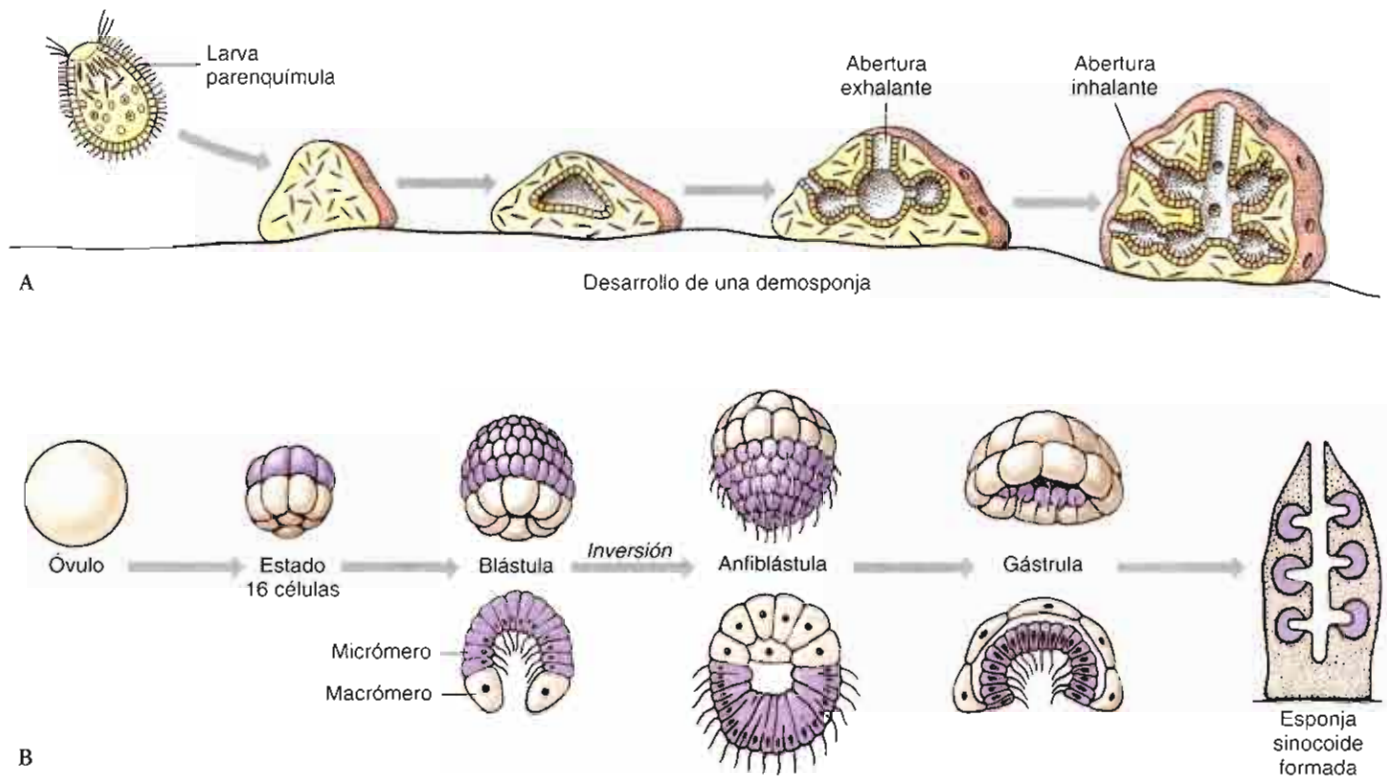
Sección de una gémula de una esponja de agua dulce (Spongillidae). Las gémulas son un mecanismo de supervivencia ante las duras condiciones invernales. Con la vuelta del buen tiempo, los arqueocitos salen por el micropilo para formar una nueva esponja.

las esponjas de agua dulce (Espongílicos) es una adaptación a los cambios estacionales. Las gémulas son también un medio de colonización de nuevos hábitat, puesto que pueden ser difundidas por medio de las corrientes o transportadas por otros animales. ¿Qué impide a las yemas proliferar durante la estación adversa en vez de quedar en estado de vida latente? Algunas especies segregan una sustancia que inhibe la germinación precoz de las yemas y éstas no germinan mientras permanecen protegidas en el cuerpo del progenitor. Otras especies pasan por un período de maduración cuando las temperaturas son bajas (como en el invierno) antes de germinar. Parece que en las esponjas marinas las yemas son también una adaptación para soportar el frío del invierno; ésta es la única forma en la que *Haliclona loosanoffi* sobrevive durante la época más fría del año en la zona norte de su área de distribución.

Reproducción sexual

En la **reproducción sexual** la mayoría de las esponjas son **monoicas** (tienen gametos masculinos y femeninos en el mismo individuo). Los espermatozoides se producen a partir de la transformación de coanocitos. En las esponjas calcáreas, y al menos en algunas demosponjas, los ovocitos también se desarrollan a partir de los coanocitos; en otras demosponjas los ovocitos aparentemente derivan de los arqueocitos. La mayor parte de las esponjas son vivíparas, es decir, después de la fecundación retienen el cigoto en su interior, le alimentan y luego liberan una larva ciliada. En estas esponjas, un individuo deja los espermatozoides en el agua y éstos son recogidos en el sistema de canales de otro. Aquí son fagocitados por los coanocitos, que se transforman en células transportadoras para llevar los espermatozoides a través del mesohilo hasta los ovocitos. Otras esponjas son ovíparas y liberan en el agua tanto óvulos como espermatozoides. La larva de vida libre y nadadora de la mayoría de las esponjas es una **parenquímula** de cuerpo compacto (Figura 12-14A). Las células flageladas, dirigidas hacia el exterior, migran hacia el interior después de que la larva se ha fijado y darán lugar a los coanocitos de las cámaras flageladas.

Las esponjas Calcáreas y unas pocas Demosponjas tienen un modelo de desarrollo muy extraño. Aparece una blástula hueca, denominada **anfiblástula** (Figura 12-14B), con células flageladas dirigidas hacia el interior. Después, la blástula se vuelve *hacia afuera* (**inversión**), quedando entonces los extremos flagelados de las células ¡dirigidas hacia el exterior! Las células flageladas (**micrómeros**) de la larva están en un extremo y las células no flageladas, más grandes (**macrómeros**) en el otro. En contraste con otros embriones de metazoos, los micrómeros se invaginan y quedan recubiertos por los macrómeros. Los micrómeros flagelados dan lugar a los coanocitos, arqueocitos y colenocitos de la nueva esponja, y las células no flageladas originan el pinacodermo y los esclerocitos.

**Figura 12-14**

A, Desarrollo de las demosponjas. B, Desarrollo de la esponja siconoide *Sycon*.

Clase Calcárea (Calciesponjas)

Se denominan así a las esponjas con esqueleto calcáreo, es decir, con espículas de carbonato cálcico. Las espículas son rectas (monaxonas), o bien tienen tres o cuatro radios. Estas esponjas tienden a ser pequeñas —10 cm o menos de altura— y a tener una forma tubular o de vasija. Pueden presentar estructura asconoide, siconoide o leuconoide. Aunque muchas son de colores apagados, hay algunas de color amarillo brillante, rojo, verde o violáceo. *Leucosolenia* y *Sycon* (llamadas a menudo *Scypha* y *Grantia* por las compañías comerciales) son formas de aguas marinas someras de uso común en el laboratorio (Figura 12-7). *Leucosolenia* es una pequeña esponja asconoide que crece dando colonias ramificadas, generalmente partiendo de una malla de tubos estolonales horizontales. *Clathrina* es una pequeña maraña de tubos (Figura 12-8). *Sycon* es una esponja solitaria que puede vivir aislada o formando racimos por gemación. El animal siconoide típico tiene forma de vasija y una longitud entre 1 y 3 cm, con una corona de espículas rectas alrededor del ósculo que impiden la entrada de pequeños animales en su interior.

Clase Hexactinélidas (Hialosponjas): esponjas vítreas

Las esponjas vítreas constituyen la clase Hexactinélidas (o Hialosponjas). Casi todas son de aguas profundas y se

recolectan sólo mediante dragado. La mayoría de ellas tiene simetría radiada, con cuerpos en forma de embudo o vasija que están generalmente fijados al sustrato mediante tallos de espículas radicales (Figura 12-15, *Euplectella*) (neologismo del griego: *eupлектos*, bien tejido). Alcanzan tamaños que oscilan desde 7.5 cm hasta más de 1.3 m de largo. Su característica distintiva es el esqueleto constituido por espículas silíceas de seis radios, que generalmente están unidas entre sí formando una estructura reticular de aspecto vítreo.

La estructura de sus tejidos difiere mucho de las otras esponjas, lo que ha llevado a algunos científicos a situar a las hexactinélidas en un subfilo distinto al del resto de las esponjas. El cuerpo de una hexactinélida está constituido por un único tejido sincitial continuo (un tejido no dividido en células independientes) denominado **red trabecular**. La red trabecular es el mayor tejido sincitial continuo conocido en los Metazoos. Presenta dos capas y entre ellas encierra un delgado mesohilo de colágeno, así como elementos celulares como arqueocitos, esclerocitos y **coanoblastos**. Los coanoblastos están asociados con las cámaras flageladas donde la capa de la red trabecular se separa en una **red primaria** (lado inhalante) y una **red secundaria** (lado atrial o exhalante) (Figura 12-16). La red primaria lleva los coanoblastos esféricos y cada coanoblasto tiene una o más prolongaciones que se extienden a los **cuerpos con collar**, las bases de los cuales también están soportadas por la red primaria. Cada cuer-

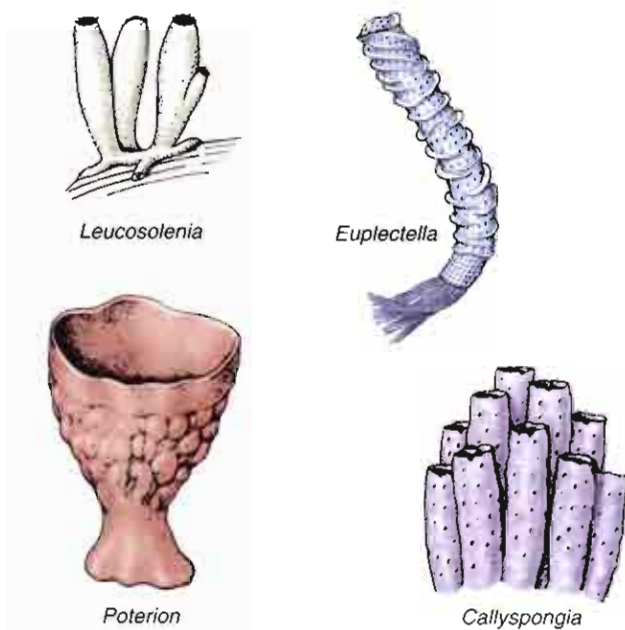


Figura 12-15

Algunas formas del cuerpo en las esponjas. *Euplectella* es una Hexactinélida, *Poterion* y *Callyspongia* son Demosponjas, y *Leucosolenia* es una Calcárea.

po presenta un collar y su flagelo se extiende al interior de la cámara flagelada a través de una abertura en la red secundaria. El agua es dirigida hacia el espacio que hay entre las redes primaria y secundaria, pasa a través de los prosopilos de la red primaria y luego por los collares a la luz de la cámara flagelada. Los cuerpos con collar no participan en la fagocitosis; ésta sucede en las prolongaciones de las redes primaria y secundaria.

El entramado reticular de espículas que presentan muchas esponjas vítreas es de una exquisita belleza, tal es el caso de *Euplectella* o regadera de Filipinas (Figura 12-15), un ejemplo clásico de hexactinélida.

Clase Demosponjas

Este grupo comprende más del 95% de las especies de esponjas conocidas, incluyendo casi todas las de mayor tamaño. Las espículas son silíceas, pero no hexarradiadas, y pueden estar unidas entre sí por espongina o bien faltar por completo. Las llamadas esponjas de baño, *Spongia* e *Hippospongia*, pertenecen al grupo de las denominadas esponjas córneas, que tienen esqueletos de espongina y carecen por completo de espículas silíceas. Todos los representantes de esta clase tienen estructura leuconóide, y todos son marinos excepto una familia, la de los Espongílicos, que son esponjas de agua dulce.

Las demosponjas marinas son extremadamente variadas y pueden tener formas y colores muy llamativos (Figura 12-17). Algunas son incrustantes, otras altas y digitiformes, y otras bajas y extendidas; algunas perforan conchas y otras tienen forma de abanico, vasija, almoha-

dilla o esferoidal (Figura 12-17). Algunas esponjas tropicales pueden alcanzar varios metros de diámetro.

Las esponjas dulciacuícolas están ampliamente distribuidas en lagunas y corrientes de aguas bien oxigenadas, donde se incrustan en tallos de plantas y en viejas piezas de madera sumergida. Pueden parecerse a un fragmento de espuma, estar perforadas, y tener un color verdoso o parduzco. Son géneros comunes *Spongilla* (L. *Spongia*, del Gr. *spongos*, esponja) y *Myenia*. Las esponjas de agua dulce son muy comunes en pleno verano, aunque algunas se encuentran más fácilmente en el otoño. Se reproducen sexualmente, pero existen genotipos que también pueden reaparecer anualmente a partir de gémulas. Se mueren y desintegran al final del otoño, dejando gémulas formadas asexualmente para pasar el invierno y comenzar las poblaciones del siguiente año.

Filogenia y radiación adaptativa

Filogenia

Las esponjas se originaron antes del Cámbrico. Los arrecifes primitivos del Paleozoico fueron ocupados por dos

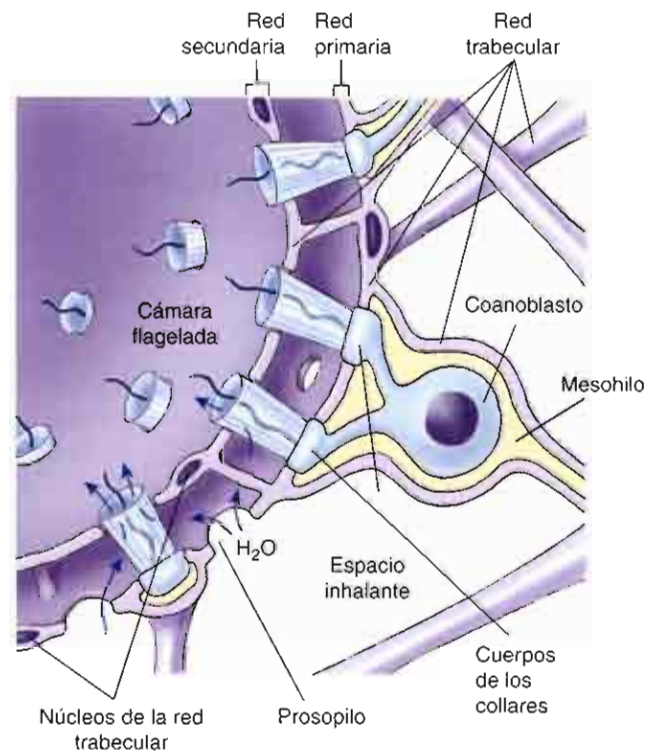


Figura 12-16

Esquema de parte de una cámara flagelada de las Hexactinélidas. Las redes primaria y secundaria son ramas de la red trabecular, que es sincitial. Los cuerpos celulares de los coanoblastos y sus prolongaciones están en la red primaria y se encuentran embebidos en un fino mesohilo de colágeno. Las prolongaciones de los coanoblastos terminan en los cuerpos del collar, cuyos collares se extienden a través de la red secundaria. La acción flagelar impulsa al agua (flechas) para filtrarse a través de las microvellosidades del collar (Figura 12-12).

grupos de organismos con aspecto de esponjas calcáreas. El Devónico vio el rápido desarrollo de muchas esponjas vítreas. La posibilidad de que las esponjas procedan de coanoflagelados (protozoos que llevan collares y flagelos, p. 255) ha conseguido mantenerse vigente por un tiempo. No obstante, muchos zoólogos ponen reparos a esta hipótesis debido a que las esponjas no adquieren collares hasta una fase tardía de su desarrollo embrionario. Las células externas de las larvas son flageladas pero sin collar, y no se convierten en células con collar hasta que no se hacen internas. Ciertos corales y equinodermos también presentan células con collar, por lo que no son exclusivas de las esponjas.

Sin embargo, estas objeciones son contrarrestadas por la evidencia basada en las secuencias de genes del RNA ribosómico. Esta prueba apoya la hipótesis de que los coanoflagelados y los metazoos son grupos hermanos. También sugiere que las esponjas y los eumetazoos son grupos hermanos, habiendo divergido los poríferos antes de que se originaran los radiados y los placozoos, aunque compartiendo un antecesor común.

Las clases de esponjas se diferencian de acuerdo con la forma y composición química de las espículas. Los estudios filogenéticos* que utilizan los datos de las secuencias de la subunidad mayor del rRNA, de la subunidad pequeña del rRNA, y de la proteína quinasa C, indican que las esponjas con espículas calcáreas de la clase Calcáreas pertenecen a un clado separado del de las esponjas con espículas silíceas de las clases Demosponjas y Hexactinélidas. Para las esponjas Calcáreas se dan dos situaciones: uno, las esponjas Calcáreas son un taxón hermano del clado de las esponjas silíceas; dos, el filo Poríferos es parafilético porque las «esponjas» calcáreas están más estrechamente relacionadas con otros taxones de metazoos que con las esponjas silíceas. Se necesitan más datos para aclarar esta situación.

Radiación adaptativa

Los poríferos son un grupo de gran éxito evolutivo, que incluye varios miles de especies y una gran diversidad de hábitat marinos y de agua dulce. Su diversificación se basa fundamentalmente en su sistema de corrientes de agua, único en el reino animal, y sus diversos grados de complejidad. La discusión de las novedades evolutivas en las esponjas se deja normalmente a los especialistas, pero como ejemplo, el siguiente es extremadamente interesante. Entre las demosponjas silíceas, concretamente una familia de esponjas que viven en cuevas submarinas pobres en nutrientes, ha aparecido un nuevo modelo de alimentación. Estas esponjas de aguas profundas tienen una fina capa de diminutas espículas ganchudas que cubren sus cuerpos, muy ramificados. La capa de espículas

enreda los apéndices de los diminutos crustáceos que nadan cerca de la superficie de la esponja. Estas esponjas son carnívoras, no suspensívoras, si bien algunas pueden aumentar su dieta con nutrientes obtenidos por simbiosis con bacterias metanotróficas. La presencia de espículas silíceas típicas identifican a estos animales claramente como esponjas, pero carecen de coanocitos y de canales internos.

La ausencia de coanocitos en estas especies es un trastorno indudable para los estudiantes que aprenden a identificar esponjas, pero los estudiosos de la evolución deberían filosofar algo más sobre ello. El tortuoso camino tomado por una rama del linaje de las esponjas ilustra de manera clara la naturaleza no direccional de la evolución. Para que inicialmente colonizaran estos hábitat pobres en nutrientes, el antecesor de este grupo debería haber tenido al menos un sistema de alimentación alternativo, o carnívoro o quimioautótrofo, siempre a propósito. Presumiblemente, después de que el método alternativo para captura de alimento estuviera en uso, los coanocitos y el sistema de canales internos dejaron de formarse. Si en este linaje hay más modificaciones del cuerpo, finalmente no deberíamos reconocer a los descendientes como esponjas. Imagínese como podría verse la estirpe si las espículas se perdieran a favor de una mayor importancia de la simbiosis bacteriana y comenzará a entender por qué a veces es difícil rastrear la evolución morfológica o identificar los parientes más cercanos de ciertos animales.

Clasificación de los Poríferos

Clase Calcáreas (L. *calcis*, calcio) (Calciesponjas).

Tienen espículas de carbonato cálcico que a menudo forman una corona alrededor del ósculo (principal orificio de salida del agua); las espículas son aciculares, o con tres o cuatro radios; están representados los tres tipos de sistemas canaliculares (asconoide, siconoide y leuconoide); todas marinas. Ejemplos: *Sycon*, *Leucosolenia*, *Clathrina*.

Clase Hexactinélidas (Gr. *bex*, seis, + *aktis*, rayo, + L. *-ellus*, sufijo diminutivo) (**Hialosponjas**). Tienen espículas silíceas con seis radios que se disponen en ángulos rectos entre sí desde un punto central; las espículas a menudo se unen para formar un retículo; el cuerpo generalmente es cilíndrico o con forma de embudo; las cámaras flageladas tienen una disposición siconoide simple o leuconoide; principalmente viven en aguas profundas; todas marinas. Ejemplos: regadera de filipinas (*Euplectella*), *Hyalonema*.

Clase Demosponjas (Gr. *demos*, pueblo, + *spongos*, esponja). Tienen espículas silíceas que no son de seis radios, o espongina, o ambos. Sistemas de canales del tipo leuconoide; una familia es de agua dulce; todas las demás son marinas. Ejemplos: *Thersea*, *Cliona*, *Spongilla*, *Myenia*, *Poterion*, *Callyspongia* y todas las esponjas de baño.

* Borchiellini, C., M. Manuel, E. Albiñ, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, y Y. Le Parco. 2001. *J. Evol. Biol.* 14:171-179.

Medina, M., A. G. Collins, J. D. Silberman, and M. L. Sogin 2001, *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 98:9707-9712.

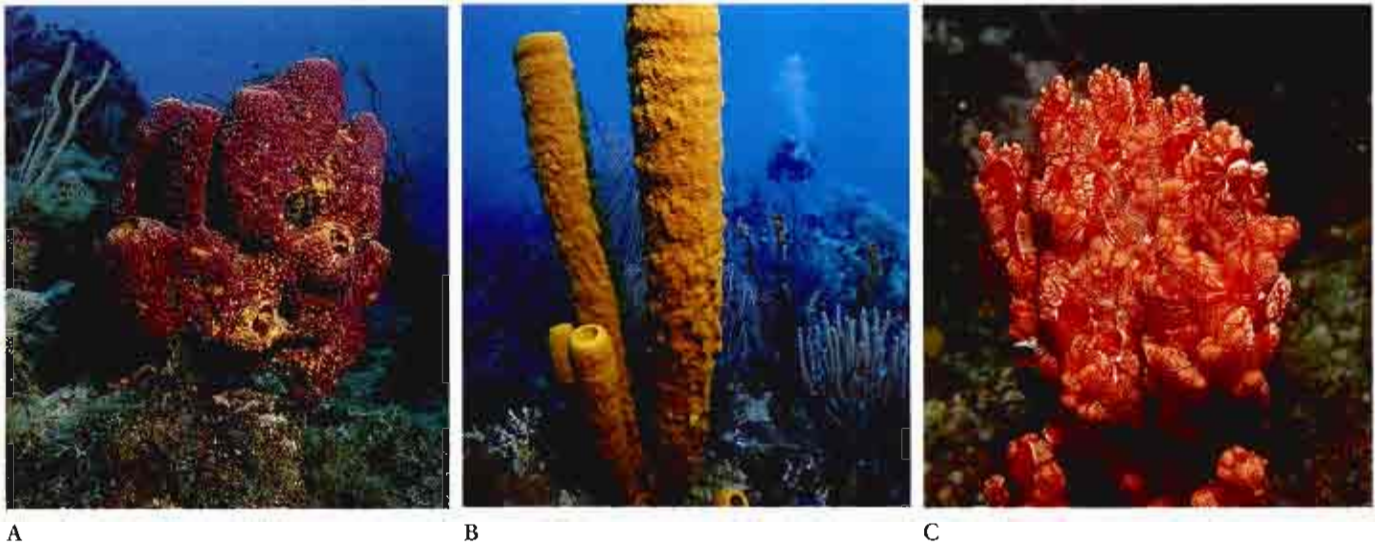


Figura 12-17

Demosponjas marinas en arrecifes coralinos del Caribe. A, *Pseudoceratina crassa*, una esponja coloreada que crece a profundidades moderadas. B, *Aplysina fistularis* es alta y tubular. C, *Monanchora unguifera*, con la ofiura comensal, *Ophiotrix svensoni* (filo Equinodermos, clase Ofiuroideos).

RESUMEN

Los miembros del filo Mesozoos son animales de organización muy simple que parasitan los sacos renales de los moluscos cefalópodos (clase Rombozoos) y otros grupos de invertebrados (clase Ortonéctidos). Tienen solamente dos estratos de células, pero éstas no son homólogas de las capas germinales de los metazoos superiores. Tienen un ciclo vital complicado que aún no se conoce por completo. Su organización sencilla podría haber derivado de un antecesor más complejo semejante a un platelminto.

El filo Placozoos tiene solamente un único representante, un pequeño organismo marino laminar. También tienen sólo dos capas de células, pero algunos autores consideran que estas capas son homólogas del ectodermo y endodermo de los metazoos superiores. Los animales más próximos a los placozoos parecen ser los cnidarios.

Las esponjas (filo Poríferos) son un grupo marino numeroso con algunos representantes de agua dulce. Tienen varias células especializadas, pero no están organizadas en tejidos u órganos. Dependen del batido flagelar de sus coanocitos para la circulación del agua a través de sus cuerpos, que es fundamental para conseguir el alimento y para el intercambio de gases

respiratorios. Están sostenidas por esqueletos secretados de colágeno fibrilar, colágeno en forma de grandes fibras o filamentos (espongina), espículas silíceas o calcáreas, o una combinación de espículas y espongina en la mayoría de las especies.

Las esponjas se reproducen asexualmente por gemación, fragmentación y gémulas (yemas internas). La mayor parte de las esponjas son monoicas aunque no producen simultáneamente espermatozoides y ovocitos. La embriogenia es inusual, con una migración de células flageladas desde la superficie hacia el interior (parenquímula) o la producción de una anfiblastula con inversión y crecimiento de los macrómeros por encima de los micrómeros. Las esponjas tienen una gran capacidad de regeneración.

Las esponjas son un antiguo grupo, en apariencia un pariente filogenéticamente remoto de otros metazoos, pero la prueba molecular sugiere que son un grupo hermano de los eumetazoos. Su radiación adaptativa está basada en la elaboración de un sistema de circulación del agua y de alimentación por filtración, excepto para una familia de esponjas, en las que la alimentación por filtración ha sido sustituida por la carnívora y donde la simbiosis bacteriana supone un aporte nutritivo extra.

CUESTIONARIO

1. Describa brevemente y compare la hipótesis ciliada sincitial, la hipótesis colonial flagelada, y el origen polifilético de los metazoos. ¿Cual de las hipótesis parece más compatible con los datos disponibles?
2. Describa el modelo corporal de los Mesozoos y los Placozoos.
3. Cite ocho características de las esponjas.
4. Describa brevemente los tipos de organización asconoide, siconoide y leuconoide de las esponjas.
5. ¿Qué tipo de organización corporal de las esponjas es más eficaz y posibilita un mayor tamaño?
6. Defina lo siguiente: ostiolo, ósculo, espongocela, apopilos, prosopilos.

7. Defina lo siguiente: pinacocitos, coanocitos, arquocitos, esclerocitos, espongocitos, colenocitos.
8. ¿Qué material se encuentra en el esqueleto de todas las esponjas?
9. Describa los esqueletos de cada una de las clases de esponjas.
10. Describa cómo se alimentan, respiran y excretan las esponjas.
11. ¿Qué es una gémula?
12. Describa cómo se producen los gametos y el proceso de fecundación en la mayoría de las esponjas.
13. Compare la embriogénesis de la mayoría de las demosponjas con la de las calcáreas.
14. ¿Cuál es la mayor clase de esponjas y cuál es su tipo de organización?
15. ¿Cuál es el posible antecesor de las esponjas? Justifique la respuesta.

BIBLIOGRAFÍA

- Bergquist, P. R. 1978. Sponges. Berkeley, University of California Press. *Excelente monografía sobre la estructura, clasificación, evolución y biología general de las esponjas.*
- Bond, C. 1997. Keeping up with the sponges. *Nat. Hist.* **106**:22-25. *Las esponjas no están fijadas en una posición permanente; al menos alguna puede deslizarse sobre el sustrato. Haliclona loosanoffi puede desplazarse 4 mm por día.*
- Borchellini, C., M. Manuel, E. Alivon, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, and Y. Le Parco. 2001. Sponge paraphyly and the origin of Metazoa. *J. Evol. Biol.* **14**:1171-1179. *Los resultados de este estudio sugieren que los miembros de la clase Calcárea están más estrechamente relacionados con otros metazoos que con las esponjas silíceas.*
- Grell, K. G. 1982. Placozoa. In S.P. Parker (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 1. New York. McGraw-Hill Book Co. *Resumen de las características de los placozoos.*
- Hanelt, B., D. Van Schyndel, C. M. Adema, L.L. Lewia, and E. S. Loker. 1996. The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocoma* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis. *Mol. Biol. Evol.* **13**:1187-1191. *Los mesozoos ortonectidos se alinean con los triblásticos y no forman un taxón hermano con los rombozoos.*
- King, N., C. T. Hittinger, and S. B. Carroll. 2003. Evolution of key cell signaling and adhesion protein families predates the origin of animals. *Science* **301**:361-363. *Las células de los animales pluricelulares deben agregarse y comunicarse. En los metazoos las proteínas responsables de estas funciones son homólogas de las de los coanoflagelados.*
- Kobayashi, M., H. Furuya, and P. W. Holland. 1999. Dyciemiids are higher animals. *Nature*. **401**:762. *El análisis de la secuencia de los genes para las proteínas Hox muestran que los mesozoos son miembros del superfilo Lofotrocozoos y que han derivado de un grupo ancestral más complejo que ha sufrido simplificación durante su evolución al parasitismo. «No son animales primitivos y basales y no deberían excluirse de los Metazoos».*
- Medina, M., A. G. Collins, J. D. Silberman, and M. L. Sogin. 2001. Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. **98**:9707-9712. *Los datos moleculares apoyan la posición de las esponjas calcáreas en una rama distinta a la de las esponjas silíceas.*
- Nielsen, C. 1995. Animal evolution: interrelationship of living phyla. Oxford, Oxford University Press. *Se diseñan algunos esquemas de la evolución de los metazoos utilizando formas ancestrales hipotéticas.*
- Vacelet, J. and N. Boury-Esnault. 1995. Carnivorous sponges. *Nature* **373**:333-335. *Un fascinante artículo sobre la alimentación de estas esponjas. Trabajos posteriores demuestran que bacterias metanotróficas simbióticas proporcionan una segunda fuente de alimentación para estas esponjas.*
- Vogel, S. 1981. Life in moving fluids: the physical biology of flow. Princeton, Princeton University Press. *Una discusión general clara de cómo el flujo de agua afecta al diseño animal, con referencia específica al movimiento del agua en el cuerpo de la esponja.*
- Wainright, P. O., G. Hinkle, M.L. Sogin, S.K. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link Fungi. *Science* **260**:340-342. *Informa sobre la evidencia molecular de que el grupo hermano de los metazoos son los hongos y que los animales pluricelulares son monofiléticos.*
- Wood, R. 1990. Reef-building sponges. *Am. Sci.* **78**:224-235. *El autor presenta pruebas que demuestran que las esclerosponjas conocidas pertenecen a las clases Calcáreas o Demosponjas y que no es necesaria una clase Esclerosponjas separada.*
- Wyeth, R. C. 1999. Video and electron microscopy of particle feeding in sandwich cultures of the hexactinellid sponge, *Rhabdocalyptus dausoni*. *Invert. Biol.* **118**:236-242. *La fagocitosis no la realizan los coanoblastos sino la red trabecular, especialmente la red primaria. El autor sitúa a las Hexactinélidas en el subfilo Symplesma y el resto de los poríferos en el subfilo Cellularia.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Mesozoa and Parazoa
Phylum Placozoa
Phylum Porifera

Los animales radiados

Filo Cnidarios
Filo Ctenóforos



Tentáculos del coral Tubastraea coccinea del Caribe.

Una diminuta arma mágica

Aunque los miembros del filo Cnidarios tienen una organización más elevada que las esponjas, todavía son animales relativamente simples. La mayoría son sésiles; aquellos que no se fijan al sustrato, como las medusas, sólo pueden nadar débilmente. Ninguno puede perseguir a sus presas. Por ello, podríamos tener la falsa impresión de que los cnidarios están en este mundo para proporcionar comida fácil a otros animales. Lo cierto es, sin embargo, que muchos cnidarios son eficaces depredadores, capaces de matar y devorar presas mucho más organizadas, más rápidas y más inteligentes. Esto es posible porque poseen tentáculos cargados con diminutas y sofisticadas armas denominadas nematocistos.

Como el nematocisto es secretado dentro de la célula que lo contiene, está dotado de energía potencial para su descarga. Es como si una factoría fabricara un cañón que sa-

liera de la cadena de montaje listo y cargado con un proyectil en la recámara. Al igual que un cañón cargado, un nematocisto completo necesita solamente un pequeño estímulo para dispararse. Pero en vez de una bala, el nematocisto dispara un diminuto filamento. Con una velocidad de 2 m/s y una aceleración de 40 000 veces la de la gravedad, penetra instantáneamente en la presa y le inyecta una toxina paralizante. Si un pequeño animal es lo suficientemente desafortunado como para rozar uno de sus tentáculos, se encuentra repentinamente acribillado por cientos, o quizá miles, de nematocistos y es rápidamente inmovilizado. Algunos filamentos de nematocistos pueden penetrar en la piel humana, produciendo desde una leve comezón hasta un gran dolor, e incluso la muerte, según la especie. Una diminuta, pero también temible, arma mágica.

Posición en el reino animal

Los filos Cnidarios y Ctenóforos forman los animales radiados, caracterizados por su **simetría radial primaria o birradial**, que creemos ancestral para todos los eumetazoos. La simetría radial, en la que las partes del cuerpo se disponen concéntricamente alrededor de un eje oral-aboral, es especialmente apropiada para los animales sésiles o sedentarios y para los animales que flotan libres, ya que acceden a su entorno (o éste accede a ellos) igualmente por todos los lados. La simetría birradial es básicamente un tipo de simetría radial en la que sólo dos planos dividen al animal en dos imágenes «especulares» a lo largo del eje oral-aboral, debido a la presencia de alguna parte del cuerpo que es única o par. Todos los demás eumetazoos tienen una simetría bilateral primaria; esto es, son bilaterales o han derivado de un antecesor que fue bilateral.

Generalmente, ninguno de los dos filos ha progresado más allá del **nivel de organización tisular**, aunque se encuentran algunos órganos. En general, los ctenóforos son estructuralmente más complejos que los cnidarios.

Aportaciones biológicas

1. Ambos filos han desarrollado dos **capas germinales** bien definidas, ectodermo y endodermo; en algunos se presenta una tercera, o capa mesodérmica, que deriva embriológicamente del ectodermo. El modelo corporal es sacciforme y la pared del cuerpo se compone de dos capas diferentes, epidermis y gastrodermis, derivadas del ectodermo y del endodermo respectivamente. Una matriz gelatinosa o mesoglea, situada entre ambas capas, puede carecer de estructura, puede contener unas pocas células y fibras, o puede estar compuesta en gran parte por tejido conjuntivo mesodérmico y fibras musculares.
2. Una cavidad interna del cuerpo, la **cavidad gastrovascular**, está tapizada por la gastrodermis y tiene una única abertura, la boca, que también sirve de ano.

3. En la cavidad gastrovascular tiene lugar la **digestión extracelular**, y en las células gastrodérmicas la intracelular. La digestión extracelular permite la ingestión de partículas de alimento más grandes.
4. La mayoría de los radiados tienen **tentáculos**, o expansiones extensibles situadas alrededor del extremo oral, que contribuyen a la captura de alimento.
5. Los radiados son los animales más simples que poseen verdaderas **células nerviosas** (protoneuronas), aunque los nervios se disponen como un plexo, sin un sistema nervioso central.
6. Los radiados son los animales más simples con órganos sensoriales, que incluyen estatocistos bien desarrollados (órganos del equilibrio) y ocelos (órganos fotosensoriales).
7. La locomoción en las formas libres se logra por **contracciones musculares** (cnidarios) o mediante **peines ciliados (paletas natatorias)** (ctenóforos). No obstante, ambos grupos todavía están mejor adaptados para la flotación, o para ser llevados por las corrientes, que para una natación vigorosa.
8. El **polimorfismo*** en los cnidarios ha ampliado sus posibilidades ecológicas. En muchas especies la presencia de los estados pólipo (sésil y fijo) y medusa (nadadora libre), permite la ocupación por la misma especie de un hábitat bentónico (de fondo) y de un hábitat pelágico (de mar abierto). El polimorfismo también amplía las posibilidades de la complejidad estructural.
9. Estos filos tienen caracteres exclusivos, como los **nematocistos** (orgánulos urticantes) en los cnidarios, y los **coloblastos** (orgánulos adhesivos) y **paletas natatorias** en los ctenóforos.

* Debe advertirse que el polimorfismo aquí se refiere a la existencia de más de una forma estructural de individuos dentro de una especie, en contraste con el uso de la palabra en genética (p. 142) que se aplica a las diferentes formas alélicas de un gen en una población.

FILO CNIDARIOS

Este filo (Gr. *Knide*, ortiga, + L. *aria* [sufijo pl.], parecido a o relacionado con) es un interesante grupo con más de 9000 especies. Toma su nombre de las células llamadas **cnidocitos**, que contienen los orgánulos urticantes (**nematocistos**) característicos de este filo. Los nematocistos son formados exclusivamente por los cnidarios. Otro nombre del filo, Celenterados (Gr. *koilos*, concavidad, + *enteron*, intestino), se usa con menos frecuencia que el anterior; actualmente se emplea a veces para referirse a ambos filos de radiados, ya que su significado es aplicable a ambos.

Generalmente, se considera que los cnidarios se originaron muy cerca del grupo ancestral en el linaje de los

metazoos. Son un grupo antiguo con el registro fósil más largo de los metazoos, pues se remonta a más de 700 millones de años. Aunque su organización tiene una simplicidad estructural y funcional que no se encuentra en otros metazoos, constituyen una parte significativa de la biomasa en algunos lugares. Están ampliamente distribuidos en los hábitat marinos, y hay unos pocos de agua dulce. Aunque la mayoría son sésiles, o a lo sumo, con movimientos o natación lentos, son eficaces depredadores de organismos más veloces y complejos que ellos. El filo incluye alguna de las criaturas más extrañas y más adorables de la naturaleza: los hidroides ramificados con aspecto de planta; las anémonas semejantes a flores; las medusas; y los arquitectos del suelo del océano, los cora-

les córneos (látigos de mar, abanicos de mar, y otros) y los corales pétreos, cuyas construcciones calcáreas durante miles de años han producido grandes arrecifes e islas de coral (p. 314).

Los cnidarios se encuentran con mayor abundancia en hábitat marinos poco profundos, especialmente en lugares con temperaturas cálidas y regiones tropicales. No hay especies terrestres. Los hidroides coloniales se encuentran generalmente adheridos a conchas de moluscos, rocas, muelles y otros animales en aguas costeras poco profundas, aunque algunas especies se encuentran a grandes profundidades. Las medusas flotantes y nadadoras se hallan en mares abiertos y lagos, con frecuencia lejos de la costa. Las colonias flotantes, como la carabela portuguesa y *Veleva* (L. *velum*, velo, + *ellus*, sufijo dim.) tienen flotadores o velas, gracias a los cuales son arrastradas por el viento.

Algunos ctenóforos, moluscos y platelmintos comen hidroides portadores de nematocistos y usan estas estructuras urticantes para su propia defensa. Hay otros animales que se alimentan de cnidarios, pero éstos raramente sirven de alimento al hombre.

A veces los cnidarios viven en simbiosis con otros animales, a menudo como comensales sobre la concha u otras superficies de su hospedador. Ciertos hidroides (Figura 13-1) y anémonas de mar viven comúnmente sobre las caracolas habitadas por cangrejos ermitaños, a los que proporcionan cierta protección frente a los depredadores. En los tejidos de los cnidarios, especialmente en algunas hidras de agua dulce y en los corales formadores de arrecifes, suelen vivir algas en simbiosis. La presencia de las algas en estos corales limita su presencia a aguas relativamente poco profundas y claras, donde hay sufi-

ciente luz para las necesidades fotosintéticas del alga. Este tipo de corales son un componente esencial de los arrecifes de coral, y los arrecifes son hábitat extremadamente importantes en las aguas tropicales. Más adelante, en la página 314, se tratarán los arrecifes de coral.

Aunque muchos cnidarios tienen escasa importancia económica, los arrecifes de coral son una destacada excepción. Los peces y otros animales asociados con los arrecifes suministran cantidades sustanciales de alimento para el hombre, y los arrecifes tienen una importancia económica como la atracción turística. El coral noble se utiliza para hacer joyas y adornos, y las rocas coralinas sirven para realizar construcciones.

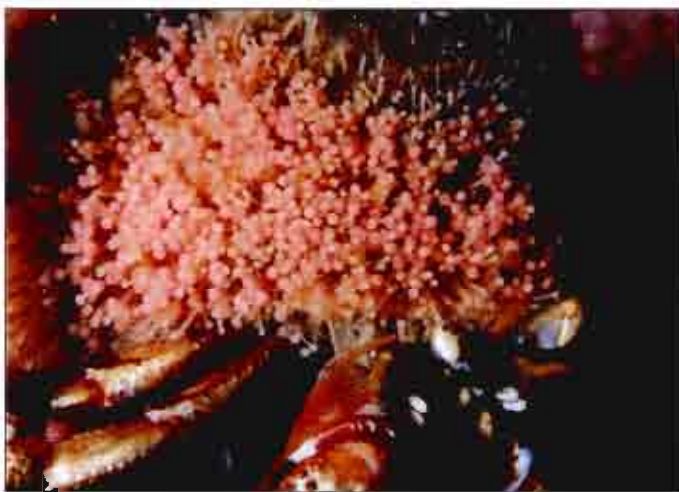
Las medusas planctónicas pueden tener cierta importancia como alimento para peces con valor comercial; aunque también ocurre a la inversa, los alevines de los peces pueden ser presas de los cnidarios.

Se reconocen cuatro clases de Cnidarios: Hidrozoos (la clase más variable, que incluye hidroides, corales de fuego, la carabela o fragata portuguesa, y otros), Escifozoos (las «verdaderas» medusas), Cubozoos (cubomedusas), y Antozoos (la clase mayor, incluye anémonas, corales pétreos, corales blandos, y otros).

Forma y función

Dimorfismo y polimorfismo en los Cnidarios

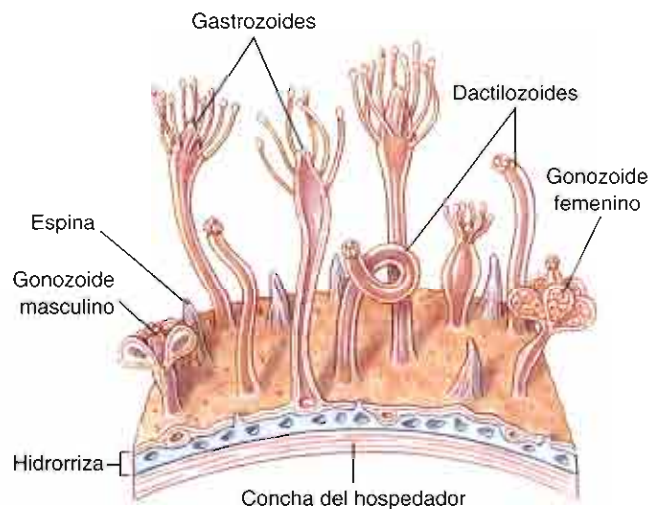
Uno de los más interesantes, y a veces más complicados, aspectos de este filo es el dimorfismo y el frecuente polimorfismo que manifiestan muchos de sus miembros. Todas las formas de cnidarios se ajustan a uno de dos tipos



A

Figura 13-1

A, Un cangrejo ermitaño con sus cnidarios comensales. La concha del caracol hospedador está cubierta por pólipos del hidrozoo *Hydractinia milleri*. El cangrejo consigue cierta protección frente a los depredadores, y los cnidarios un desplazamiento gratuito y porciones de alimento de la comida de su hospedador. B, Parte de la colonia de una *Hydractinia*, con los tres tipos de zooides y el estolón (hidrorriza) a partir del cual crece.



B

morfológicos: un **pólipo**, o forma hidroide, que está adaptado a una vida sésil o sedentaria, y una **medusa**, que está adaptada para la flotación o una vida nadadora libre (Fig. 13-2).

Superficialmente, el pólipo y la medusa son muy diferentes. Pero en realidad cada uno de ellos ha conservado el modelo corporal en forma de saco, que es básico en el filo (Fig. 13-2). Una medusa es esencialmente un pólipo no fijado, con la porción tubular ensanchada y aplanada en forma de campana.

Pólipos La mayoría de los pólipos tienen cuerpos tubulares. Una boca rodeada por tentáculos define el extremo oral del cuerpo. La boca conduce a un digestivo ciego o **cavidad** gastrovascular (Figura 13-2). El extremo aboral del pólipo generalmente está fijado al sustrato por un disco pedio u otro medio.

Los pólipos se pueden reproducir asexualmente por gemación, fisión o por laceración pedia. En la **gemación** se forma una protuberancia de tejido en una parte del pólipo viviente y se desarrollan una boca funcional y tentáculos (Figura 13-8). Si una yema se desprende del pólipo que la formó, da lugar a un clon. Si una yema permanece fijada al pólipo que la formó dará lugar a una colonia y el alimento puede ser compartido a través de una cavidad gastrovascular común (Figuras 13-1 y 13-9). Los pólipos que no producen yemas son solitarios; otros forman clones o colonias. A veces, cuando una colonia se fragmenta, la distinción entre colonias y clones no es clara.

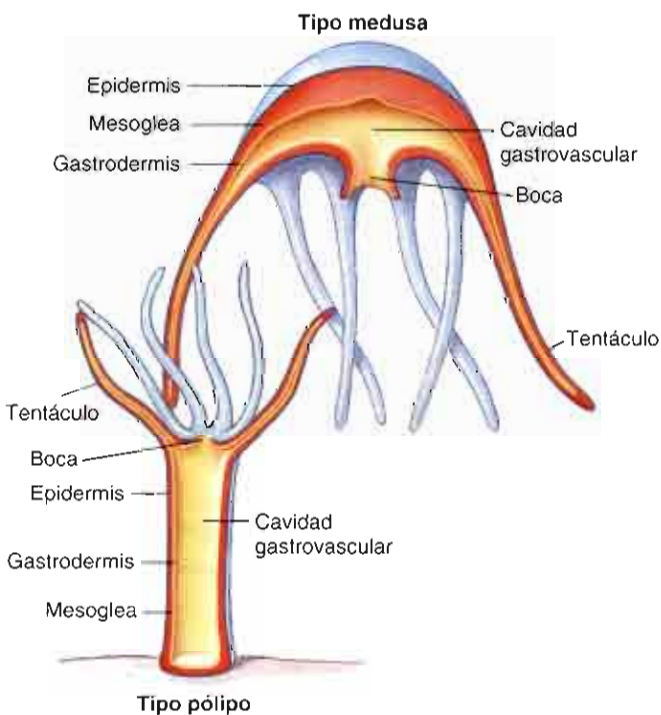


Figura 13-2

Comparación entre los individuos de tipo pólipo y medusa.

Características del filo Cnidarios

1. Completamente acuáticos, algunos de agua dulce pero la mayoría marinos.
2. **Simetría radial** o birradial alrededor de un eje longitudinal con extremos **oral** y **aboral**; sin cabeza definida.
3. Dos tipos básicos de individuos: **pólipos** y **medusas**.
4. Exoesqueleto o endoesqueleto de componentes quitinosos, calcáreos o proteínicos.
5. Cuerpo con dos capas, epidermis y gastrodermis, con mesoglea (**diblasticos**); en algunos, mesoglea con células y tejido conjuntivo (ectomesodermo) (**triblasticos**).
6. **Cavidad gastrovascular** (a menudo, ramificada o dividida por septos) con una abertura única que sirve como boca y ano; tentáculos extensibles que por lo general rodean la boca o región oral.
7. Órganos celulares urticantes denominados **nematocistos**, tanto en la epidermis como en la gastrodermis, o en ambos; los nematocistos abundan en los tentáculos, donde pueden formar baterías o anillos.
8. **Plexo nervioso** con sinapsis simétricas y asimétricas; con algunos órganos sensoriales; conducción difusa.
9. Sistema muscular (de tipo epiteliomuscular) formado por una capa externa de fibras longitudinales en la base de la epidermis y una interna de fibras circulares en la base de la gastrodermis; en los cnidarios más complejos hay modificaciones de este modelo, como la presencia de haces de fibras independientes en la mesoglea.
10. Reproducción asexual por gemación (en los pólipos) o reproducción sexual por gametos (en todas las medusas y algunos pólipos); las formas sexuales son monoicas o dioicas; **larva plánula**; segmentación holoblástica indeterminada.
11. Sin sistemas excretor y respiratorio.
12. Sin cavidad celomática.

Una cavidad gastrovascular compartida permite la especialización de los pólipos. Muchas colonias incluyen distintos tipos morfológicos de pólipos, cada uno especializado en una determinada función, como la alimentación, la reproducción o la defensa (Figura 13-1). Dichas colonias presentan **polimorfismo** (no se debe confundir con el uso de este término en la genética de poblaciones, introducido en el Capítulo 6). En la clase Hidrozoos, los **hidrantes**, o pólipos alimentadores, se distinguen fácilmente de los reproductores, o **gonangios**, por carecer éstos de tentáculos. Los gonangios típicamente forman medusas.

Otros métodos de reproducción asexual de los pólipos son la fisión, mediante la cual un individuo se divide por la mitad cuando un lado del pólipo tira en sentido

contrario del otro, o la laceración pedia, por la que el tejido que rodea al disco pedio forma nuevos pólipos diminutos. La laceración pedia y la fisión son comunes en las anémonas de mar, de la clase Antozoos.

Medusas Las medusas generalmente son nadadoras libres y tienen cuerpos con forma de campana o paraguas (Figuras 13-2 y 13-11). A menudo exhiben simetría tetrámera, por lo que las partes del cuerpo se disponen en cuartos. La boca suele estar en el centro del lado cóncavo (subumbrelar), y puede desplazarse hacia la parte inferior de unos lóbulos rizados que se extienden muy lejos de la umbrela o campana (Figura 13-16). Los tentáculos se prolongan hacia el exterior desde la periferia de la umbrela. Las medusas de la clase Escifozoos a menudo se denominan escifomedusas, mientras que a las de la clase Hidrozoos se conocen como hidromedusas.

Ciclos vitales

En el ciclo vital de un cnidario los pólipos y las medusas tienen papeles diferentes. La secuencia particular de formas en el ciclo vital varía en las diversas clases de cnidarios, pero por lo general, un cigoto da lugar a una larva plánula móvil. La plánula se asienta en una superficie dura y por metamorfosis da lugar a un pólipo. Un pólipo puede formar otros pólipos asexualmente, pero con el tiempo produce medusas libres nadadoras por reproducción asexual (Figuras 13-9 y 13-19). Los pólipos producen medusas por gemación, o por otros métodos especializados como la **estrobilación** (p. 306). Las medusas se reproducen sexualmente y son dioicas.

Las especies que en su ciclo vital tienen un pólipo fijado y una medusa nadadora, pueden adquirir las ventaj

as de los ambientes pelágico (mar abierto) y bentónico (fondo). Las medusas de la clase Escifozoos son grandes y visibles, y los pólipos muy pequeños. La mayoría de los hidroideos coloniales de la clase Hidrozoos también se caracterizan por tener un estado pólipo y un estado medusa. No obstante, algunos hidrozoos presentan colonias que son arrastradas por la superficie del océano asidas a una pequeña vela o flotador, en lugar de estar fijadas a un sustrato duro. *Veella* es una de estas colonias, y la carabela portuguesa *Physalia* es otra. *Physalia* utiliza un pólipo hinchado como flotador lleno de gas (Figura 13-14); aquí no hay medusa. *Hydra* es otro hidrozoo inusual, en el que el único estado del ciclo vital es un pequeño pólipo duciacuícola. Los miembros de la clase Antozoos, como las anémonas y corales, también carecen de medusas, de manera que los pólipos se reproducen sexualmente.

Pared del cuerpo

El cuerpo de los cnidarios está formado por una epidermis externa, derivada del ectodermo, y una gastrodermis interna, derivada del endodermo, con una mesoglea entre ellas (Figura 13-2). La gastrodermis tapiza la cavidad digestiva e interviene principalmente en la digestión. En los pólipos del hidrozoo solitario *Hydra*, la capa epidérmica contiene varios tipos celulares (Figura 13-3), entre ellos células epitelio musculares, intersticiales, glandulares, sensoriales y nerviosas (pp. 299-300), así como cnidocitos (p. 297). Los cuerpos de los cnidarios se extienden, contraen, doblan y laten, todo ello en ausencia de verdaderas células musculares derivadas del mesodermo. En su lugar, la mayor parte de la epidermis está formada por células epitelio musculares que sirven para revestir y

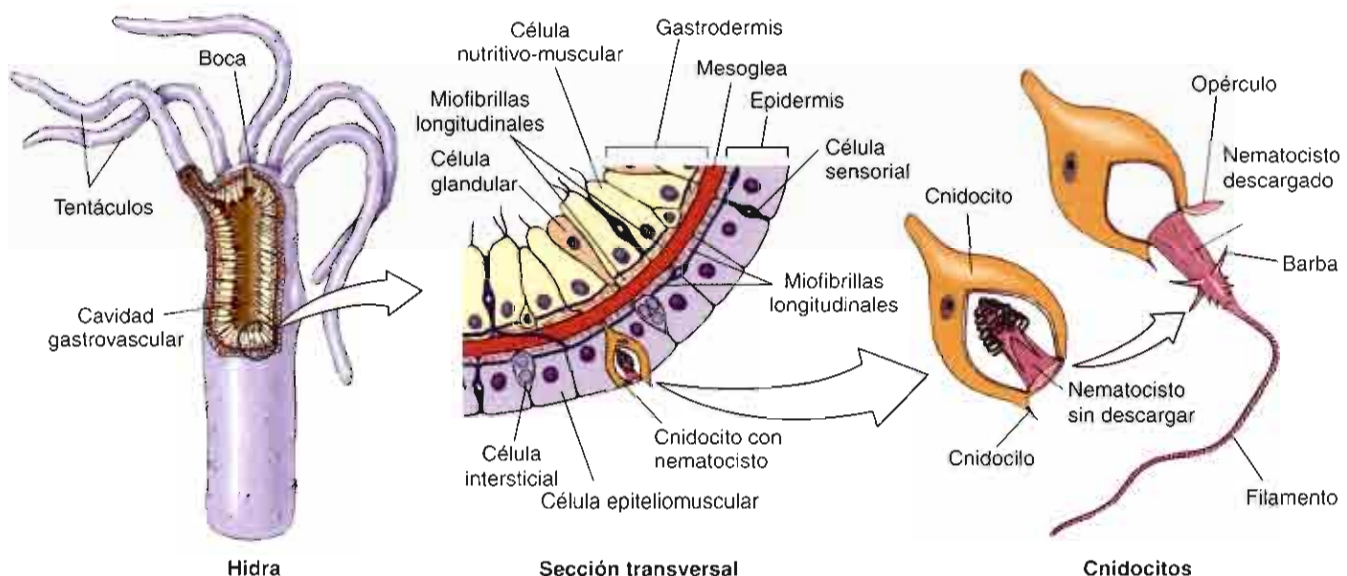


Figura 13-3

A la derecha, estructura de una célula urticante. En el centro, una parte de la pared del cuerpo de una hidra. Los cnidocitos que contienen nematocistos se originan de células intersticiales de la epidermis.

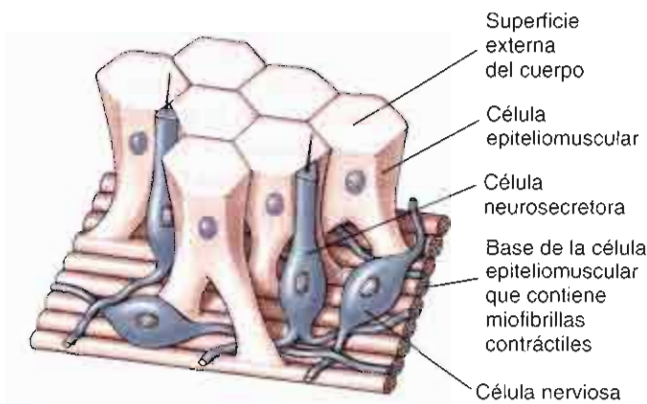


Figura 13-4

Células epiteliomusculares y nerviosas de hidra.

para la contracción muscular (Figura 13-4). Las bases de casi todas estas células se extienden paralelas al tentáculo o al eje corporal, y contienen miofibrillas; forman el equivalente funcional de una capa de músculos longitudinales próximos a la mesoglea. La contracción de estas fibrillas acortan el cuerpo o los tentáculos.

La mesoglea se sitúa entre la epidermis y la gastrodermis, y se fija en ambas capas (Figura 13-2). Es gelatinosa, y las células epidérmicas y gastrodérmicas envían prolongaciones dentro de ella. En los pólipos la mesoglea es una capa continua que se extiende por el cuerpo y los tentáculos, más fina en éstos y más gruesa en la porción del tronco. Esta disposición permite a la región pedia, en la base del animal, resistir una gran tensión mecánica y dar a los tentáculos una mayor flexibilidad.

La mesoglea contribuye al soporte del cuerpo y actúa como un tipo de esqueleto elástico. En la clase Antozoos, la mesoglea es consistente y posee células ameboides. La capa de mesoglea es también muy gruesa en las medusas de los escifozoos, con células ameboides y fibras. La umbrela tiene una firme consistencia, a pesar de que un 95 a 96% de la gelatinosa mesoglea es agua. La boyante masa de mesoglea «gelatinosa» caracteriza a las verdaderas medusas. La mesoglea de la umbrela de las hidromedusas es mucho más delgada y carece de células ameboides o fibras.

Cnidocitos

Como atestiguan diversas pruebas, muchos cnidarios son depredadores muy eficaces de presas mucho más grandes e inteligentes que ellos. Esta depredación eficaz es posible por el amplio equipamiento de los tentáculos con un tipo celular exclusivo, el cnidocito (Figura 13-3). Los cnidocitos se originan en invaginaciones de las células ectodérmicas y, en algunas formas, en las células gastrodérmicas. Cada cnidocito produce uno de los más de 20 tipos diferentes de orgánulos denominados **cnidos** (Figura 13-5) que son descargados por la célula. Durante

su desarrollo, el cnidocito se denomina **cnidoblasto**. Cuando su cnido se ha descargado, el cnidocito es absorbido y reemplazado.

Uno de los tipos de cnido, el **nematocisto** (Figura 13-3), es utilizado para inyectar una toxina para la captura de las presas y defensa. Los nematocistos son finas cápsulas compuestas por un material semejante a la quitina y que contiene una «hebra» tubular enrollada, o filamento, que es una continuación del extremo estrechado de la cápsula. Este último está recubierto por una pequeña tapa u **opérculo**. El interior del filamento no descargado puede llevar minúsculas púas o espinas. No todos los nematocistos tienen púas o inyectan veneno. Algunos, por ejemplo, no penetran en la presa sino que se retraen rápidamente como un resorte después de la descarga, apresando y sujetando una parte de la presa capturada en el filamento enrollado (Figura 13-5). Los nematocistos adhesivos generalmente no se descargan para la captura de alimento (véase p. 300).

Excepto en los Antozoos, los cnidocitos están provistos de un **cnidocilo** en forma de gatillo, que es un cilio modificado. Los cnidocitos de los antozoos tienen un mecanorreceptor ciliado algo diferente. En algunas anémonas, y quizá en otros cnidarios, pequeñas moléculas orgánicas de la presa «sintonizan» los mecanorreceptores, sensibilizándolos en la frecuencia de vibración producida por la natación de la presa. La estimulación táctil produce la descarga del nematocisto.

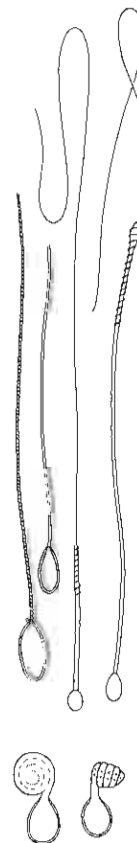


Figura 13-5

Varios tipos de nematocistos descargados. En la parte inferior hay dos esquemas de un tipo que no penetra en la presa, sino que se retrae como un resorte, sujetando una pequeña porción de la presa cuando lo hace.

El mecanismo de descarga del nematocisto es muy interesante. Pruebas recientes indican que la descarga se debe a una combinación de fuerzas tensionales generadas durante la formación del nematocisto, y a la asombrosa presión osmótica que hay en el interior del nematocisto: 140 atmósferas. Cuando se estimula su descarga, la alta presión osmótica interna hace que el agua se precipite dentro de la cápsula. El opérculo se abre, y el rápido incremento de la *presión hidrostática* dentro de la cápsula, empuja con gran fuerza al filamento y éste se evagina hacia el exterior. En el extremo evertido del filamento, las púas se extienden hacia fuera como diminutas varillas con forma de espadas. Esta diminuta pero terrible arma inyecta veneno cuando penetra en la presa.

Obsérvese de nuevo la diferencia entre presión osmótica e hidrostática (p. 54). El nematocisto no necesita realmente alcanzar 140 atmósferas de presión hidrostática en su interior, ya que tal presión indudablemente le haría explotar. Como el agua se precipita en su interior durante la descarga, la presión osmótica baja rápidamente mientras la presión hidrostática aumenta.

Los nematocistos de la mayoría de los cnidarios no son perjudiciales para el hombre y en el peor de los casos pueden ser una molestia. No obstante, las picaduras de la carabela portuguesa (Figura 13-14) y de ciertas medusas son muy dolorosas y, en algunos casos, peligrosas (véase nota, p. 307).

Alimentación y digestión

Los pólipos son típicamente carnívoros, capturan las presas con sus tentáculos y, a través de la boca, las pasan a la cavidad gastrovascular para digerirlas. En *Hydra*, los tentáculos son huecos y la cavidad del tentáculo comunica con la cavidad gastrovascular. Dentro de ésta, las células glandulares descargan enzimas sobre el alimento para iniciar la digestión extracelular, teniendo lugar la digestión extracelular en la gastodermis (p. 301).

Los hidrantes de una colonia de hidrozooos son como hidras en miniatura; capturan y digieren la presa extracelularmente, luego pasan el material digerido a la cavidad gastrovascular común donde tiene lugar la digestión intracelular (p. 302). En las hidromedusas el tipo de alimento y el sistema digestivo son similares a los del pólipo. No obstante, el cuerpo está orientado con la boca hacia abajo en el centro de la umbrela; la boca se encuentra en el extremo de un tubo denominado **manubrio** (Figura 13-12).

Las escifomedusas son generalmente más grandes que las hidromedusas, aunque su forma básica es similar. El extremo de la boca se prolonga como un manubrio, que a menudo presenta cuatro brazos orales rizados, a veces denominados lóbulos bucales, y que sirve para capturar e ingerir la presa (Figura 13-19).

Los pólipos de los Antozoos, como las anémonas de mar, son carnívoros, se alimentan de peces o de casi cualquier otro animal de tamaño conveniente. Pueden extender o contraer sus tentáculos en la búsqueda de pequeños vertebrados e invertebrados, a los que vencen con los tentáculos y nematocistos y conducen a la boca. Unas pocas especies se alimentan de grandes presas. Los corales suplementan su nutrición asimilando el carbono de sus algas simbiotas (pp. 314-315).

Plexo nervioso

El plexo nervioso de los cnidarios es uno de los mejores ejemplos de sistema nervioso difuso en el reino animal. Este plexo de células nerviosas se encuentra en la base de la epidermis y de la gastrodermis, formando dos redes nerviosas interconectadas. Las prolongaciones nerviosas (axones) terminan en sinapsis con otras células nerviosas o en uniones con células sensoriales u órganos efectores (nematocistos o células epitelio musculares). Los impulsos nerviosos son transmitidos de una célula a otra mediante la liberación de un neurotransmisor desde pequeñas vesículas de un lado de la sinapsis o unión (p. 824). La transmisión unidireccional entre las células nerviosas en animales superiores está asegurada ya que las vesículas se localizan sólo en un lado de la sinapsis. No obstante, los plexos nerviosos de los cnidarios son peculiares porque muchas de las sinapsis tienen vesículas neurotransmisoras en ambos lados, permitiendo la transmisión a través de la sinapsis en ambas direcciones. Otra peculiaridad de los nervios de los cnidarios es la ausencia de material envolvente (mielina) en los axones.

No hay concentraciones de grupos de células nerviosas que sugieran un «sistema nervioso central». De cualquier modo, los nervios aparecen agrupados en los «anillos nerviosos» de las medusas de los hidrozooos y en los órganos sensoriales marginales de las medusas de los escifozoos. En algunos cnidarios los plexos nerviosos forman dos sistemas o más: en los escifozoos hay un sistema de conducción rápida para coordinar los movimientos de natación y uno más lento para coordinar los movimientos de los tentáculos.

Téngase en cuenta que, para los animales con simetría radial, la presencia de un sistema nervioso central con un cerebro tiene un escaso valor adaptativo. El ambiente que le rodea es el mismo por todas partes, y no existe control sobre la dirección de aproximación a la presa.

Las células nerviosas del plexo efectúan sinapsis con células sensoriales delgadas que reciben estímulos externos, y uniones con células epitelio musculares y nematocistos. Las fibras contráctiles de las células epitelio musculares, junto con la combinación célula nerviosa del plexo-célula sensorial, se designan a menudo como **sis-**

tema neuromuscular, un importante suceso en la evolución del sistema nervioso. El plexo nervioso se originó tempranamente en la evolución de los metazoos, y filogenéticamente nunca se ha perdido por completo. Los anélidos lo tienen en sus sistemas digestivos. En el aparato digestivo del hombre está representado por los plexos nerviosos de su musculatura. Los rítmicos movimientos peristálticos del estómago y del intestino están coordinados por esta réplica del plexo nervioso de los cnidarios.

Clase Hidrozoos

La mayoría de los hidrozoos son marinos y coloniales, y el ciclo de vida típico incluye un estado pólipo asexual y un estado medusa, sexual. Algunos, no obstante, carecen de la forma medusa, como la hidra de agua dulce. Algunos hidroides marinos no tienen medusas libres (Fig. 13-6), mientras que ciertos hidrozoos sólo tienen el estado medusa y carecen del pólipo.

Las hidras, aunque no son hidrozoos típicos, son ampliamente utilizadas como introducción a los Cnidarios, por su tamaño y fácil adquisición. Combinando su estudio con el de un hidroide colonial representativo como *Obelia* (Gr. *obelias*, pastel redondo) se obtiene una excelente panorámica de la clase Hidrozoos.

Hydra: un hidrozoo de agua dulce

La hidra común de agua dulce (Figura 13-7) es un pólipo solitario y uno de los pocos cnidarios encontrados en agua dulce. Su hábitat normal es la parte inferior de las hojas acuáticas y espadañas que ocupan charcas y arroyos de agua limpia y fresca. La familia de la hidra se encuentra en todo el mundo, con 16 especies en América del Norte.

Modelo corporal El cuerpo de la hidra puede extenderse hasta lograr una longitud de 25 a 30 mm, o contraerse hasta quedar como una pequeña masa gelatinosa. Tiene el aspecto de un tubo cilíndrico con el extremo aboral alargado, formando un delgado tallo, que termina en un **disco basal** o **disco pedio** para la fijación. A diferencia de los pólipos coloniales, que están fijos permanentemente, la hidra puede moverse libremente por deslizamiento de su disco basal, ayudada por las secreciones mucosas, o bien puede desplazarse como un «gusano medidor», curvándose y apoyando sus tentáculos sobre el sustrato. Incluso puede plegarse sobre sí misma y, formando una burbuja de gas en su disco basal, flotar hacia la superficie. En el centro del disco basal puede haber un poro excretor.

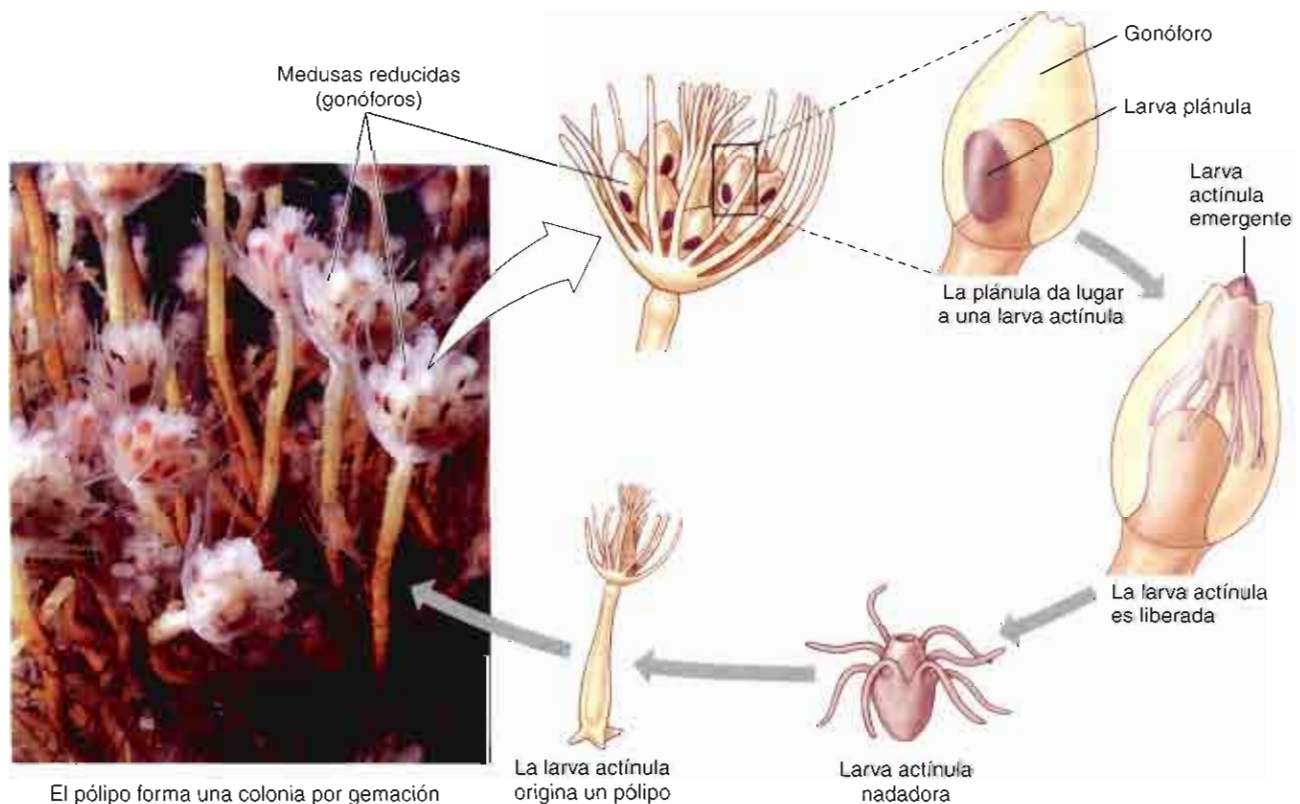


Figura 13-6

En algunos hidroides, como *Tubularia crocea*, las medusas están reducidas a tejido gonadal y no se desprenden. A estas medusas reducidas se las conoce como gonóforos.



Figura 13-7

Una hidra captura una pulga de agua desprevenida con los nematocistos de sus tentáculos. Esta hidra ya tiene en su interior otra pulga de agua ingerida previamente.

Tipos de células epidérmicas La capa epidérmica contiene células epitelio musculares, intersticiales, glandulares, cnidocitos, y células nerviosas y sensoriales.

Las **células epitelio musculares** forman la mayor parte de la epidermis y sirven como cubierta y para la contracción muscular (Figura 13-4). Las bases de la mayoría de estas células se extienden paralelas a los tentáculos o al eje del cuerpo y contienen miofibrillas, de modo que forman una capa de musculatura longitudinal próxima a la mesoglea. La contracción de estas fibras acorta el cuerpo o los tentáculos.

Las **células intersticiales** son células indiferenciadas que se encuentran entre las bases de las células epitelio musculares. La diferenciación de las células intersticiales da lugar a cnidoblastos, células sexuales, yemas, células nerviosas y otros tipos, pero generalmente no produce células epitelio musculares (que se reproducen por sí mismas).

Las **células glandulares** son células altas que se encuentran alrededor del disco basal y de la boca, y secretan una sustancia adhesiva para la fijación y a veces una burbuja de gas para la flotación (Figura 13-3).

Hace 230 años, Abraham Trembley se sorprendió al descubrir que las secciones aisladas del tallo de la hidra podían regenerarse y formar cada una de ellas un animal completo. Desde entonces se han publicado unas 2000 investigaciones sobre la hidra, convirtiéndose este organismo en un modelo clásico para el estudio de la diferenciación morfológica. Los mecanismos que regulan la morfogénesis tienen gran importancia práctica, y la simplicidad de la hidra se presta para estas investigaciones. Se han descubierto las sustancias que controlan el desarrollo (morfogénesis), así como las que determinan qué extremo del pedúnculo cortado desarrollará la boca y los tentáculos. Estas sustancias pueden presentarse en las células en concentraciones extremadamente bajas (10^{-10} M).

Los **cnidocitos** que contienen los nematocistos se extienden por toda la epidermis. La hidra tiene tres tipos funcionales de nematocistos: los que penetran en la presa e inyectan el veneno (penetrantes, Figura 13-3); los que envuelven y enredan a la presa (envolventes); y los que secretan una sustancia adhesiva utilizada en la locomoción y fijación (glutinantes).

Las **células sensoriales** están dispersas entre las demás células de la epidermis, especialmente cerca de la boca y de los tentáculos y en el disco basal. El extremo libre de cada célula sensorial lleva un flagelo, que es el receptor sensorial para los estímulos químicos y mecánicos. El otro extremo se ramifica en finas prolongaciones que forman sinapsis con las células nerviosas.

Las **células nerviosas** de la epidermis son generalmente multipolares (tienen muchas prolongaciones), aunque en los cnidarios más organizados pueden ser bipolares (con dos prolongaciones). Sus prolongaciones (axones) forman sinapsis con las células sensoriales y otras células nerviosas, y uniones con las células epitelio musculares y los cnidocitos. Hay sinapsis unidireccionales (morfológicamente asimétricas) y bidireccionales con otras células nerviosas.

Tipos de células gastrodérmicas La gastrodermis, una capa de células que tapiza la cavidad gastrovascular, contiene principalmente grandes células epiteliales columnares ciliadas, con bases planas irregulares. Las células de la gastrodermis incluyen células nutritivo-musculares, intersticiales y glandulares.

Las **células nutritivo-musculares** son, por lo general, células columnares altas con bases que se extienden lateralmente y que contienen miofibrillas. Éstas son perpendiculares al eje del cuerpo o de los tentáculos, y forman una capa de musculatura circular. No obstante, esta capa muscular es muy débil en la hidra y la extensión longitudinal del cuerpo y de los tentáculos se lleva a cabo principalmente por un incremento del volumen de agua en la cavidad gastrovascular. El agua es conducida a través de la boca mediante el batido de los cilios de las células nutritivo-musculares. De este modo, el agua de la cavidad gastrovascular actúa como un **esqueleto hidrostático**. Los dos cilios del extremo libre de cada célula también sirven para la circulación del alimento y de los fluidos en la cavidad digestiva. A menudo, las células contienen un gran número de vacuolas digestivas. Las células en la hidra verde (*Chlorohydra*) (Gr. *chloros*, verde, + *hydra*, monstruo mítico con nueve cabezas que mata a Hércules) llevan algas verdes (zooxantelas, filo Clorofitas) que dan a las hidras su coloración. Posiblemente sea este un caso de mutualismo, ya que las algas utilizan el dióxido de carbono de la respiración de la hidra para formar los compuestos orgánicos útiles para el hospedador. A cambio, las algas reciben refugio y probablemente otros beneficios fisiológicos.

Las **células intersticiales** están esparcidas entre las bases de las células nutritivas. Se transforman en otros tipos celulares cuando es necesario.



Figura 13-8

Hidra con una yema en desarrollo y un ovario.

Las **células glandulares** del hipostoma y de la columna secretan enzimas digestivas. Las glándulas mucosas que rodean la boca ayudan a la digestión.

En la gastrodermis no hay cnidocitos.

Alimentación y digestión Las hidras se alimentan de pequeños crustáceos, anélidos y larvas de insectos. La boca, localizada en una elevación cónica denominada **hipostoma**, está rodeada por 6 a 10 tentáculos huecos que, como el cuerpo, puede extenderse enormemente cuando el animal está hambriento.

La boca se abre en la **cavidad gastrovascular** (también llamada celénteron), que comunica con las cavidades de los tentáculos. Una hidra espera a sus presas con los tentáculos extendidos (Figura 13-7). Las presas que rozan sus tentáculos pueden encontrarse arponeadas por baterías de nematocistos que las paralizan, aunque sean mayores que la hidra. Los tentáculos se mueven hacia la boca, que se ensancha lentamente. La boca, bien lubricada con las secreciones mucosas, se desliza sobre la presa, la rodea y la engulle por completo.

El activador que realmente causa la apertura de la boca es la forma reducida del glutatión, que se encuentra, en alguna medida, en todas las células vivientes. El glutatión es liberado por la presa a través de las heridas producidas por los nematocistos, pero la hidra sólo devora aquellos animales que liberan suficiente sustancia como para activar su respuesta alimentaria. Este mecanismo explica cómo la hidra distingue entre *Daphnia*, que le gusta, y algunas otras formas que rechaza. Si ponemos glutatión en agua que contenga hidras, cada una de ellas realizará los movimientos de alimentación aunque no haya presas.

Dentro de la cavidad gastrovascular, las células glandulares descargan enzimas sobre el alimento. La digestión se inicia en la cavidad gastrovascular (digestión extracelular), aunque muchas de las partículas de alimento

son dirigidas por los pseudópodos hacia el interior de las células nutritivo-musculares de la gastrodermis, donde tiene lugar la digestión intracelular. Las células ameboides pueden llevar partículas no digeridas hacia la cavidad gastrovascular, donde finalmente son expulsadas junto con otros materiales no digeribles.

Reproducción Las hidras se reproducen sexual y asexualmente. En la reproducción asexual, las yemas aparecen como evaginaciones de la pared del cuerpo y desarrollan hidras jóvenes que finalmente se desprenden del progenitor. La mayor parte de las especies son dioicas. Las gónadas temporales (Figura 13-8) generalmente aparecen en el otoño, estimuladas por las temperaturas más bajas y, quizá también, por la reducida aireación de las aguas estancadas. Por lo general, los huevos maduran en el ovario de uno en uno y son fecundados por los espermatozoides vertidos en el agua.

Los cigotos sufren una segmentación holoblástica que forma una blástula hueca. La parte interna de la blástula se delamina para formar el endodermo (gastrodermis), y la mesoglea se deposita entre el ectodermo y el endodermo. Antes de separarse del progenitor, se forma un quiste alrededor del embrión que le permitirá sobrevivir durante el invierno. Las hidras jóvenes surgen en primavera, cuando el tiempo es favorable.

Colonias de hidroides

Los hidroides que tienen un estado medusa en su ciclo vital son mucho más representativos de la clase Hidrozoos que las hidras. Para explicar el tipo hidroide (Figura 13-9) a los estudiantes, se suele utilizar *Obelia* en las prácticas de laboratorio.

Un hidroide típico tiene una base, un tallo, y uno o más zooides terminales. La base por la que la colonia se fija al sustrato es un estolón con forma de raíz, o **hidrorriza**, de la cual parten uno o más tallos denominados **hidrocaules**. La parte celular viva del hidrocaule es un **cenosarco** tubular, formado por las tres capas típicas de los cnidarios, que rodean al celénteron (cavidad gastrovascular). La cubierta protectora del hidrocaule es una funda quitinosa inerte o **perisarco**. Los pólipos individuales, o zooides, están unidos al hidrocaule, y muchos de ellos son pólipos alimentadores denominados **hidrantes** o **gastrozoides**. Éstos pueden ser tubulares, con forma de botella o de vaso, pero todos tienen una boca terminal y un círculo de tentáculos. En las formas tecaadas, como *Obelia*, el perisarco se continúa a modo de copa protectora alrededor del pólipo, dentro de la cual puede retraerse para su protección (Figura 13-9). En otras (atecaadas) el pólipo es desnudo (Figura 13-10), y en ciertos casos el perisarco constituye una película fina y poco aparente.

Los hidrantes, muy semejantes a hidras en miniatura, capturan e ingieren las presas: diminutos crustáceos, gusanos y larvas, y proporcionan alimento para toda la colonia. Tras realizarse una digestión extracelular en el hi-

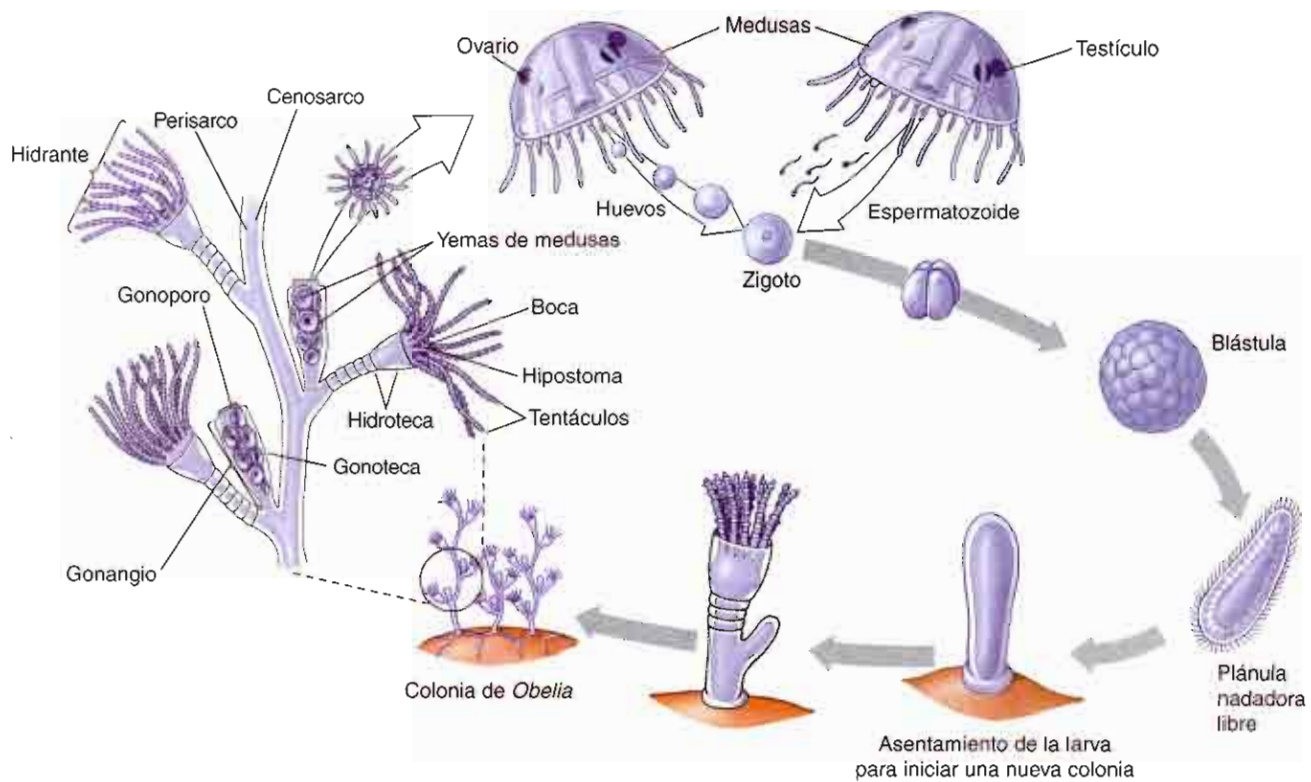


Figura 13-9

Ciclo vital de *Obelia*, en el que se muestra la alternancia de los estados pólipo (asexual) y medusa (sexual). *Obelia* es un hidroide tecado, es decir, sus pólipos y sus tallos están protegidos por las prolongaciones de la cubierta inerte.

drante, el caldo digestivo pasa a la cavidad gastrovascular común donde es captado por las células gastrodérmicas, en las que tiene lugar la digestión intracelular.

La circulación dentro de la cavidad gastrovascular es una función realizada por la gastrodermis ciliada, aunque también ayudan las contracciones rítmicas y las pulsaciones del cuerpo de los hidroides.

Al igual que las hidras, se reproducen asexualmente por gemación; los hidroides coloniales producen nuevos individuos a partir de yemas, aumentando así el tamaño de la colonia. Por gemación se originan nuevos pólipos alimentadores y también yemas de medusas en la colonia. En *Obelia* estas yemas de medusa se forman a partir de un pólipo reproductor denominado **gonangio**. Las jóvenes medusas abandonan la colonia como individuos nadadores libres que maduran y producen gametos (óvulos y espermatozoides) (Figura 13-9). En algunas especies las medusas permanecen fijas a la colonia y liberan sus espermatozoides desde ella. En otras especies las medusas no se desarrollan nunca y los gametos son producidos por gonóforos masculinos y femeninos (Figura 13-10). De la embriogénesis del cigoto resulta una larva plánula ciliada que nada durante algún tiempo. Después se fija al sustrato y se forma un diminuto pólipo que origina, por gemación, la colonia hidroide, completando así el ciclo.

Las medusas de los hidroides son generalmente más pequeñas que las de los escifozoos, oscilando entre 2 ó 3 mm a varios centímetros de diámetro (Figura 13-11). El borde de la campana se mete hacia dentro formando un **velo** con forma de estante, que cierra parcialmente el lado abierto de la campana y se utiliza para nadar (Figura 13-12). Las pulsaciones musculares que llenan y vacían alternadamente la campana impulsan al animal, con el lado aboral por delante, a modo de una débil «propulsión a chorro». Los tentáculos unidos al borde de la campana son ricos en nematocitos.

La boca, que se abre en el extremo de un **manubrio** colgante, conduce a un estómago y a cuatro canales radiales que comunican con un canal anular alrededor del borde de la campana, y éste se comunica con los tentáculos huecos. Así, la cavidad gastrovascular se continúa desde la boca hasta los tentáculos, y todo el sistema está tapizado por gastrodermis. La nutrición es semejante a la de los hidrantes.

El plexo nervioso se concentra generalmente en dos anillos nerviosos en la base del velo. El borde de la campana presenta células sensoriales y, por lo común, también lleva dos clases de órganos sensoriales: **estatocistos**, que son pequeños órganos del equilibrio (Figura 13-12B), y **ocelos**, que son órganos fotosensibles.

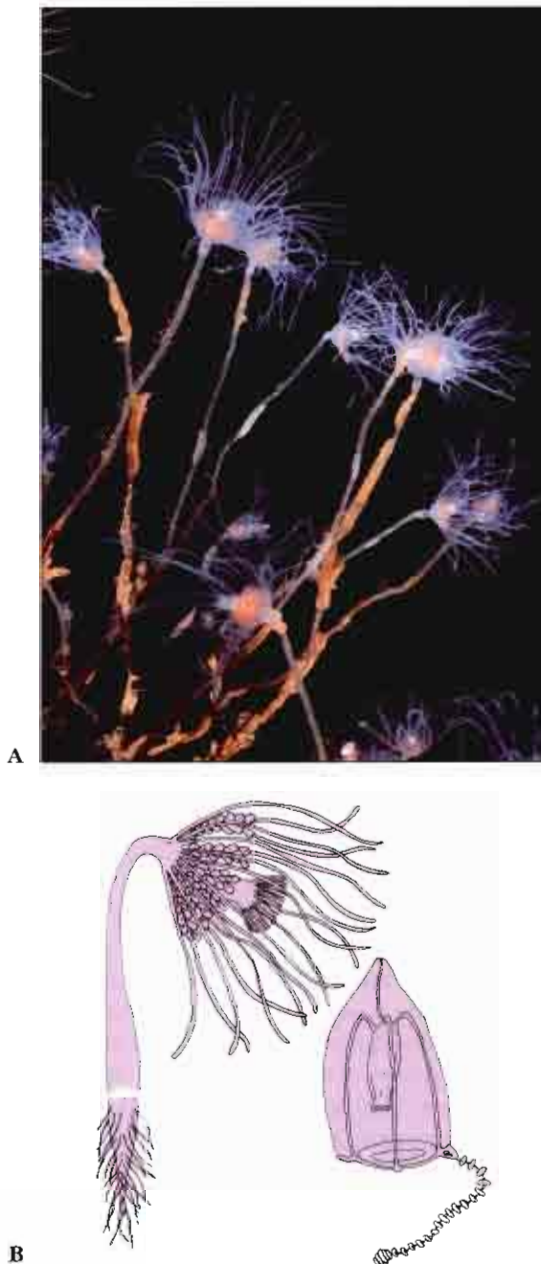


Figura 13-10

Hidroides atecados. A, *Ectopleura integra*, un pólipo solitario con hidrantes desnudos y gonóforos. B, *Corymorpha* es un hidroide solitario. Produce medusas libres nadadoras, cada una con un único tentáculo rastrero.

Medusas de agua dulce

La medusa de agua dulce *Craspedacusta sowerbii* (Figura 13-13) (orden Hidroideos) puede haber evolucionado de antecesores marinos en el río Yangtsé de China. Esta interesante forma se encuentra ahora en muchas partes de Europa, en los Estados Unidos y en parte de Canadá, introducida probablemente con cargamentos de plantas acuáticas. La medusa puede alcanzar un diámetro de 20 mm.

La fase pólipo de este animal es diminuta (2 mm) y tiene una forma muy simple, sin perisarco y sin tentáculos. Aparece en colonias de unos pocos pólipos. Durante mucho tiempo no se reconoció su relación con la medusa, de manera que al pólipo se le dio un nombre aparte, *Microhydra ryderi*. Debido a su relación con la medusa y a la ley de prioridad, ambos, pólipo y medusa, deberían llamarse *Craspedacusta* (neolatín: *craspedon*, velo; + Gr., *kystis*, ampolla).

El pólipo tiene tres métodos de reproducción asexual, como se muestra en la Figura 13-13.

Otros Hidrozoos

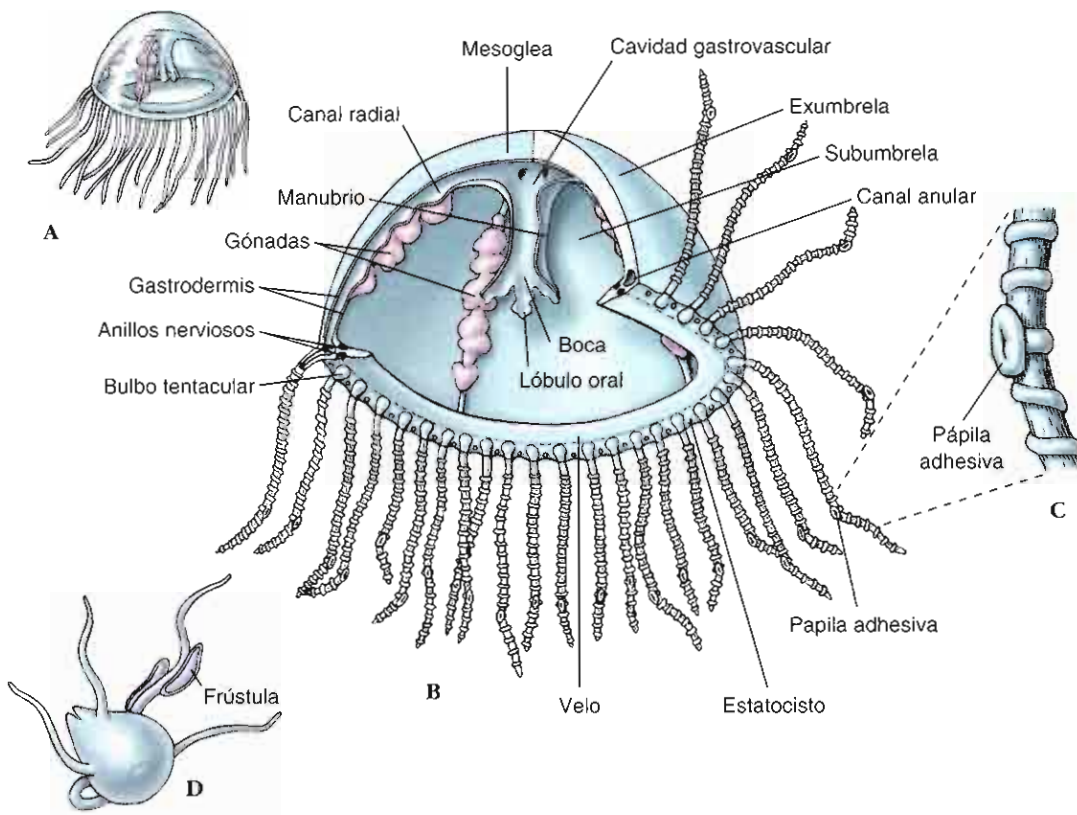
Los miembros de los órdenes Sifonóforos y Condróforos se encuentran entre los hidrozoos más especializados. Constituyen colonias polimórficas flotantes o nadadoras formadas por varios tipos de pólipos y medusas modificados.

Hay varios tipos de individuos pólipo. Los gastrozooides son pólipos alimentadores con un único tentáculo largo que parte de su base. Algunos de estos largos tentáculos urticantes se separan del gastrozoide y entonces se les denominan **dactilozoides** o tentáculos pescadores. Estos agujijonean a la presa y la levantan hasta la boca de los pólipos alimentadores. Entre los individuos medusoides modificados están los **gonóforos**, que son pequeños sacos que contienen ovarios o testículos.



Figura 13-11

Medusa campana *Polyorchis penicillatus*, fase medusa de un pólipo desconocido.

**Figura 13-12**Estructura de *Gonionemus*.

A, Medusa con la disposición tetrámera típica. **B**, Vista de una sección que muestra la morfología. **C**, Parte de un tentáculo con sus almohadillas adhesivas y filas de nematocistos. **D**, Pólipo diminuto, o estado hidroide, que se desarrolla de la larva plánula. Puede producir más pólipos por gemación (frústulas), o producir yemas de medusa.

Physalia (Gr. *physallis*, vejiga), la carabela portuguesa (Figura 13-14), es una de dichas colonias, con un flotador iridiscente en tonos azules y rosas que es arrastrado por las corrientes superficiales de los mares tropicales. Muchas son empujadas hacia la orilla de la costa este de los Estados Unidos. Los tentáculos largos y gráciles, en realidad zooides, están cargados de nematocistos y pueden producir picaduras dolorosas. Se cree que el flotador, denominado **pneumatóforo**, se ha originado del pólipo larvario original. Contiene un saco, lleno de un gas similar al aire, que procede de la pared del cuerpo. El flotador actúa como una «nodriza-portadora» de futuras generaciones de individuos formados por gemación y que quedan suspendidos en el agua. Algunos de los sifonóforos, como *Stephalia* y *Nectalia*, poseen campanas natatorias y flotador.

Existe una interesante relación mutualista entre *Physalia* y el pequeño pez llamado *Nomeus* (G. pastor), que nada con absoluta seguridad entre los tentáculos de la primera. No está claro por qué el pez no es picado y matado por los nematocistos, pero como sucede con el pez payaso, que se verá más adelante, *Nomeus* posiblemente está protegido por el moco de su piel que no provoca la descarga de los nematocistos.

Otros hidrozoos segregan esqueletos calcáreos masivos, que recuerdan a los verdaderos corales (Figura 13-15). A veces reciben el nombre de **hidrocorales**.

Clase Escifozoos

Esta clase (Gr. *skyphos*, copa) incluye muchas de las grandes medusas o «animales copa». Su coloración puede oscilar desde incoloras a matices de naranja intenso y rosa. Unas pocas, como *Cyanea* (Gr. *Kyanos*, sustancia azul-oscuro) pueden alcanzar un diámetro de campana que supera los 2 m y los tentáculos 60 a 70 m de longitud (Figura 13-16), pero la mayoría fluctúa entre 2 y 40 cm de diámetro. La mayor parte son arrastradas por las corrientes o flotan en mar abierto; no obstante, algunas se encuentran a profundidades de 3000 m. El movimiento sucede por pulsaciones rítmicas de la campana.

Las campanas de las diferentes especies tienen grosores distintos, ya que pueden presentar desde una forma de platillo a una forma globosa o de casco, pero nunca tienen velo. Los tentáculos que rodean a la campana o umbrela pueden ser muchos o pocos, y éstos pueden ser cortos, como en *Aurelia* (L. *aurum*, oro; Figura 13-17) o largos como en *Cyanea*. El borde de la umbrela es festoneado; generalmente cada incisión, o muesca, lleva un par de **pedalias** y entre ellas se encuentra un órgano sensorial denominado **ropalia** (tentaculocisto). *Aurelia* tiene ocho de estas incisiones. Algunos escifozoos tienen 4, otros 16. Cada ropalia tiene forma de maza y contiene un estatocisto hueco para el equilibrio y una o dos foseas revestidas de epitelio sensorial. En algunas especies las ropalias también llevan ocelos.

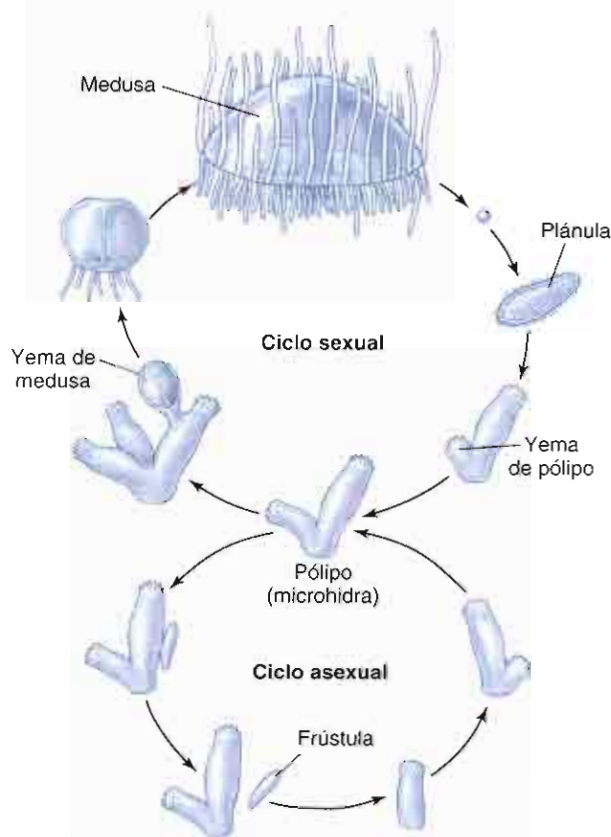


Figura 13-13

Ciclo vital de *Craspedacusta*, un hidrozoo de agua dulce. El pólipo tiene tres métodos de reproducción asexual: por gemación de nuevos individuos, que pueden permanecer adheridos al progenitor (formación de una colonia); por constricción de una larva tipo plánula no ciliada (frústula) que puede moverse libremente y generar nuevos pólipos; y por la producción de yemas de medusa que desarrollan medusas sexuales.



Figura 13-14

Una colonia de carabela portuguesa, *Physalia physalis* (orden Sifonóforos, clase Hidrozoos), encallada en aguas someras. Las colonias van a menudo a la deriva hacia las playas de los océanos meridionales, donde son un riesgo para los bañistas. Cada colonia formada por individuos pólipo y medusa, está integrada para actuar como un único individuo. Una sola colonia puede tener como mucho unos 1000 zooides. Los nematocistos segregan una potente neurotoxina.



A



B

Figura 13-15

Estos hidrozoos forman esqueletos calcáreos que se parecen al de los auténticos corales. A, *Stylaster roseus* (orden Stylasterina) se encuentra generalmente en cuevas y grietas en los arrecifes de coral. Estas frágiles colonias se ramifican sólo en un plano y pueden ser de color blanco, rosa, púrpura, o rojo con los extremos blancos. B, Las especies de *Millepora* (orden Milleporina) forman colonias ramificadas o aplanadas, y a menudo crecen sobre los esqueletos córneos de las gorgonias (p. 315), como se ve aquí. Están generosamente dotadas de nematocistos que producen una sensación de quemadura en la piel humana, lo que justifica su nombre común coral de fuego. La foto insertada muestra los tentáculos extendidos.

El **sistema nervioso** de los escifozoos es un plexo nervioso, con una red subumbrelar que controla las pulsaciones de la umbrela y otra, más difusa, que regula reacciones locales como la alimentación.

Los tentáculos, el manubrio, y a menudo toda la superficie del cuerpo, están bien provistos de nematocistos



Figura 13-16

Medusa gigante, *Cyanea capillata* (orden Semeóstomos, clase Escifozoos). Una especie del Atlántico Norte del género *Cyanea* tiene una campana que sobrepasa los 2 m de diámetro. Los pescadores la conocen como «burbuja de mar».

que pueden causar picaduras dolorosas. No obstante, la función principal de los nematocistos de los escifozoos no es atacar al hombre sino paralizar a las presas, que son conducidas hacia los lóbulos bucales con la ayuda de los otros tentáculos, o por flexión del borde de la umbrela.

La boca se sitúa en el centro de la subumbrela. El manubrio suele ser alargado y forma cuatro **brazos orales** que son utilizados en la captura e ingestión de la presa. La boca conduce al estómago.

Internamente, el estómago de los escifozoos se expande en cuatro **bolsas gástricas** en las que la gastrodermis se evagina en pequeños salientes tentaculares denominados **filamentos gástricos**. Éstos están cubiertos de nematocistos que paralizan algunas presas que aún pudieran estar vivas. Las hidromedusas carecen de filamentos gástricos. Desde las bolsas, se ramifica un sistema complejo de **canales radiales** hacia un **canal anular** periférico que forma parte de la cavidad gastrovascular.

Aurelia, la familiar medusa luna (Figura 13-17), se alimenta de pequeños animales planctónicos. Sus medusas, de 7 a 10 cm de diámetro, se encuentran en aguas tanto de las costas del este como del oeste de los Estados

Unidos. El alimento queda pegado al moco de la superficie umbrelar y es llevado hacia las «bolsas alimentarias» del borde umbrelar mediante cilios. Desde aquí los lóbulos orales ciliados llevan el alimento a la cavidad gastrovascular. En la gastrodermis, los cilios mantienen una corriente de agua que conduce el alimento y el oxígeno al estómago y expulsa las heces.

Los sexos son separados, con las gónadas localizadas en las bolsas gástricas. La fecundación es interna; el espermatozoide es transportado al interior de la bolsa gástrica de la hembra mediante corrientes ciliares. Los cigotos se pueden desarrollar en el agua del mar o cobijarse en los pliegues de los brazos orales. La larva plánula ciliada se fija y desarrolla un **escifistoma**, una forma parecida a la hidra (Figura 13-18). Por un proceso de **estrobilación**, el escifistoma de *Aurelia* forma una serie de yemas con forma de cuenco, las **efiras**, y pasa a denominarse ahora **estróbilo** (Figura 13-18). Cuando las efiras se desprenden, se convierten en medusas maduras.

Aunque el ciclo vital descrito es típico de los escifozoos, existen variaciones en esta clase. En unas pocas especies la larva forma directamente una medusa y falta el estado pólipo. También existe un inusual grupo denominado Estauromedusas, en el que un solitario «pólipo» sésil se fija mediante un pedúnculo a las algas y otros objetos del fondo marino (Figura 13-19). En este caso, la parte apical del «pólipo» se parece a una medusa, y no se produce nunca un estado medusoide (podría también decirse que la parte terminal de la medusa semeja a un pólipo).

Los escifozoos *Cassiopeia* y *Rhizostoma* también muestran formas corporales singulares. Los que visitan



Figura 13-17

La medusa luna *Aurelia aurita* (clase Escifozoos) tiene una distribución cosmopolita. Se alimenta de organismos planctónicos atrapados en el moco de su umbrela.

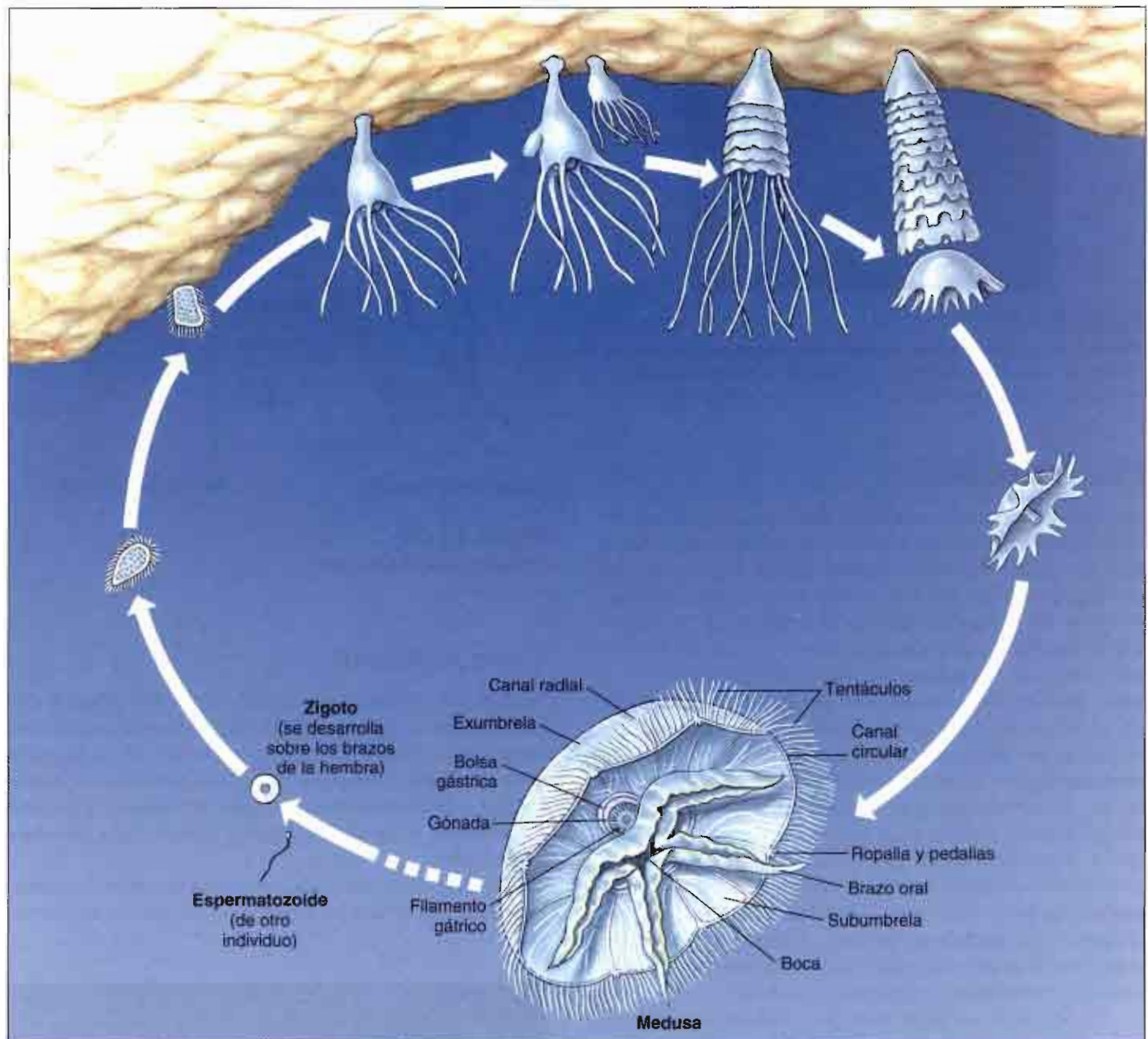


Figura 13-18

Ciclo vital de *Aurelia*, una medusa marina de los escifozoos.

Florida suelen asombrarse de la «medusa invertida», *Cassiopeia* (L. reina mítica de Etiopía), que generalmente se encuentra apoyada sobre su exumbrela en lagunas poco profundas, en contraste con las costumbres generalmente nadadoras de las medusas. También tiene una inusual boca muy ramificada. Una boca de forma similar se puede ver en *Rhizostoma* (Gr. *rhiza*, raíz, + *stoma*, boca), de aguas más frías. Ambos animales pertenecen a un grupo de escifozoos sin tentáculos en el borde umbrelar y con una característica estructura oral y braquial. Durante el desarrollo los bordes de los lóbulos orales se pliegan y se fusionan, formando canales (**brazos o canales braquiales**) que se ramifican mucho. Estos canales se abren en la

superficie a intervalos frecuentes por poros denominados «bocas», mientras que la boca original se oblitera al fusionarse los lóbulos orales. Los organismos planctónicos atrapados en el moco de los «escarolados» brazos son transportados hacia la boca y suben por los canales braquiales a la cavidad gástrica mediante cilios. El borde umbrelar de *Cassiopeia* se contrae unas 20 veces por minuto, creando corrientes de agua que conducen el plancton para que contacte con el moco y los nematocistos de sus lóbulos orales. En sus tejidos hay abundantes dinoflagelados simbiotes (**zooxantelas**). Por la forma en que toma el sol en aguas someras, *Cassiopeia* se asemeja más a una flor en más de una aspecto.

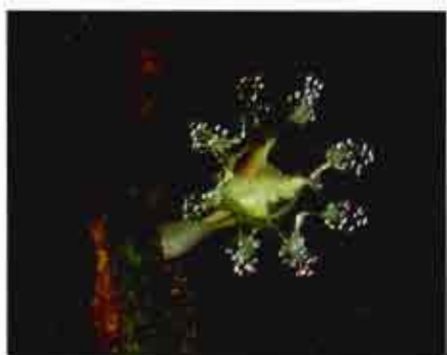


Figura 13-19

Thaumatoscypus hexaradiatus (orden Estauiromedusas, clase Escifozoos). Los miembros de este orden son escifozoos inusuales, ya que las medusas son sésiles y se fijan a algas u otros objetos.

Clase Cubozoos

Esta clase era considerada hasta hace poco como un orden (Cubomedusas) de los Escifozoos. La forma predominante es la medusoide (Figura 13-20); el polipoide es inconspicuo y, en muchos casos, desconocido. Algunas medusas de cubozoos pueden alcanzar hasta 25 cm de altura, aunque la mayoría está entre 2 y 3 cm. La sección transversal de la campana es casi cuadrangular, y en el borde umbrelar de cada esquina del cuadrado se encuentra un tentáculo o un grupo de ellos. En la base de cada tentáculo se diferencia una lámina fuerte denominada **pedalia** (Figura 13-20). Existen ropalias. El borde umbrelar no es festoneado y el margen de la subumbrela se pliega hacia el interior para formar un **velario**. Éste funciona como el velo de las medusas de los hidrozooos, incrementando la eficacia de la natación, aunque estructuralmente es distinto. Las cubomedusas son grandes nadadoras y depredadoras voraces, alimentándose principalmente de peces. Las picaduras producidas por algunas especies pueden ser fatales para el hombre.

El ciclo vital completo se conoce sólo en una especie, *Tripedalia cystophora* (L. *tri*, tres, + Gr. *pedalion*, timón). El pólipo es diminuto (1 mm de altura), solitario y sésil. Produce nuevos pólipos por yemas laterales, que se desprenden y se alejan. Los pólipos no producen efiras, sino que pasan directamente a medusas por metamorfosis.

Chironex fleckeri (Gr. *cheir*, mano, + *nexis*, nadador) es una cubomedusa conocida como la avispa de mar. Su picadura es bastante peligrosa y a veces mortal. La mayoría de los casos mortales se han citado en las aguas tropicales australianas, generalmente producidos por picaduras masivas. Los testigos han descrito a las víctimas cubiertas por «metros y metros de cordones húmedos y pegajosos». Las picaduras son muy dolorosas, y la muerte, si ocurre, sobreviene en cuestión de minutos. Si en 20 minutos tras la picadura la persona no muere, es posible que se recupere por completo.

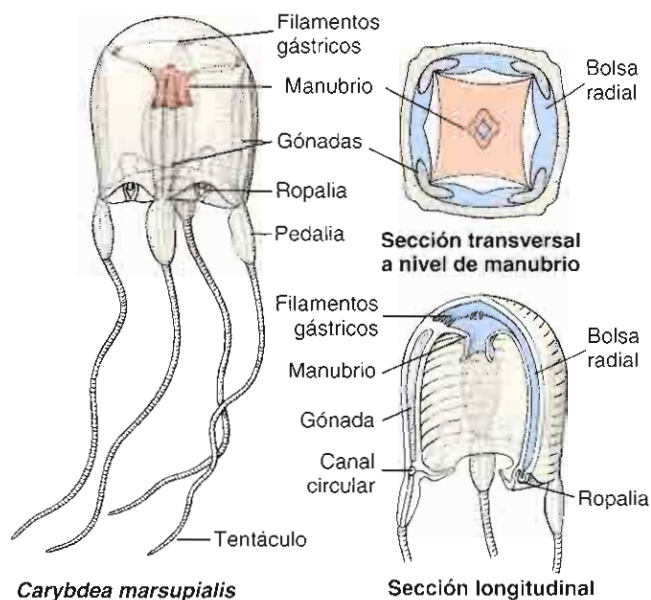


Figura 13-20

Carybdea marsupialis, una cubomedusa.

Clase Antozoos

También denominados «animales flor», son pólipos con esta apariencia (Figura 13-21). No presentan estado medusa. Los antozoos son todos marinos y se encuentran tanto en aguas profundas como superficiales, en mares polares y tropicales. Varían mucho en tamaño, y pueden ser solitarios o coloniales. Muchas formas están provistas de esqueleto.

La clase tiene tres subclases: **Hexacorales** (o **Zoantarios**), formada por las anémonas, corales duros y otros;



Figura 13-21

Las anémonas de mar son los familiares y coloreados «animales flor» de las charcas, rocas y pilotes de la zona intermareal. No obstante, la mayoría son submareales y su bello aspecto no queda a la vista del hombre. Éstas son las anémonas rosas, *Tealia piscivora* (subclase Zoantarios, clase Antozoos).

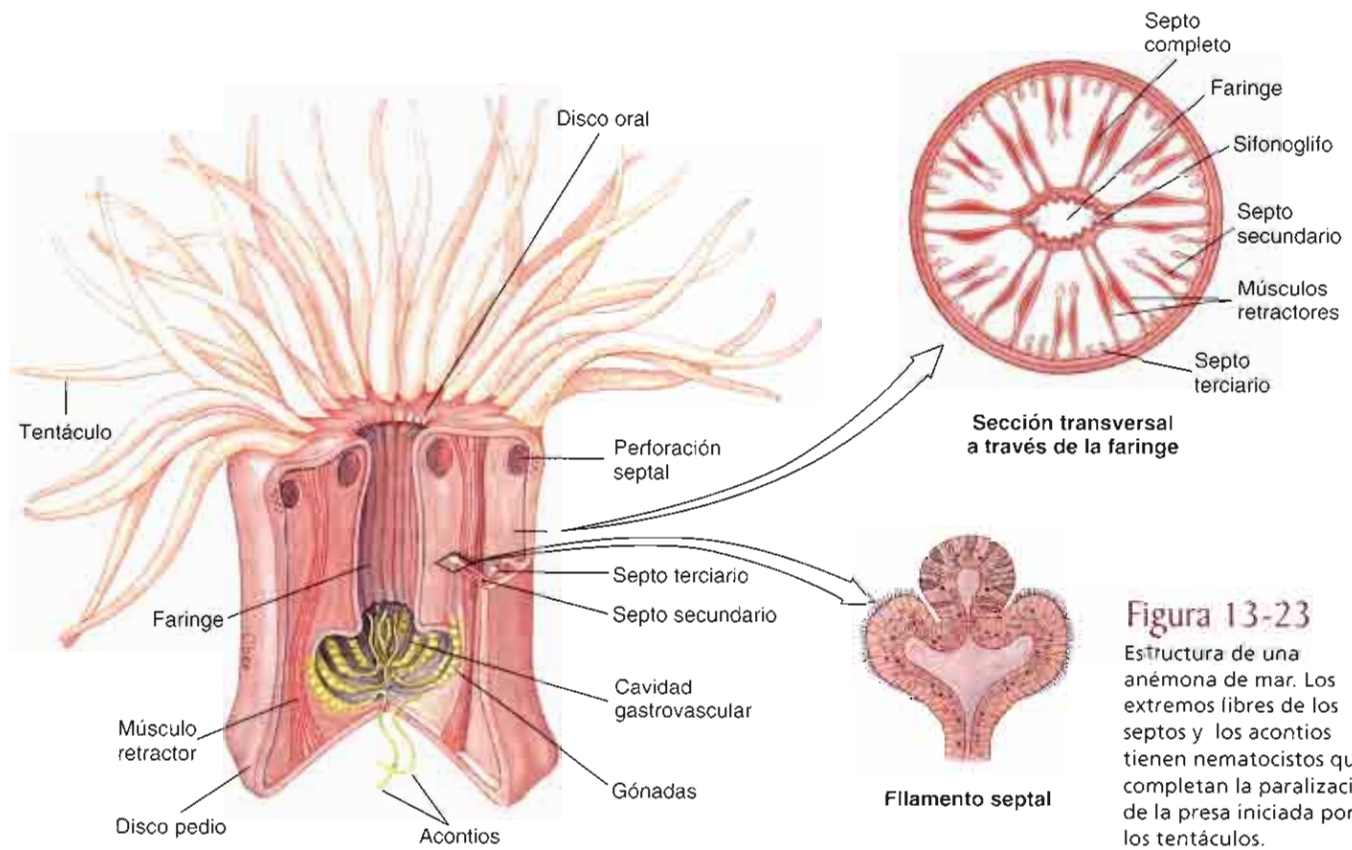


Figura 13-23

Estructura de una anémona de mar. Los extremos libres de los septos y los acontios tienen nematocistos que completan la paralización de la presa iniciada por los tentáculos.

Ceriantipatarios, que incluyen sólo a las anémonas tubo y los corales espinosos; y **Octocorales (Alcionarios)** que comprenden los corales córneos y blandos, como los abanicos de mar, las plumas de mar, los pensamientos de mar y otros. Los zoantarios y los ceriantipatarios

presentan una estructura **hexámera** (de seis o múltiplo de seis) o simetría polímera, y tienen tentáculos tubulares simples que se disponen en uno o más círculos alrededor del disco oral. Los alcionarios son **octómeros** (estructurados sobre un modelo de ocho) y siempre tienen ocho tentáculos pinnados (con forma de pluma) dispuestos alrededor del borde del disco oral (Figura 13-22).

La cavidad gastrovascular es amplia y dividida por septos, o mesenterios, que son invaginaciones de la pared del cuerpo. Allí donde un mesenterio se extiende hacia el interior de la cavidad gastrovascular desde la pared del cuerpo, se produce otro diametralmente opuesto; por eso se dice que son **pareja**. En los **Hexacorales** los septos no sólo son parejas simétricas sino que también son **pares** (Figura 13-23). La disposición de la musculatura varía según los grupos, pero generalmente presentan musculatura circular en la pared del cuerpo y longitudinal y transversal en los septos.

La mesoglea es un mesénquima que contiene células ameboides. Hay una tendencia general hacia la simetría birradial en la disposición septal y en la forma de la boca y la faringe. No hay órganos especiales para la respiración o la excreción.

Anémonas de mar

Las anémonas (orden Actiniarios) son más grandes y macizas que los pólipos de los hidrozooos (Figura 13-21). La mayoría oscilan entre 5 y 100 mm de diámetro, y entre 5

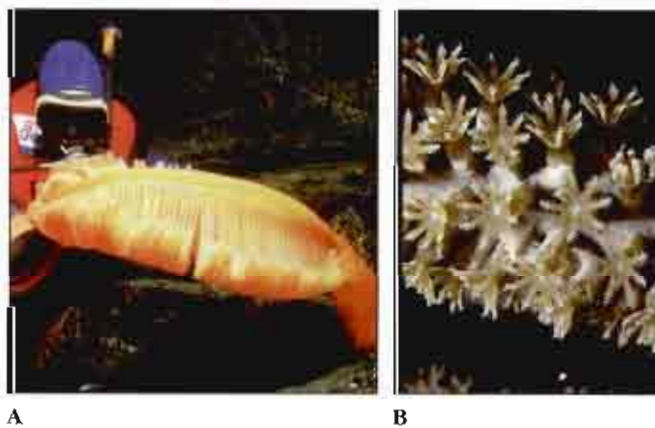


Figura 13-22

A, Pluma de mar *Ptilosarcus gurneyi* (orden Pennatuláceos, clase Antozoos). Las plumas de mar son colonias que habitan en fondos blandos. La base del cuerpo «carnoso» del pólipo primario está enterrada en el fondo. Éste da lugar a numerosas ramificaciones con pólipos secundarios; B, Vista parcial de una gorgonia. Son patentes los tentáculos pinnados característicos de la subclase Alcionarios.

y 200 mm de longitud, aunque en algún caso son mucho mayores. Algunas anémonas están vistosamente coloreadas. Se encuentran en las costas de todo el mundo, especialmente en aguas cálidas. Se fijan por sus discos basales a conchas, rocas, madera o a cualquier sustrato sumergido que puedan encontrar. Algunas excavan en los fondos fangosos o arenosos.

Las anémonas tienen una forma cilíndrica, con una corona de tentáculos dispuestos en uno o más círculos alrededor de la boca situada en el **disco oral** (Figura 13-23). La boca, con forma de hendidura, conduce a una **farínge**. En uno o ambos extremos de la boca hay un surco ciliado denominado **sifonoglifo**, que se extiende por dentro la farínge. Por una parte el sifonoglifo crea una corriente de agua hacia el interior de la farínge, y por otra, los cilios de la farínge dirigen el agua hacia fuera. La corriente así creada transporta oxígeno y expulsa los desechos, y también ayuda al mantenimiento de la presión del fluido interno, proporcionando un esqueleto hidrostático que sirve, a falta de un esqueleto verdadero, de soporte para los músculos antagonistas.

La farínge conduce a una amplia **cavidad gastrovascular** que está dividida en seis cámaras radiales por seis pares de **septos primarios (completos)**, o **mesenterios**, que se extienden verticalmente desde la pared del cuerpo hacia la farínge (Figura 13-23). Las aberturas que existen entre las cámaras (perforaciones septales) en la parte superior de la farínge contribuyen a la circulación del agua. Hay septos más pequeños (**incompletos**) que subdividen parcialmente las grandes cámaras y proporcionan un aumento de la superficie de la cavidad gastrovascular. El borde libre de cada septo incompleto forma una especie de cordón sinuoso llamado **filamento mesentérico** que contiene nematocistos y células glandulares para la digestión. En algunas anémonas (como *Metridium*) los extremos inferiores de los filamentos mesentéricos se prolongan en los **acantios**, unas hebras también cargadas con nematocistos y células glandulares, que pueden salir al exterior a través de la boca o de poros de la pared del cuerpo para contribuir a la defensa o ayudar a sujetar las presas. Los poros también colaboran en la descarga rápida del agua del cuerpo cuando el animal se encuentra en peligro, lo que hace que se contraiga y disminuya su tamaño.

Las anémonas son carnívoras, se alimentan de peces o de cualquier animal vivo (y a veces muerto) que tenga un tamaño adecuado. Algunas especies se mantienen de pequeñas presas que capturan mediante corrientes ciliares.

En muchos zoantarios el comportamiento alimentario está bajo control químico. Algunos responden al glutatión reducido, pero en otros están implicados dos componentes: la asparagina, el activador alimentario, que hace que los tentáculos se plieguen hacia la boca, y el glutatión reducido, que induce la deglución del alimento.

La musculatura está bien desarrollada en las anémonas, pero su disposición es bastante diferente a la de los hidrozooos. En la mayoría de las especies, las fibras longi-

tudinales de la epidermis sólo se encuentran en los tentáculos y en el disco oral, mientras que los fuertes músculos de la columna son gastrodérmicos y se localizan en los septos (Figura 13-23). Los músculos gastrodérmicos circulares de la columna están bien desarrollados.

La mayor parte de las anémonas pueden deslizarse sobre sus discos pedios. Pueden expandir y estirar sus tentáculos en busca de pequeños vertebrados e invertebrados, que son recogidos por los tentáculos y los nematocistos y transportados a la boca. Cuando se les molesta, las anémonas se contraen e invaginan sus tentáculos y el disco oral. Algunas son capaces de nadar una cierta distancia mediante movimientos rítmicos de flexión, lo que puede ser un mecanismo para escapar de enemigos como las estrellas de mar y los nudibranquios. *Stomphia*, por ejemplo, al contacto con una estrella de mar depredadora, soltará su disco pedio y se arrastrará o nadará para escapar (Figura 13-24). Esta reacción de huida no sólo es provocada por el contacto con la estrella, sino también por la exposición a sustancias exudadas por la estrella o extractos de sus tejidos. Los exudados de la estrella de mar contienen saponinas esteroides que son tóxicas e irritan a casi todos los invertebrados. Los extractos emitidos por los nudibranquios también pueden provocar esta reacción en las anémonas.

Las anémonas forman algunas relaciones mutualistas interesantes con otros organismos. Muchas especies albergan dinoflagelados (zooxantelas) dentro de sus tejidos, de forma similar a la asociación coral duro-zooxantelas (pp. 314-315), y las anémonas se benefician de los productos de la fotosíntesis de las algas. Algunas anémonas se fijan habitualmente a las conchas ocupadas por ciertos cangrejos ermitaños. El ermitaño fomenta la relación buscando su especie favorita, que reconoce al tacto, y da masaje a la anémona hasta que la desprende; luego el cangrejo aprieta a la anémona contra su caparazón hasta que está firmemente fijada. De la anémona el cangrejo recibe cierta protección contra los depredadores, a cambio la anémona consigue transporte gratuito y partículas de alimento dejadas caer por el cangrejo.

Ciertos peces damisela (peces payaso) (familia Pomacéntridos) forman asociaciones con grandes anémonas, especialmente en aguas tropicales indopacíficas (Figura 13-25). Una desconocida propiedad del moco de la piel del pez hace que los nematocistos de la anémona no se descarguen, pero si algún otro pez tiene la desgracia de rozarse con sus tentáculos se convertirá fácilmente en su alimento. Obviamente, la anémona ofrece refugio al pez payaso, y el pez puede ayudar a ventilarla con sus movimientos, mantener a la anémona libre de sedimentos y hasta puede atraer a una víctima incauta que busca la misma protección.

Algunas anémonas tienen sexos separados, mientras que otras son hermafroditas. Las especies monoicas son **protándricas** (producen primero el esperma y luego los huevos). Las gónadas se localizan en los bordes de los septos y la fecundación es externa o tiene lugar en la cavi-

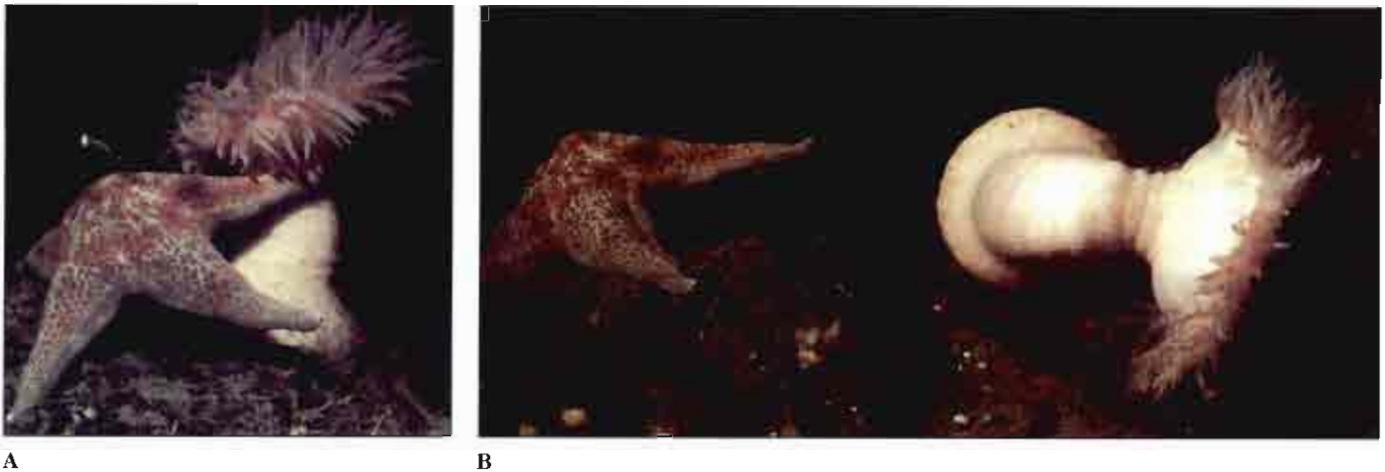


Figura 13-24

Una anémona de mar que nada. Cuando es atacada por la estrella de mar depredadora *Dermasterias*, la anémona *Stomphia didemon* (subclase Zoantarios, clase Antozoos) se desprende del fondo y rueda o nada espasmódicamente hasta un lugar seguro.



Figura 13-25

El pez payaso (*Amphiprion chrysopterus*) anida en los tentáculos de su anémona hospedadora. Los peces payaso no sufren picaduras de su hospedador, pero pueden hacer que se confíen otros peces y se conviertan en presas de la anémona.

dad gastrovascular. Del cigoto se desarrolla una larva ciliada. La reproducción asexual generalmente ocurre por **fragmentación del disco pedio** o por fisión longitudinal y, ocasionalmente, por división transversal o por gemación. En la fragmentación pedial, se rompen pequeños trozos del disco pedio mientras el animal se mueve, y cada uno de los fragmentos regenera una pequeña anémona.

Hexacorales

Los Hexacorales pertenecen al orden Escleractinias. A veces son conocidos como corales verdaderos o pétreos, y pueden describirse como anémonas de mar en miniatura que viven sobre copas calcáreas que ellos mismos secretan (Figuras 13-26 y 13-27). La cavidad gastrovascular del



Figura 13-26

A, Coral copa *Tubastrea* sp. Sus pólipos forman asociaciones que se parecen a grupos de anémonas. Aunque se encuentra con frecuencia en los arrecifes coralinos, *Tubastrea* no es un coral constructor de arrecife (ahermatípico) y no presenta en sus tejidos zooxantelas simbióticas. B, Los pólipos de *Montastrea cavernosa* se repliegan herméticamente durante el día, pero se extienden para comer durante la noche, como en C (subclase Hexacorales).

pólipo del coral, al igual que la de las anémonas, está subdividida por septos dispuestos en múltiplos de seis (hexámeros) y sus tentáculos huecos rodean a la boca, pero no hay sifonoglifo.

En lugar de un disco pedio, la epidermis secreta la copa esquelética caliza, incluidos los escleroseptos, que se introducen dentro del pólipo entre los verdaderos septos (Figura 13-27). Los pólipos vivos pueden retraerse en la copa protectora cuando no se alimentan. Puesto que el esqueleto se secreta por debajo del tejido vivo y no hacia su interior, el material calcáreo es un exoesqueleto. En muchas colonias de corales el exoesqueleto puede hacerse masivo después de muchos años, con la parte viva del coral formando una lámina de tejido sobre su superficie (Figura 13-28). Las cavidades gastrovasculares de los pólipos están todas conectadas a través de esta lámina de tejido.

Se reconocen otros tres pequeños órdenes de Zoantarios.

Anémonas tubo y corales espinosos

Los miembros de la subclase Ceriantipatarios tienen septos impares. Las anémonas tubo (orden Ceriantarios) (Fi-

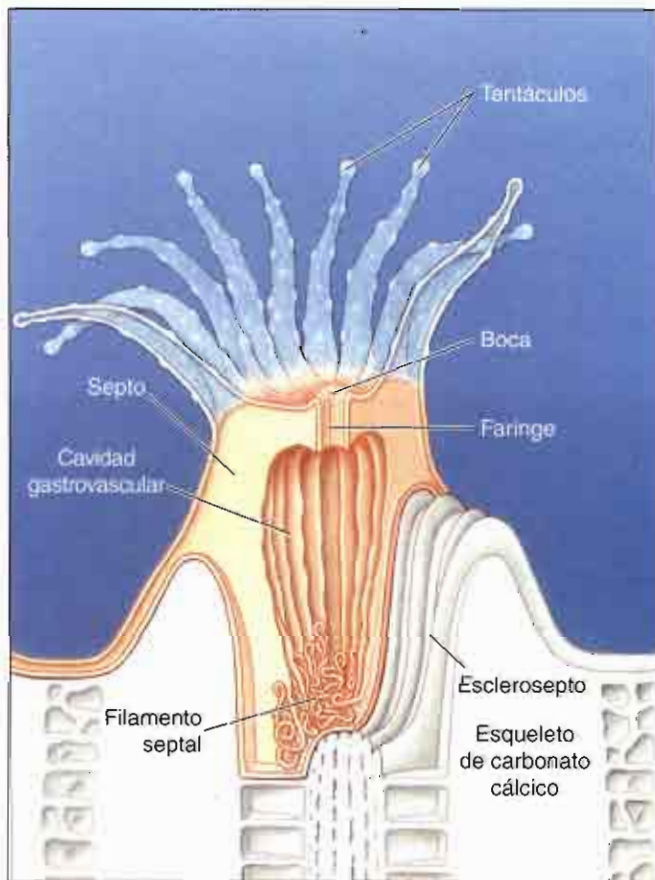


Figura 13-27

Pólipo de un hexacorál (orden Escleractinias) en el que se muestran la copa calcárea (exoesqueleto), la cavidad gastrovascular, los escleroseptos, los septos mesentéricos y los filamentos septales.



Figura 13-28

Coral roca, *Montastrea annularis* (subclase Hexacorales, clase Antozoos). Las colonias pueden crecer hasta 3 m de altura.

gura 13-29) son individuos solitarios que viven en sedimentos blandos, enterrados hasta el nivel del disco oral. Ocupan tubos, dentro de los cuales se pueden retraer, contruidos mediante secreciones mucosas y filamentos



Figura 13-29

Una anémona tubo (subclase Ceriantipatarios, orden Ceriantarios) extiende sus tentáculos por la noche. Su disco oral lleva tentáculos largos alrededor del borde, y cortos alrededor de la boca.

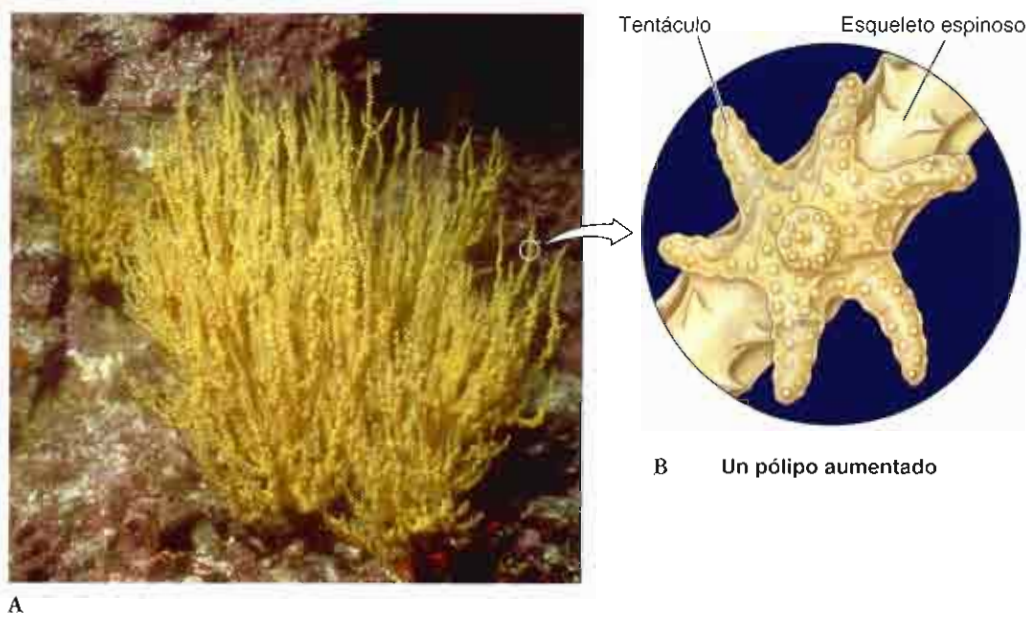


Figura 13-30

A, Colonia de *Antipathes*, un coral negro o espinoso (orden Antipatarios, subclase Ceriantipatarios, clase Antozoos). La mayoría abundan en aguas profundas en los trópicos; segregan un esqueleto proteico duro que puede ser utilizado en joyería. B, Los pólipos de los antipatarios tienen seis tentáculos simples, no retráctiles. El nombre de corales espinosos lo deben a las prolongaciones espinosas del esqueleto.

de orgánulos parecidos a los nematocistos. Los corales espinosos o negros (orden Antipatarios) (Figura 13-30) son coloniales y viven fijados a un sustrato firme. Su esqueleto es de un material córneo y tiene espigas. Ambos órdenes tienen un número pequeño de especies y están limitados a las aguas marinas cálidas.

Octocorales

Los Octocorales (Alcionarios), tienen una estricta simetría octómera, con ocho tentáculos pinnados y ocho septos completos no pareados (Figura 13-22). Son todos coloniales y las cavidades gastrovasculares de los pólipos se comunican a través de un sistema de tubos gastrodérmicos denominados **solenios** (Figura 13-31). En la mayoría de los octocorales los solenios atraviesan una amplia mesoglea (**cenénquima**), y la superficie de la colonia está cubierta por la epidermis. El esqueleto se segrega en el cenénquima y puede estar formado por espículas calizas, sueltas o fusionadas, por una proteína córnea, o por una combinación de ambos tipos. De este modo, el esqueleto que soporta a la mayoría de los alcionarios es un endoesqueleto. La variación del modelo de esqueleto entre las especies de alcionarios presta una gran diversidad a la forma de las colonias: desde corales blandos como *Dendronephthya* (Figura 13-32), que tiene sus espículas esparcidas por el cenénquima, a los abanicos de mar y otras gorgonias, con un soporte axial resistente (Figura 13-33), o el del coral órgano *Tubipora*, que tiene sus espículas soldadas. El coral pensamiento *Renilla* (*L. ren*, riñón, + *illa*, subfijo) es una colonia que recuerda a la flor que le da nombre; la colonia está sustentada por un pedúnculo corto introducido en el fondo marino, y sus pólipos están embebidos en el lado superior carnoso. *Ptilosarcus* (Gr. *ptilon*, pluma, + *sarkos*, carne) una pluma de mar, es un miembro del mismo orden y puede alcanzar una longitud de 50 cm (Figura 13-22).

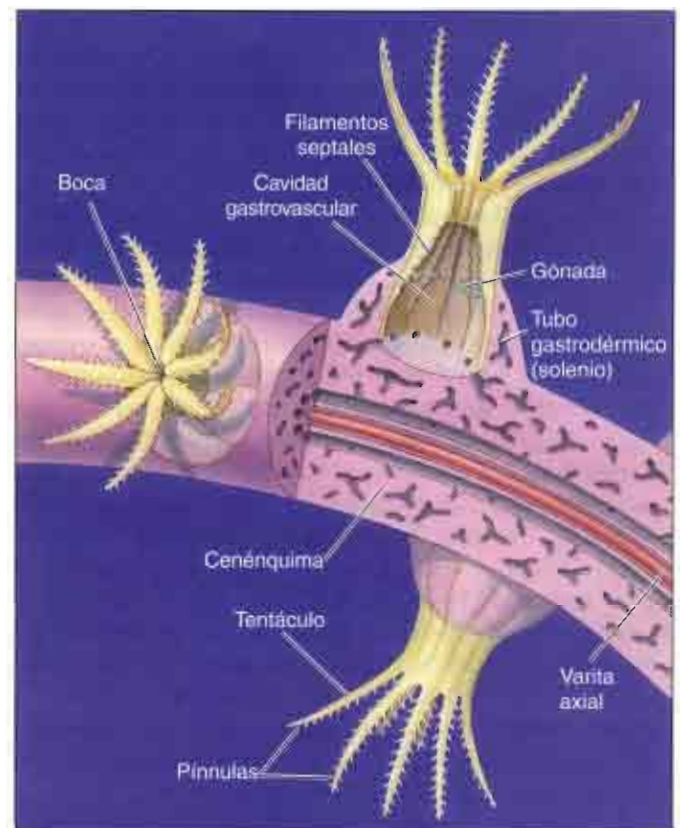


Figura 13-31

Pólipos de un octocoral. Observe los ocho tentáculos pinnados, el cenénquima y los solenios. Tienen un endoesqueleto formado por espículas calizas y, con frecuencia, con un material córneo de naturaleza proteica que forma un eje axial.



Figura 13-32

El coral blando *Dendronephthya* sp. (orden Alcionáceos, subclase Alcionarios, clase Octocorales) en un arrecife coralino del Pacífico. Su llamativo color varía del rosa y amarillo al rojo brillante, y contribuye en gran medida a la coloración de los arrecifes del Indo-Pacífico.

Arrecifes de coral

La mayoría de los estudiantes habrán visto fotografías o películas que dan una idea del vibrante colorido y vida que se encuentra en los arrecifes de coral, e incluso, algunos, habrán tenido la fortuna de poder visitarlos. Los arrecifes de coral se encuentran entre los ecosistemas más productivos y mantienen una gran diversidad de formas de vida, comparable sólo a las de las selvas tropicales. Son grandes formaciones de carbonato cálcico (piedra caliza) en mares tropicales poco profundos, depositadas por organismos vivos durante miles de años; las plantas y los animales vivos están confinados a la capa superior del arrecife, donde añaden carbonato cálcico al depositado por sus predecesores. Los organismos más importantes que precipitan carbonato cálcico del agua del mar para formar los arrecifes son las escleractinias, **corales hermatípicos** (constructores del coral) (Figura 13-28) y las **algas coralinas**. Estas últimas no sólo contribuyen a la masa total de carbonato cálcico, sino que la precipitación del material ayuda a mantener unido el arrecife. Algunos octocorales e hidrozoos, especialmente *Millepora* spp. (*L. mille*, mil, + *porus*, poro), el coral de fuego (Figura 13-15B) contribuyen en alguna medida a proporcionar material calcáreo, y una enorme variedad de otros organismos lo hacen con pequeñas cantidades. No obstante, los corales hermatípicos (*G. herma*, soporte, montículo, + *typos*, tipo) parecen esenciales para la formación de los grandes arrecifes, ya que éstos no existen donde no viven tales corales.

Los corales hermatípicos requieren calor moderado, luz y la salinidad de un agua marina no diluida. Esto limita a los arrecifes coralinos a aguas poco profundas, a una latitud entre 30° norte y 30° sur, y los excluye de áreas con flujos de agua fría o zonas cercanas a las desembocaduras de los principales ríos, con acompañamiento de

baja salinidad y alta turbidez. Estos corales requieren luz, ya que tienen dinoflagelados mutualistas (zooxantelas) viviendo en sus tejidos. Las microscópicas zooxantelas son muy importantes para los corales; su fotosíntesis y la fijación del dióxido de carbono proporcionan moléculas nutrientes para sus hospedadores, reciclan componentes de desecho de fósforo y nitrógeno que de otro modo se perderían, y aumentan la capacidad del coral para depositar carbonato cálcico.

Los corales hermatípicos raramente viven por debajo de 30 m de profundidad, ya que las zooxantelas son vitales para ellos, y el agua absorbe luz. Es interesante que algunos depósitos pétreos de arrecifes de coral, particularmente alrededor de las islas y atolones de los alrededores del Pacífico, alcanzan un gran espesor, hasta miles de metros. Sin duda, los corales y otros organismos no podrían haber crecido desde el fondo del mar, en la oscuridad abisal, y haber alcanzado las aguas poco profundas donde podría penetrar la luz. Charles Darwin fue el primero en comprender que tales arrecifes comenzaban su crecimiento en *aguas poco profundas* alrededor de las islas volcánicas; después, como éstas se sumergieron lentamente, el crecimiento de los corales se mantuvo con la tasa de hundimiento; así se justifica la profundidad de los depósitos.

Se reconocen varios tipos de arrecifes de coral. Los **arrecifes franjeantes** están próximos a masas de tierra sin una laguna o con una laguna estrecha entre ellos y la costa. Un **arrecife de barrera** (Figura 13-34) se extiende casi paralelo a la costa y tiene una laguna más ancha y más profunda que la del arrecife franjeante. Los **atolones** son arrecifes que rodean a una laguna pero no a una isla. Estos tipos de arrecifes descienden bastante abruptamente en el agua profunda por el lado que da al mar. Los **bancos de arrecifes** aparecen a cierta distancia por detrás de la pendiente que da al mar en algunos arrecifes de barrera o en los atolones. El llamado arrecife de la Gran Barrera, que se extiende 2027 km de longitud y a más de 145 km de la costa del norte de Australia, realmente es un complejo de varios tipos de arrecifes.

Los arrecifes franjeantes, de barrera y atolones tienen zonas diferenciadas que se caracterizan por tener distintos grupos de corales y otros animales. El lado del arrecife que da al mar es el **frente del arrecife** o **talud anterior** (Figura 13-34); es más o menos paralelo a la costa y perpendicular a la dirección predominante de las olas. Se inclina según desciende hacia el fondo del mar, a veces suavemente al principio y después bruscamente. Hay grupos característicos de corales escleractinios que crecen en la profundidad del talud, a gran distancia de la cresta, y en las zonas intermedias. A poca profundidad o ligeramente emergente, hacia la cima de la parte frontal de arrecife, está la **cresta del arrecife**. La parte superior del frente y la cresta soportan la gran fuerza de las olas, y

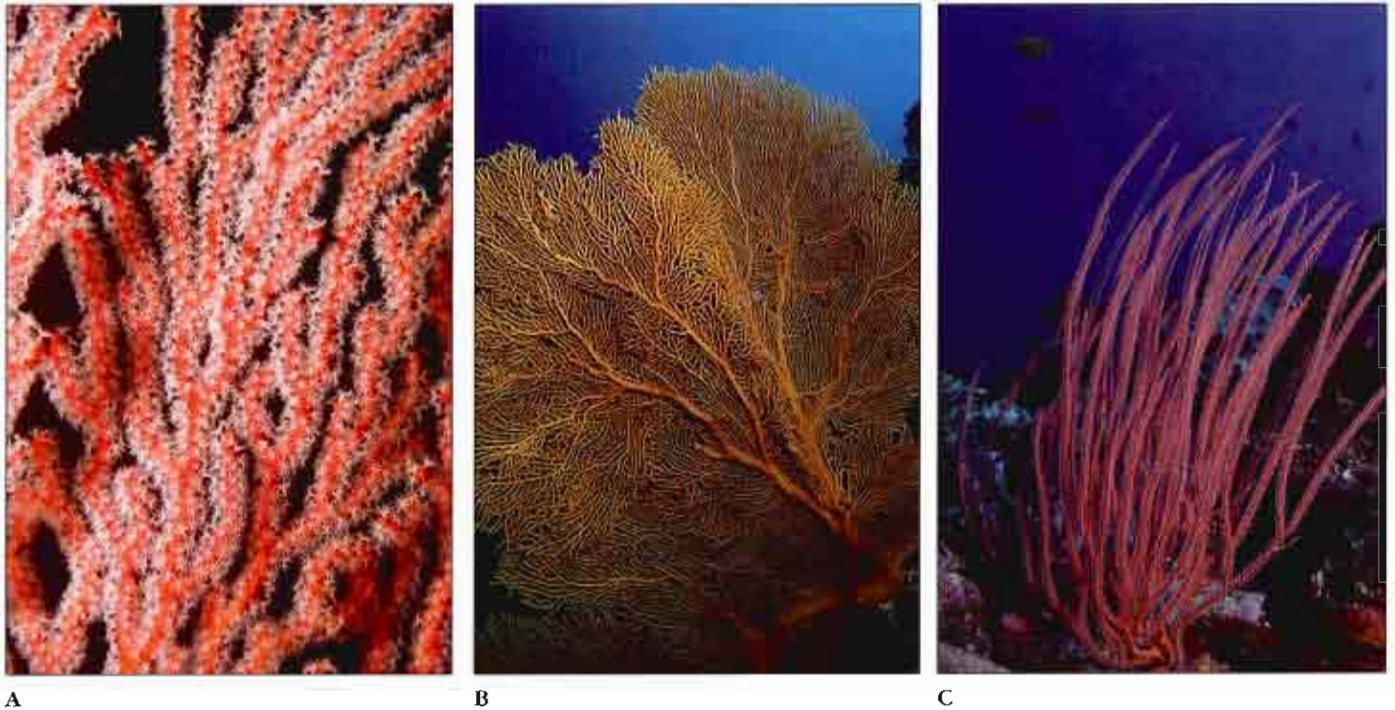


Figura 13-33

Las colonias de gorgonias, o corales córneos (orden Gorgonáceos, subclase Octocorales, clase Antozoos) son conspicuos componentes de la fauna del arrecife. Estos ejemplos son del Pacífico oeste, **A**, Gorgonia roja, *Melithaea* sp. **B**, Un abanico de mar, *Subergorgia mollis*. **C**, Coral látigo rojo, *Ellisella* sp.



A



B

Figura 13-34

A, Perfil de un arrecife de barrera. **B**, Vista desde el aire de una porción de atolón. A la izquierda, el frente del arrecife descendiendo en el agua profunda (azul oscuro); a la derecha, una laguna.

deben absorber mucha energía durante las tormentas; entonces son arrancados pedazos de coral y otros organismos y arrojados hacia la **llanura del arrecife**, que descende hacia la laguna. La parte llana del arrecife recibe así un suplemento de material calcáreo que, eventualmente, se transforma en arena coralina. La arena se estabiliza por el crecimiento de plantas como la hierba de tortuga y las algas coralinas y se cementa finalmente en la masa del arrecife por la precipitación de carbonatos. Un arrecife no es una pared intacta que da al mar, sino que es muy irregular, con surcos, cuevas, aberturas, canales que lo atraviesan desde la llanura hasta el frente y oquedades profundas con forma de copa («agujeros azules»). Los octocorales tienden a crecer en estas superficies que están más protegidas de la fuerza de las olas, así como en la llanura y zonas profundas del talud anterior del arrecife. Otros muchos organismos habitan en lugares ocultos como cuevas o grietas.

Un enorme número de especies e individuos de diversos grupos de invertebrados y de peces pueblan el ecosistema del arrecife. Por ejemplo, hay 300 especies comunes de peces en los arrecifes del Caribe, y más de 1200 en el complejo del arrecife de la Gran Barrera de Australia. Es maravilloso que tal diversidad y productividad pueda mantenerse, ya que los arrecifes están bañados por las aguas pobres en nutrientes del océano abierto. Aunque en el ecosistema entran relativamente pocos nutrientes, se desperdicia poco porque los organismos

interactivos son muy eficaces en el reciclado. ¡Incluso las heces liberadas por los peces, cuando nadan sobre los corales, son consumidas por éstos!

A pesar de su gran valor intrínseco y económico, los arrecifes coralinos de muchas regiones están siendo castigados en la actualidad por diversos factores, la mayoría de origen humano. Por ejemplo, el enriquecimiento con nutrientes (de los fertilizantes agrícolas que son arrastrados por las aguas de riego y lluvia desde las tierras cercanas) y la pesquería de los peces herbívoros, lo que contribuye a un excesivo crecimiento de algas. Los pesticidas, así como los sedimentos procedentes de campos cultivados y dragados, y vertidos de petróleo, también contribuyen a la degradación del arrecife. Cuando dicho estrés ambiental no mata directamente a los corales, puede hacer a los organismos más susceptibles a las numerosas enfermedades que se han observado en los últimos años en el coral. Los arrecifes de coral parecen sufrir los efectos del calentamiento global. Cuando el agua que rodea a los arrecifes se hace más caliente, los corales expelen sus zooxantelas (coral «blanqueado») por razones todavía sin aclarar. Los ejemplos de coral blanqueado están aumentando en todo el mundo. Además, el aumento de las concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono (de la combustión de los carburantes) tiende a acidificar el agua oceánica, lo cual hace que los corales tengan una mayor dificultad metabólica para precipitar el CaCO_3 .

FILO CTENÓFOROS

Este filo (Gr. *Kteis*, *ktenos*, peine, + *phora*, pl. de llevar) comprende menos de 100 especies. Todas son formas marinas que se encuentran en todos los mares, especialmente en aguas cálidas. Deben su nombre a las ocho filas de láminas con forma de peine que usan para la locomoción. Los nombres comunes para los ctenóforos son «nueces de mar» y «medusas con peines». Los ctenóforos, junto con los cnidarios, representan los dos únicos filos con simetría radial primaria, en contraste con los otros metazoos, que tienen simetría bilateral primaria.

Los ctenóforos no tienen nematocistos, salvo una especie (*Haeckelia rubra*, en honor de Ernst Haeckel, zoólogo alemán del siglo XIX) que lleva nematocistos en ciertas regiones de sus tentáculos, pero carece de coloblastos. Apparently, estos nematocistos son incautados a los cnidarios de los que se alimentan.

Al igual que los cnidarios, los ctenóforos no han avanzado más allá del grado de organización tisular. No tienen definidos sistemas de órganos en el sentido estricto del término.

Clasificación del filo Cnidarios

Actualmente las pruebas morfológicas y moleculares indican que los miembros del primitivo filo Mixozoos, por lo general parásito de peces, son de hecho cnidarios altamente evolucionados*. En este momento, no podemos situarlos con seguridad en la siguiente clasificación; es posible que sean hidrozooos, o que constituyan una clase separada.

Clase Hidrozooos (Gr. *hydra*, serpiente de agua, + *zōon*, animal). Solitarios o coloniales; pólipo asexual y medusa sexual, aunque uno de los dos tipos puede faltar; hidrantes sin mesenterios; medusas (cuando se presentan) con velo; de agua dulce y marinos. Ejemplos: *Hydra*, *Obelia*, *Physalia*, *Tubularia*.

Clase Escifoos (Gr. *skyphos*, copa, + *zōon*, animal). Solitarios; estado pólipo reducido o ausente; medusa con forma de campana sin velo; mesoglea gelatinosa muy engrosada; borde de la campana o umbrela típicamente con ocho escotaduras provistas de órganos sensoriales; todos marinos. Ejemplos: *Aurelia*, *Cassiopea*, *Rhizostoma*.

Clase Cubozoos (Gr. *kybos*, cubo, + *zōon*, animal). Solitarios; estado pólipo reducido; sección transversal de la campana de la medusa cuadrada, con tentáculos o grupos de tentáculos suspendidos de un pedáneo con forma de hoja en cada esquina de la umbrela; borde de la umbrela entero, sin velo aunque con velario; todos marinos. Ejemplos: *Tripedalia*, *Carybdea*, *Chirops*, *Chiropsalmus*.

Clase Antozoos (Gr. *anthos*, flor, + *zōon*, animal). Todos pólipos; sin medusas; coloniales o solitarios; cavidad gastrovascular subdividida al menos por ocho mesenterios o septos provistos de nematocistos; gónadas endodérmicas; todos marinos.

Subclase Hexacorales (Gr. *hex*, seis, + *korallion*, coral) (**Zoantarios**). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios por pares; anémonas de mar, corales duros y otros. Ejemplos: *Metridium*, *Anthopleura*, *Tealia*, *Astrangia*, *Acropora*.

Subclase Ceriantipatarios (Neolatín: combinación de *Ceriantharia* y *Antipatharia*). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios impares; anémonas tubo y corales negros y espinosos. Ejemplos: *Cerianthus*, *Antipathes*, *Stichopathes*.

Subclase Octocorales (Gr. *octo*, ocho, + *korallion*, coral) (**Alcionarios**). Con ocho tentáculos pinnados; ocho mesenterios completos impares; corales córneos y blandos. Ejemplos: *Tubipora*, *Alcyonium*, *Gorgonia*, *Plexaura*, *Renilla*.

* Siddall, M. E., et al. 1995. *J. Parasitol.* 81:961-967.

Los ctenóforos son animales nadadores libres, excepto unas pocas formas reptantes y sésiles. Aunque son delicados nadadores y viven generalmente en la superficie del agua, a veces se encuentran a considerable profundidad. Con frecuencia están a merced de las mareas y de las fuertes corrientes, pero escapan de las tormentas nadando hacia abajo. Aunque en el agua en calma pueden

permanecer en posición vertical con pequeños movimientos, cuando se mueven emplean sus peines (o paletas natatorias) para propulsarse con el extremo oral dirigido hacia delante. Las formas muy modificadas como *Cestum* (*L. cestus*, cinturón) utilizan además movimientos sinuosos del cuerpo para la locomoción.

Los cuerpos frágiles y transparentes de los ctenóforos se ven con facilidad por la noche cuando emiten luz (luminiscencia).

Clase Tentaculados

Tipo representativo: Pleurobrachia

Pleurobrachia (Gr. *Pleuron*, lado, + *L. brachia*, brazos) es un tentaculado representativo de este grupo de ctenóforos. Su cuerpo transparente tiene de 1.5 a 2 cm de diámetro (Figura 13-35A). El polo oral lleva la boca y el polo aboral tiene un órgano sensorial, el **estatocisto**.

Peines o paletas natatorias En la superficie hay ocho bandas equidistantes denominadas **filas de peines**, que se extienden como meridianos desde el polo aboral y terminan antes de alcanzar el polo oral (Figura 13-36). Cada banda está formada por láminas transversales de largos cilios fusionados llamadas **peines** (o **paletas natatorias**) (Figura 13-36A). Los ctenóforos se propulsan batiendo los cilios de los peines; el batido de cada fila de peines comienza en el extremo aboral y progresa sucesi-



A *Pleurobrachia*

B *Mnemiopsis*

Figura 13-35

A, El ctenóforo *Pleurobrachia* sp. (orden Cidipoideos, clase Tentaculados). Su frágil belleza es especialmente evidente por la noche, cuando sus peines o paletas natatorias presentan luminiscencia. B, *Mnemiopsis* sp. (orden Lobados, clase Tentaculados).

vamente hacia el extremo oral. Normalmente, las ocho filas baten al unísono. El animal se desplaza así con la boca hacia delante. También puede nadar hacia atrás invirtiendo la dirección de la onda.

Características del filo Ctenóforos

1. Simetría **birradial**; la disposición de los canales internos y la posición del par de tentáculos convierte la simetría radial en una combinación de simetría radial y bilateral.
2. Generalmente con forma elipsoidal o esférica, con **peines** (**paletas natatorias**) **dispuestas radialmente para nadar**.
3. Ectodermo, endodermo y una mesoglea (ectomesodermo) con células dispersas y fibras musculares; pueden considerarse **triblásticos**.
4. Sin nematocistos, aunque presentan **células adhesivas** (**coloblastos**).
5. Sistema digestivo formado por boca, faringe, estómago, una serie de canales y poros anales.
6. El sistema nervioso consiste en un plexo subepidérmico que se concentra alrededor de la boca y por debajo de las paletas natatorias; un **órgano sensorial aboral** (estatocisto).
7. Sin polimorfismo o con dimorfismo.
8. Son monoicos; las gónadas (de origen endodérmico) se sitúan en la pared de los canales digestivos, que están por debajo de las paletas natatorias; segmentación determinada; larva cidipoide.
9. Luminiscencia común.

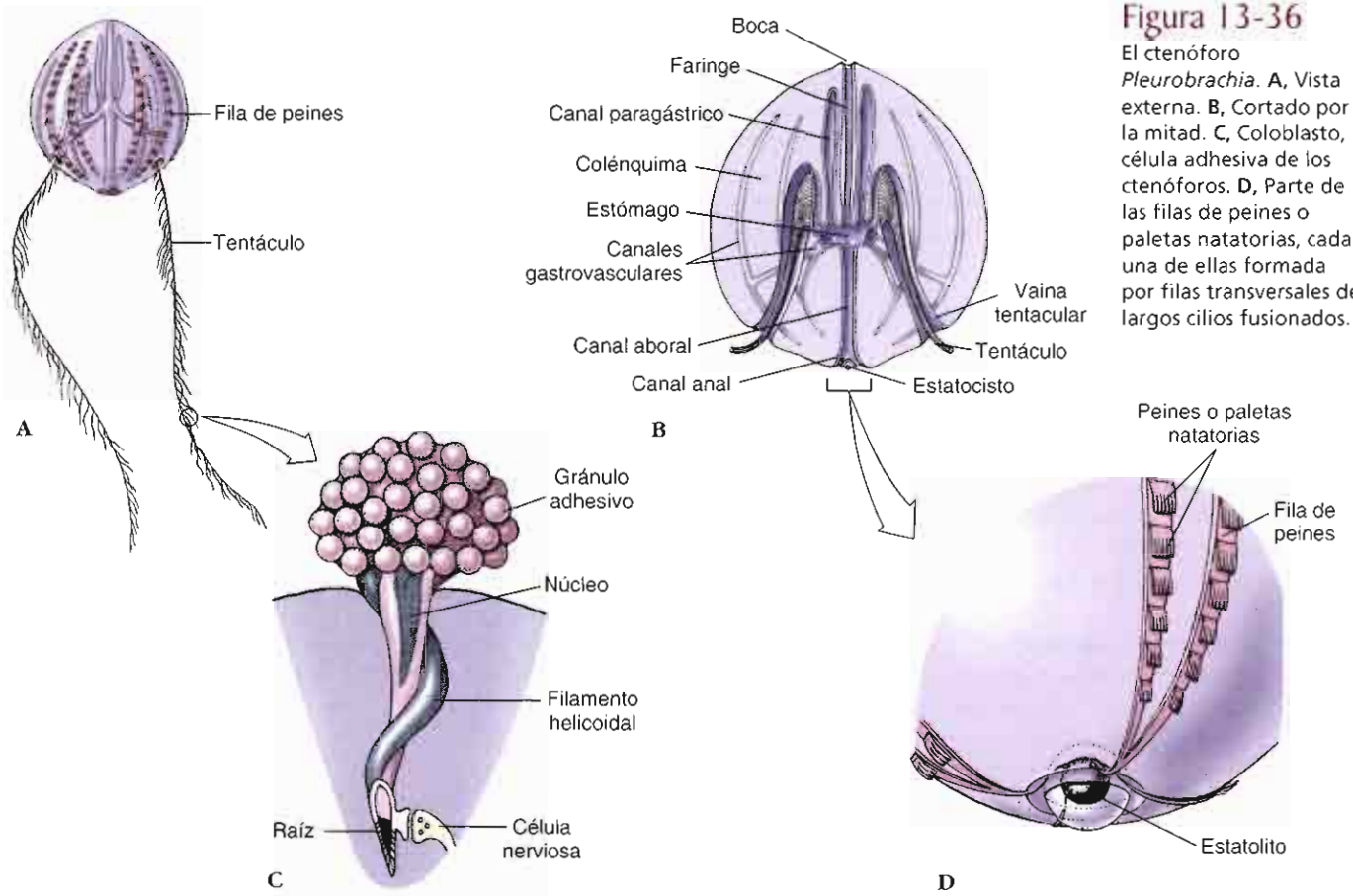
Comparación con los Cnidarios

Los ctenóforos se parecen a los cnidarios en lo siguiente:

1. Forma de simetría radial.
2. Eje oral-aboral alrededor del cual se disponen las partes del cuerpo.
3. Ectomesodermo gelatinoso bien desarrollado (colénquima).
4. Sin cavidad celomática.
5. Plexo nervioso difuso.
6. Carecen de sistemas de órganos.

Difieren de los cnidarios en lo siguiente:

1. No forman nematocistos.
2. Desarrollo de células musculares del mesénquima.
3. Presencia de paletas natatorias y de coloblastos.
4. Tipo de desarrollo en mosaico o determinado.
5. Generalmente presencia de faringe.
6. Sin polimorfismo o con dimorfismo.
7. Nunca coloniales.
8. Presencia de aberturas anales.



Tentáculos Los dos **tentáculos** son largos, macizos y muy extensibles, y pueden retraerse dentro de un par de **vainas tentaculares**. Cuando están completamente extendidos, pueden medir 15 cm de largo. La superficie de los tentáculos lleva **coloblastos**, o células adhesivas (Figura 13-36C), que segregan una sustancia pegajosa que utilizan para capturar y retener pequeños animales.

Pared del cuerpo Las capas celulares de los ctenóforos generalmente son como las de los cnidarios. Entre la epidermis y la gastrodermis hay un **colénquima** gelatinoso que llena la mayor parte del interior del cuerpo, y contiene fibras musculares y células ameboides. Aunque derivan de células ectodérmicas, las células musculares son independientes y no son porciones contráctiles de células epiteliomusculares (en contraste con las de los cnidarios).

Sistema digestivo y alimentación El **sistema gastrovascular** está formado por una boca, una faringe, un estómago y un sistema de canales gastrovasculares que se ramifican a través del colénquima hacia las láminas de peines, vainas tentaculares y otras partes (Figura 13-36). Hay dos canales ciegos que terminan cerca de la boca, y un canal aboral que pasa cerca del estatocisto y se divide en dos pequeños **canales anales**, a través de los cuales se expulsan los materiales no digeridos.

Los ctenóforos se alimentan de pequeños organismos planctónicos como copépodos. Las células adhesivas de los tentáculos de los ctenóforos permiten llevar la presa hasta la boca. La digestión es extracelular e intracelular.

Respiración y excreción Tanto la respiración como la excreción se realizan a través de la superficie del cuerpo.

Sistemas nervioso y sensorial Los ctenóforos tienen un sistema nervioso similar al de los cnidarios. Forma un plexo subepidérmico que se concentra debajo de cada una de las láminas de peines, pero no existe un control central como el que se encuentra en animales más complejos.

El órgano sensorial, situado en el polo aboral, es un estatocisto. El estatolito calcáreo está sostenido por penachos de cilios, y todo ello se encuentra encerrado en un receptáculo con forma de campana. Los cambios de posición del animal modifican la presión del estatolito sobre los penachos de cilios. El órgano sensorial también está implicado en la coordinación del batido de las filas de peines, pero no en el inicio de su movimiento.

La epidermis de los ctenóforos tiene abundantes células sensoriales, por lo que los animales son sensibles a estímulos químicos y de otros tipos. Cuando un ctenófo-

ro se pone en contacto con un estímulo desfavorable, a menudo invierte el batido de sus láminas de peines y retrocede; estos peines son muy sensibles al tacto, lo que provoca con frecuencia que se retraigan dentro del cuerpo.

Reproducción y desarrollo *Pleurobrachia*, al igual que otros ctenóforos, es monoico. Las gónadas se localizan en el revestimiento de los canales gastrovasculares que se encuentran debajo de los peines. Los huevos fecundados salen al exterior a través de la epidermis.

La segmentación de los ctenóforos es determinada (en mosaico), ya que las diversas partes del cuerpo del animal que se formarán a partir de cada blastómero se establecen tempranamente en la embriogénesis. Si se elimina uno de los blastómeros en los primeros estados, el embrión resultante será deficiente. Este tipo de desarrollo difiere del de los cnidarios, que es regulador (indeterminado). La **larva cidipoide** (Figura 13-37), nadadora libre, se parece superficialmente al ctenóforo adulto y se desarrolla directamente.

Algunos biólogos han considerado a los ctenóforos y a algunos de los cnidarios más complejos (por ejemplo, algunos antozoos) como triblásticos, ya que la naturaleza altamente celular de la mesoglea constituiría un mesodermo. No obstante, otros definen estrictamente al mesodermo como una capa derivada del endodermo; de este modo tanto cnidarios como ctenóforos serían diblásticos.



Figura 13-37
Larva cidipoide.

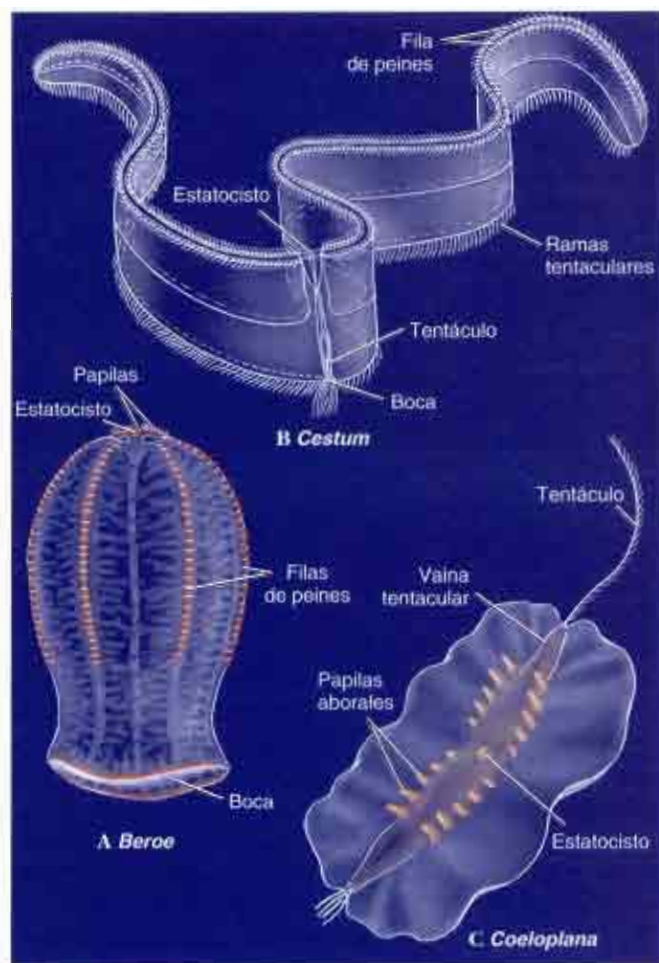


Figura 13-38

Diversidad en el filo Ctenóforos. A, *Beroe* sp. (orden Beroideos, clase Desnudos). B, *Cestum* sp. (orden Céstidos, clase Tentaculados). C, *Coeloplana* sp. (orden Platicténidos, clase Tentaculados).

Otros Ctenóforos

Los ctenóforos son criaturas frágiles y bellas. Sus cuerpos transparentes resplandecen como un cristal fino, iridiscuentes y brillantes durante el día y luminiscentes en la noche.

Uno de los más ctenóforos más conocidos es *Beroe* (L. una ninfa), con no más de 100 mm de longitud y 50 mm de ancho (Figura 13-38A). Es cónico o con forma de dedo y aplanado en el plano tentacular. En *Beroe* este plano queda definido por el lugar donde deberían tener los tentáculos, ya que tiene una gran boca pero carece de aquellos. El animal es de color rosa o pardo rojizo. Su pared corporal está recorrida por una extensa red canaliculada formada por la unión de los canales meridianos y paragástricos. El cinturón de Venus (*Cestum*, Figura 13-38B) está muy comprimido en el plano tentacular. Tiene forma de cinta y puede sobrepasar 1 m de largo, con un elegante aspecto cuando nada en dirección oral. *Ctenoplana* (Gr. *ktenos*, peine, + L. *planus*, plano) y *Coeloplana* (Gr.

Clasificación del filo Ctenóforos

Clase Tentaculata (L. *tentaculum*, tentáculo, + *ata*, sufijo de grupo). Con tentáculos; los tentáculos pueden retraerse en una vaina; algunos tipos están aplanados en el sentido oral-aboral y son reptantes; otros están comprimidos en el plano tentacular y adquieren forma de cinta; en algunos peines son sólo larvarios. Ejemplos: *Pleurobrachia*, *Cestum*.

Clase Nuda (L. *nudus*, desnudo). Sin tentáculos, pero aplanados según el plano tentacular; con la boca y la faringe amplias; canales gastrovasculares muy ramificados. Ejemplo: *Beroë*.

Koilos, hueco, + L. *planus*, plano) (Figura 13-38C), son ctenóforos muy modificados y raros, pero interesantes porque tienen cuerpos discoidales aplanados en el eje oral-aboral y adaptados para reptar más que para nadar. Un ctenóforo común a lo largo de las costas del Atlántico y del Golfo es *Mnemiopsis* (Gr. *mneme*, memoria, + *opsis*, apariencia) (Figura 13-35B), que tiene un cuerpo comprimido lateralmente con dos grandes lóbulos orales y tentáculos sin vainas.

Casi todos los ctenóforos producen destellos luminiscentes por la noche, especialmente formas como *Mnemiopsis* (Figura 13-35B). Los brillantes destellos que se ven por las noches en los mares del Sur son a menudo producidos por miembros de este filo.

Desde los años 80 la explosión de las poblaciones de *Mnemiopsis leidyi* ocurrida en el mar Negro y en el mar de Azov ha llevado a las pesquerías de la zona a una decadencia catastrófica. Los ctenóforos, introducidos inadvertidamente desde las costas americanas con el agua del lastre de los barcos, se alimentan de zooplancton, incluidos pequeños crustáceos y huevos y larvas de peces. La población de *M. leidyi*, normalmente inofensiva, es frenada en el Atlántico por ciertos depredadores especializados, pero la introducción de estos depredadores en el mar Negro comporta un particular peligro.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

Filogenia

El origen de los cnidarios y de los ctenóforos es oscuro, aunque la hipótesis más apoyada en la actualidad es que los filos de Radiados proceden de un antecesor parecido a una plánula, con simetría radiada. Dicho antecesor podría haber sido común a los radiados y los metazoos bila-

terales, estos últimos derivados de una rama cuyos miembros habitualmente reptaban en fondos marinos. Tal hábitat habría seleccionado la simetría bilateral. Otros se hicieron sésiles o formas flotantes libres, condiciones para las cuales la simetría radial es una ventaja selectiva. Una larva plánula, en la que una invaginación se convierte en una cavidad gastrovascular, correspondería aproximadamente a un cnidario con un ectodermo y un endodermo.

La base genética de dicha transición puede deberse en parte al incremento de la complejidad de los genes homeobox (*Hox*) (p. 191). Los genes *Hox* se han conservado excelentemente en casi todos los Metazoos y controlan la expresión de otros genes que determinan el eje corporal y la morfogénesis a lo largo del eje corporal. Las esponjas, que esencialmente no tienen eje corporal, también manifiestan la falta total del grupo de genes *Hox*. Los cnidarios tienen un eje corporal definido (oral-aboral) y poseen genes *Hox* anteriores y posteriores; no obstante, carecen de los genes *Hox* intermedios (grupo 3 o central) que están presentes en los bilaterales.

Se pueden encontrar antecesores potenciales de los orgánulos característicos de los Cnidarios, los nematocistos, en algunos grupos de formas unicelulares, por ejemplo, los tricocistos y toxicistos de los ciliciados (p. 260) y los tricocistos de los dinoflagelados (p. 260). De hecho, algunos dinoflagelados tienen orgánulos cuya estructura se parece enormemente a los nematocistos.

Las relaciones entre las clases de cnidarios son aún controvertidas. Un campo fascinante para la especulación es el referido la estructura del ciclo vital ancestral de los cnidarios: ¿Qué ha sido primero, el pólipo o la medusa? De dos importantes hipótesis existentes, una asume que el cnidario basal fue un hidrozoo semejante a un traquilino con un estado medusa; el otro, que el cnidario basal fue un pólipo de antozoos sin una medusa en su ciclo vital.

Si los cnidarios basales tuvieron ciclos parecidos a los hidrozooos semejantes a los traquilinos, la medusa derivaría directamente de una forma larvaria por metamorfosis, sin la intervención de un pólipo. Según esta hipótesis, la fase pólipo se añadió posteriormente en la historia evolutiva, lo que explica por qué algunos biólogos consideran al pólipo como un segundo estado larvario. No obstante, las pruebas moleculares sugieren que los Antozoos ocupan una posición basal en el filo Cnidarios (Figura 13-39). El desarrollo de las medusas se convertiría después en una sinapomorfia de las otras clases, con una pérdida subsecuente de un estado pólipo en los antecesores de los traquilinos. Una característica que encaja bien con esta hipótesis es la posesión compartida de un genoma mitocondrial lineal en los grupos con medusas: los Antozoos y todos los demás metazoos tienen un genoma mitocondrial circular, considerada la condición ancestral.

En el pasado se asumió que los ctenóforos procedían de un cnidario medusoide, pero esta hipótesis ha sido cuestionada. Las semejanzas entre los grupos son princi-

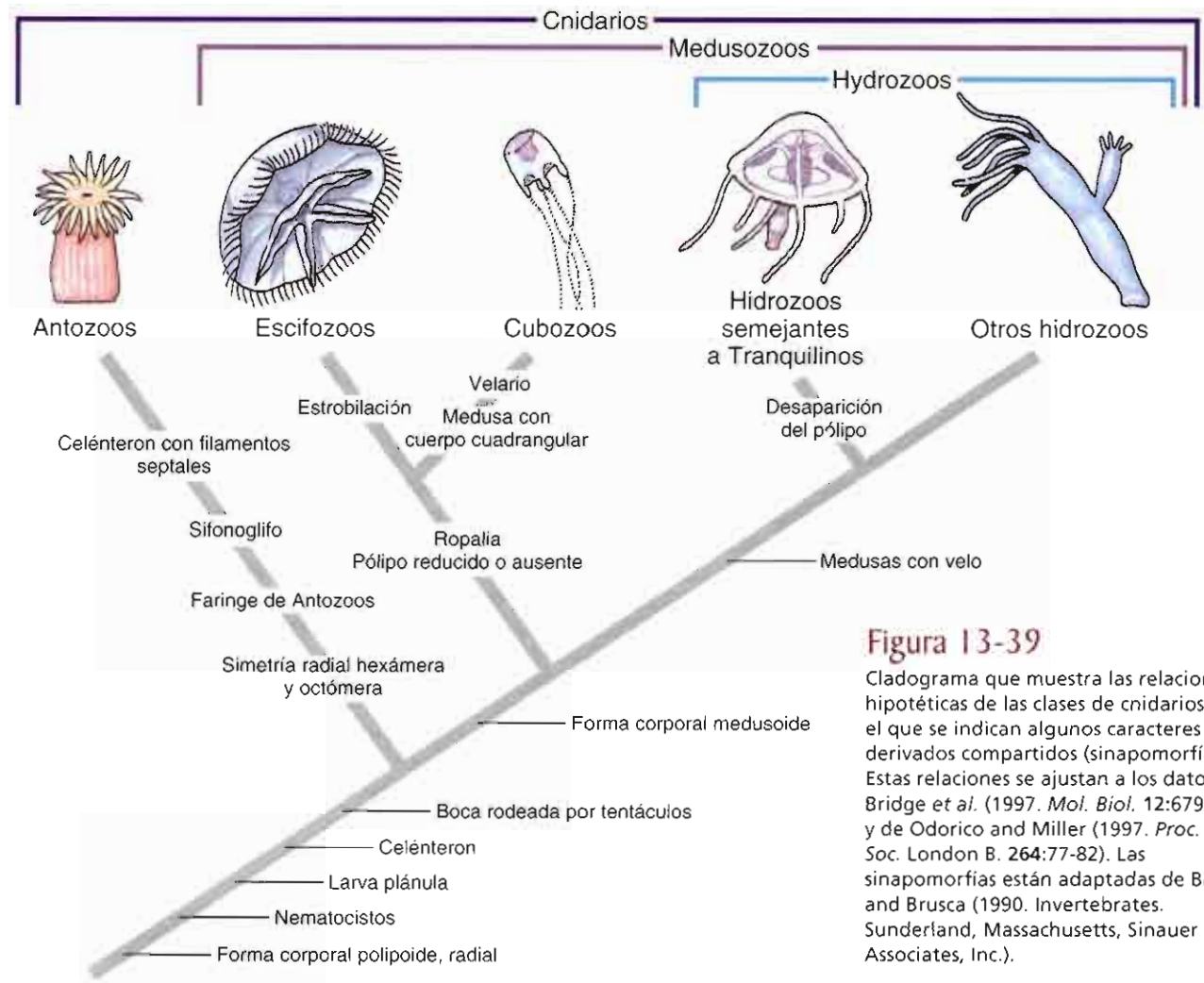


Figura 13-39

Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de las clases de cnidarios y en el que se indican algunos caracteres derivados compartidos (sinapomorfías). Estas relaciones se ajustan a los datos de Bridge *et al.* (1997. *Mol. Biol.* 12:679-689) y de Odorico and Miller (1997. *Proc. R. Soc. London B.* 264:77-82). Las sinapomorfías están adaptadas de Brusca and Brusca (1990. *Invertebrates*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.).

palmente de naturaleza general y no parecen indicar que exista una estrecha relación entre ellos. Algunas pruebas moleculares sugieren que los ctenóforos divergieron de la línea de los metazoos después de las esponjas pero antes que los cnidarios. Los ctenóforos tienen un patrón de segmentación más evolucionado y estereotípico que los cnidarios. Otros análisis indican un antecesor común más cercano para los ctenóforos y los cnidarios, por lo que juntos formarían el taxón hermano de los metazoos bilaterales.

Radiación adaptativa

Ningún filo se ha desviado de su modelo estructural básico. En los cnidarios, tanto el pólipo como la medusa es-

tán contruidos sobre el mismo esquema. Así mismo, los ctenóforos han adoptado la disposición de los peines y su simetría birradial.

Sin embargo, los cnidarios han desarrollado un gran número de individuos y especies, demostrando un sorprendente grado de diversidad si se considera la simplicidad de su modelo corporal básico. Son depredadores eficaces, y muchos se alimentan de presas bastante más grandes que ellos. Algunos están adaptados para alimentarse de pequeñas partículas. La forma de vida colonial está bien explorada, con algunas colonias que alcanzan grandes tamaños, como en los corales, y otros, como los sifonóforos, que presentan un polimorfismo asombroso y una gran especialización de individuos dentro de la colonia.

RESUMEN

Los filos Cnidarios y Ctenóforos tienen una simetría radial primaria; la simetría radial es una ventaja para los organismos sésiles o que flotan libres, ya que los estímulos ambientales les llegan de todas las direcciones por igual. Los cnidarios son, sorprendentemente, eficaces depredadores ya que poseen orgánulos urticantes denominados nematocistos. Ambos filos son esencialmente diblásticos (algunos triblásticos, dependiendo de la definición de mesodermo), con una pared del cuerpo formada por epidermis y gastrodermis separadas por una mesoglea. La cavidad digestivo-respiratoria (gastrovascular) tiene boca y carece de ano. Los cnidarios poseen un nivel de organización tisular. Tienen dos tipos corporales básicos (polipoide y medusoide), y en muchos hidrozooos y escifozoos el ciclo incluye al pólipo, con reproducción asexual, y a la medusa, con reproducción sexual.

Su orgánulo exclusivo, el cnido, se forma a partir de un cnidoblasto (del cual deriva el cnidocito) y se encuentra enrollado dentro de una cápsula. Cuando se descargan, algunos tipos de cnidos llamados nematocistos penetran en la presa e inyectan veneno. La descarga se efectúa al incrementarse la presión hidrostática interna por la alta presión osmótica del interior de la cápsula.

La mayoría de los hidrozooos son coloniales y marinos, pero otros son dulciacuícolas, como las hidras de agua dulce que se muestran habitualmente en las clases prácticas. Las hidras tienen una forma polipoide típica pero no son coloniales y carecen de estado medusa. La mayor parte de los hidrozooos marinos son colonias ramificadas formadas por muchos pólipos

(hidrantes). Las medusas de los hidrozooos pueden nadar libremente o permanecer unidas a la colonia.

Los escifozoos son las medusas típicas, en los que la forma predominante es la medusoide y muchos tienen un estado polipoide poco aparente. Los cubozoos son predominantemente medusoides, dentro de los cuales se incluyen las peligrosas avispas de mar.

Los antozoos son todos marinos y polipoides; no tienen estado medusoide. Las subclases más importantes son: Hexacorales (con simetría hexámera o polímera) y Octocorales (con simetría octómera). Los órdenes más numerosos de los hexacorales contienen las anémonas de mar, solitarias y sin esqueleto, y los corales pétreos, que son principalmente coloniales y secretan un exoesqueleto calcáreo. Los corales pétreos son los componentes básicos de los arrecifes coralinos, que constituyen un hábitat de gran belleza, productividad e importante valor ecológico y económico. Los octocorales agrupan a los corales blandos y córneos, muchos de los cuales son importantes y bellos componentes de los arrecifes.

Los Ctenóforos son birradiales y nadan mediante ocho filas de peines. Los coloblastos, con los que capturan las presas, son característicos de este filo.

Los cnidarios y los ctenóforos posiblemente han derivado de un antecesor parecido a una larva plánula de los cnidarios. A pesar de su nivel de organización relativamente simple, los cnidarios constituyen un filo importante económica, ambiental y biológicamente.

CUESTIONARIO

1. Explique la ventaja selectiva de la simetría radial para los animales sésiles y de vida flotadora.
2. ¿Cuáles son las características más importantes que diferencian al filo Cnidarios de otros filos?
3. Nombre y diferencie las clases del filo Cnidarios.
4. Distinga entre las formas pólipo y medusa.
5. Explique los mecanismos de descarga de los nematocistos. ¿De qué modo puede mantenerse una presión hidrostática de una atmósfera dentro del nematocisto hasta que recibe un estímulo de expulsión?
6. ¿Qué característica inusual tiene el sistema nervioso de los cnidarios?
7. Dibuje una hidra y rotule las principales partes del cuerpo.
8. Nombre y cite las funciones de los principales tipos celulares de la epidermis y la gastrodermis de una hidra.
9. ¿Qué estimula el comportamiento alimentario de una hidra?
10. Defina los siguientes términos relativos a los hidroides: hidrorriza, hidrocaule, cenosarco, perisarco, hidrante, gonangio, manubrio, estatocisto, ocelo.
11. Dé un ejemplo de una colonia de hidrozooos flotante y muy polimórfica.
12. Distinga los siguientes términos entre sí: estatocisto y ropalia; escifomedusas e hidromedusas; escifistoma, estróbilo y efira; velo, velario y pedalia; Hexacorales y Octocorales.
13. Defina los siguientes términos relacionados con las anémonas: sifonoglifo; septos primarios o mesenterios; septos incompletos; filamentos septales; acontios; laceración pedia.
14. Describa tres interacciones específicas de las anémonas con organismos que no son presas.
15. Compare el esqueleto de los corales zoantarios y alcionarios.
16. Los arrecifes de coral generalmente se limitan a distribuciones geográficas de aguas marinas poco profundas. ¿Cómo explica esto?
17. Específicamente ¿qué tipos de organismos son más importantes en el depósito de carbonato cálcico en los arrecifes de coral?
18. ¿Cómo contribuyen las zooxantelas al bienestar de los corales hermatípicos?
19. Distinga los siguientes términos entre sí: arrecife franjeante, arrecife de barrera, atolones, arrecifes de bajo.
20. ¿Cuáles son las características más importantes del filo Ctenóforos que los distinguen de otros filos?
21. ¿Cómo nadan los ctenóforos y cómo obtienen su alimento?
22. Compare los cnidarios y los ctenóforos; cite cinco características semejantes y cinco diferentes.
23. ¿Cuál es la hipótesis que prevalece sobre el origen de los filos de los animales radiados?

BIBLIOGRAFÍA

- Buddemeir, R. W., and S. V. Smith. 1999. Coral adaptation and acclimatization: a most ingenious paradox. *Amer. Zool.* **39**:1-9. *El primero de una serie de trabajos de esta emisión que tratan de los efectos climáticos y los cambios de temperatura en los arrecifes.*
- Crossland, C. J., B. G. Hatcher, and S. V. Smith. 1991. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs* **10**:55-64. *Debido a que reciclan una amplia cantidad de nutrientes en el arrecife, su producción de energía neta para exportar es menor. No obstante, tienen un papel más importante en la precipitación del carbono inorgánico por procesos de intervención biológica.*
- Finnerty, J. R. 2001. Cnidarians reveal intermediate stages in the evolution of Hox clusters and axial complexity. *Amer. Zool.* **41**:608-620. *Parece que las esponjas carecen totalmente de grupos de genes Hox. Los cnidarios tienen genes Hox anteriores y posteriores, pero carecen de los genes Hox intermedios (grupo 3 o central) presentes en los bilaterales.*
- Kennington, R., and G. Kelleher. 1992. Crown-of-thorns starfish management conundrums. *Coral Reefs* **11**:53-56. *El primer artículo de una edición completa sobre estrellas de mar: Acanthaster planci, un depredador de corales. En 1990 (p. 447) se dedicó otra edición entera a este depredador.*
- Lesser, M. P. 1997. Oxidative stress causes coral bleaching during exposure to elevated temperatures. *Coral Reefs* **16**:187-192. *Se prueba que los tipos reactivos de moléculas de oxígeno, quizás producidos por las zooxantelas, producen daños en las células y la expulsión de las zooxantelas. El incremento de la temperatura o de radiaciones UV pueden inducir el estrés de las zooxantelas.*
- Odorico, D. M., and D. J. Miller. 1997. Internal and external relationships of the Cnidaria: implications of primary and predicted secondary structure of the 5'-end of the 23-like rDNA. *Proc. R. Soc. London B.* **264**:77-82. *Los resultados apoyan una relación de grupos hermanos entre los Escifozoos y Cubozoos, y una posición basal de los Antozoos entre los Cnidarios. No es apoyada una estrecha relación de los Placozoos y Cnidarios.*
- Pennisi, E. 1998. New threat seen from carbon dioxide. *Science* **279**:989. *El incremento de CO₂ atmosférico acidifica el agua oceánica, haciendo más difíciles a los corales el depósito de CaCO₃. Si el CO₂ se duplicase en los próximos 70 años, como se espera, la formación de corales declinará un 40%, y un 75% si se duplicase otra vez.*
- Rosenberg, E., and Y. Loya. 1999. *Vibrio shiloi* is the etiological (causative) agent of *Oculina patagonica* bleaching: general implications. *Reef Encounter* **25**:8-10. *Estos investigadores consideran que el blanqueo del coral se debe a bacterias, no precisamente la de O. patagonica. La bacteria referida por ellos (Vibrio shiloi) necesita elevadas temperaturas.*
- Winnepenninckx, B. M. H., Y. Van de Peer, and T. Backeljau. 1998. Metazoan relationships on the basis of 18 rRNA sequences: a few years later...*Amer. Zool.* **38**:888-906. *Algunos análisis sugieren que las esponjas y los ctenóforos forman un clado que divergió de sus antecesores comunes con los cnidarios, formando todos el grupo hermano de los metazoos.*

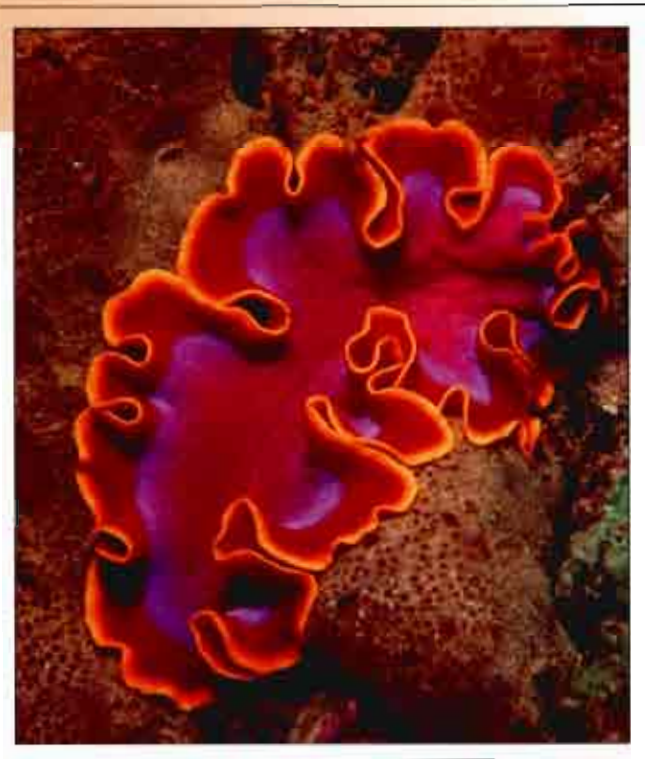
ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Radiate Animal
Phylo Cnidaria
Class Hydrozoa
Class Scyphozoa
Class Anthozoa
Coral Reefs
Coral Bleaching
Class Cubozoa
Phylum Ctenophora

Los animales bilaterales acelomados

Filo Platelmintos
Filo Nemertinos
Filo Gnatostomúlidos



Thysanozoon nigropapillosum, un turbelario marino (orden Policládidos).

Yendo hacia delante

Para la mayoría de los cnidarios y los ctenóforos un lado del animal es tan importante como cualquier otro para detectar una presa que puede venir en cualquier dirección. Pero si un animal busca activamente su comida, un lugar para guarecerse, habitar y una pareja para reproducirse, requiere una serie distinta de estrategias y una nueva organización. El movimiento activo y dirigido es más preciso con un cuerpo alargado, con una cabeza anterior y una cola posterior. Además, un lado del cuerpo queda hacia arriba (dorsal), mientras que otro, especializado para la locomoción, queda hacia abajo (ventral). El resultado es un animal de simetría bilateral, cuyo cuerpo puede dividirse en dos

partes, que son imágenes especulares, solamente por un plano de simetría. Además, como es mejor saber dónde se va que dónde se ha estado ya, los órganos de los sentidos y los centros de control nervioso tienden a concentrarse en la cabeza. Esto se conoce como cefalización.

Los tres filos de animales acelomados que se tratan en este capítulo no presentan grandes avances de organización sobre los cnidarios y ctenóforos, excepto la simetría. Sin embargo, este cambio de simetría tiene enormes consecuencias evolutivas, y todos los demás filos, que veremos en los capítulos siguientes de este texto, manifiestan simetría bilateral.

Los tres filos de que trata este capítulo tienen la organización más simple dentro de los Bilaterales (a no ser que consideremos a los Mesozoos como bilaterales, Capítulo 12), un grupo de filos que incluye al resto del reino animal. Se trata de los Platelminetos (Gr. *platys*, aplanado, + *helmins*, gusano) o gusanos planos; los Nemertinos (Gr. *Nemertes*, una de las nereidas, la infalible) o gusanos cinta; y los Gnatostomúlidos (Gr. *gnathos*, mandíbula, + *stoma*, boca, + *L. ulus*, diminutivo) o gusanos con mandíbula. Estos filos sólo tienen un espacio interno, la cavidad digestiva, y la región comprendida entre el ectodermo y el endodermo está rellena de mesodermo en forma de fibras musculares y mesénquima (parénquima). Dado que carecen de celoma o de pseudocel, se denominan animales **bilaterales acelomados** (Figura 14-1), y por poseer tres capas germinales bien definidas, reciben el calificativo de **triblásticos**. Los acelomados presentan más especialización y división del trabajo entre sus órganos que los cnidarios y ctenóforos: por eso se dice que han alcanzado un nivel de organización de órganos y sistemas.

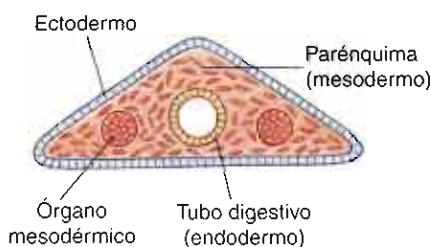
Estos filos pertenecen al superfilo Lofotrocozoos de la división protóstoma y tienen típicamente segmentación espiral. Poseen cierta centralización del sistema nervioso, con una concentración de nervios en la parte anterior y una disposición de los cordones y conectivos en forma de escalera de cuerda en la parte inferior. Tienen sistema excretor (u osmorregulador), y los nemertinos también tienen un sistema circulatorio y un tubo digestivo unidireccional, con boca y ano.

FILO PLATELMINTOS

El término «gusano» se ha utilizado ampliamente para animales invertebrados bilaterales, alargados y sin apéndices. En un tiempo, los zoólogos consideraron que los gusanos (Vermes) constituían un grupo por sí mismos que incluía un conjunto de formas muy diversificadas. Este conjunto no natural ha sido reclasificado en varios filos. No obstante, los zoólogos todavía se refieren, por tradición, a varios de estos grupos como «gusanos planos», «gusanos acintados», «gusanos redondos» y «gusanos segmentados».

Puesto que no hay una característica única (sinapomorfía) común a todo el filo, algunos autores arguyen que el filo Platelminetos no es válido por no ser monofilético.

Figura 14-1
Organización corporal de un acelomado (sección transversal).



tico. De otro lado, la historia evolutiva y las relaciones entre los platelmintos son motivo de amplios debates, y algunos expertos sugieren que la mayoría del grupo surgió de un antecesor de cuerpo pequeño semejante a una

Posición en el reino animal

1. Los platelmintos o gusanos planos, los nemertinos o gusanos cinta y los gnatostomúlidos o gusanos con mandíbulas son los animales más sencillos con **simetría bilateral primaria**.
2. Estos filos tienen un único espacio interno, la cavidad digestiva, con la región comprendida entre el ectodermo y el endodermo rellena de mesodermo en forma de fibras musculares y mesénquima (parénquima). Puesto que carecen de celoma o de pseudoceloma, se han denominado animales **acelomados**, y por poseer tres capas germinales bien definidas han sido llamados **triblásticos**.
3. Los órganos de los animales bilaterales acelomados muestran una mayor especialización y división del trabajo que los de los animales radiados, ya que el mesodermo hace posible la formación de órganos más complejos. Por eso se dice que los acelomados han alcanzado un **nivel de organización de órganos y sistemas**.
4. Pertenecen a la división protóstoma de los animales bilaterales, tienen segmentación espiral y, al menos los platelmintos y los nemertinos, presentan segmentación determinada (en mosaico).
5. Todos ellos pertenecen al superfilo Lofotrocozoos.

Aportaciones biológicas

1. Los Bilaterales acelomados han desarrollado el plan de organización **bilateral** básico que ha sido explotado ampliamente en el reino animal.
2. El **mesodermo** se desarrolla como una capa germinal embrionaria bien definida (**triblásticos**), lo que permite una gran variedad de tejidos, órganos y sistemas.
3. Junto con la simetría bilateral, se ha establecido la **cefalización**. Hay una cierta centralización del sistema nervioso, evidente en el **sistema de tipo escalera de cuerda** encontrado en los platelmintos.
4. Junto con la musculatura subepidérmica hay también un sistema mesenquimático de fibras musculares.
5. Son los animales más sencillos con **sistema excretor**.
6. Los nemertinos son los animales más sencillos que presentan un **sistema circulatorio** con sangre y un **tubo digestivo unidireccional**. Aunque no lo consideren así todos los zoólogos, la cavidad del rincocel de los nemertinos es técnicamente un celoma, pero como es simplemente una parte del mecanismo de la probóscide, es posible que no sea homóloga del celoma de los animales eucelomados.
7. En los tres filos aparecen estructuras únicas y especializadas. Los hábitos parásitos de muchos platelmintos han conducido a muchas adaptaciones especializadas, como los órganos de sujeción.

Características del filo Platelmintos

1. Tres capas germinales (**triblásticos**).
2. **Simetría bilateral**; polaridad definida de los extremos anterior y posterior.
3. **Cuerpo aplanado dorsoventralmente**; aberturas oral y genital principalmente en la superficie ventral.
4. La epidermis puede ser celular o sincitial (ciliada en algunos); con **rabditos** en la epidermis de la mayoría de los turbelarios; la epidermis es un **tegumento** sincitial en monogeneos, trematodos, cestodos y algunos turbelarios.
5. Sistema muscular en principio en forma de funda o vaina y de origen mesodérmico; debajo de la epidermis hay capas de fibras circulares, longitudinales y a veces oblicuas.
6. Sin ningún espacio interno en el cuerpo salvo el tubo digestivo (acelomados); espacios entre los órganos rellenos de parénquima.
7. Sistema digestivo incompleto (tipo gastrovascular); falta en algunos.
8. Sistema nervioso formado por **un par de ganglios anteriores**, con **cordones nerviosos longitudinales** conectados por nervios transversales y localizados en el mesénquima en la mayoría de los casos; en las formas primitivas es similar al de los cnidarios.
9. Órganos sensoriales sencillos; algunos con manchas oculares.
10. Sistema excretor formado por dos canales laterales con ramas que llevan **células flamígeras (protonefridios)**; falta en algunas formas primitivas.
11. Sistemas respiratorio, circulatorio y esquelético inexistentes; canales linfáticos con células libres en algunos trematodos.
12. Muchas formas monoicas; sistema reproductor complejo; en general con gónadas, conductos y órganos accesorios bien desarrollados; fecundación interna; desarrollo directo en las formas de vida libre nadadoras y en aquellas con un único hospedador en el ciclo vital; en general indirecto en los parásitos internos en los que puede haber un ciclo vital complicado, que en muchos parásitos internos implica a varios hospedadores.
13. Clase Turbelarios, la mayoría son de vida libre; las clases Monogeneos, Trematodos y Cestodos, totalmente parásitos.

larva plánula, mientras que otros argumentan que los platelmintos pudieron haber derivado de un antecesor celomado de cuerpo largo. Esta importante controversia incide en la validez del grupo (especialmente la inclusión de los Acelos entre los Platelmintos) y la monofilia dentro de él de alguna de las clases tradicionales (especialmente los Turbelarios). Para estos grupos continuamos ofreciendo la clasificación tradicional mientras algunas resoluciones se sigan debatiendo ya que estos términos

son corrientes en la literatura común. A pesar de todo, la presencia en los platelmintos de un **parénquima** mesodérmico celular pone las bases para una organización más compleja que la vista en el Capítulo 13. El parénquima es una forma de tejido «empaquetado» que contiene más células y fibras que la mesoglea de los cnidarios. En algunos platelmintos, al menos, el parénquima está compuesto por los cuerpos celulares no contráctiles de células musculares, es decir, que el cuerpo celular que contiene el núcleo y otros orgánulos está conectado a una porción contráctil alargada, algo parecido a las células epiteliomusculares de los cnidarios (Figura 13-4).

El tamaño de los platelmintos varía desde un milímetro, o menos, a muchos metros de longitud en algunas tenias, aunque la mayoría miden entre 1 y 3 cm. Sus cuerpos aplanados pueden ser como una hoja delgada y amplia, o largos y con forma de cinta.

Los platelmintos incluyen formas de vida libre y parásitas, pero los miembros de vida libre pertenecen exclusivamente a la clase turbelarios (hoy día considerada por la mayor parte de los autores como un grupo artificial porque no es una clase monofilética). Unos pocos turbelarios son simbioses o parásitos, pero la mayoría están adaptados a deslizarse sobre los fondos de las aguas marinas o dulces, o viven en lugares muy húmedos en la tierra. Muchos, especialmente las especies mayores, se encuentran bajo piedras y otros objetos duros en los arroyos de agua dulce o en zonas litorales y sublitorales del océano (p. 920).

La mayoría de los turbelarios son marinos, aunque hay muchas especies de agua dulce. Las planarias (Figura 14-2) y algunos otros frecuentan lagos y charcas; otros prefieren aguas rápidas de arroyos de montaña, y algunos aparecen en fuentes termales. Los turbelarios terrestres se encuentran en lugares húmedos bajo piedras y troncos. En los Estados Unidos hay alrededor de seis especies de turbelarios terrestres.

Todos los miembros de las clases Monogeneos y Trematodos (las duelas) y los de la clase Cestodos (las te-



Figura 14-2
Planaria teñida.

nias) son parásitos. Muchos de los monogeneos son ectoparásitos, pero todos los trematodos y los cestodos son endoparásitos. Muchas especies tienen ciclos vitales indirectos con más de un hospedador; el primer hospedador es con frecuencia un invertebrado, y el hospedador final es generalmente un vertebrado. El hombre sirve como hospedador para cierto número de especies. Algunos estados larvarios pueden tener vida libre.

Muchos animales tratados en este capítulo y en los Capítulos 11, 15, 18, 19 y 20 son parásitos. La humanidad ha sufrido durante siglos por sus parásitos y los de los animales domésticos. Las pulgas y las bacterias se aliaron para destruir un tercio de la población europea durante el siglo diecisiete, y la malaria, la esquistosomiasis y la enfermedad del sueño africana han enviado a millones de personas a la tumba. Incluso hoy día, en muchas partes del mundo, después de exitosas campañas contra la fiebre amarilla, la malaria y las infestaciones de gusanos, las enfermedades parasitarias junto con las deficiencias nutricionales son los principales agentes de mortandad humana. En los últimos 50 años, las guerras civiles y los cambios del medio provocados por el hombre han conducido a un resurgimiento de la malaria, la tripanosomiasis y la leishmaniasis, y al aumento global de nematodos intestinales.

Forma y función

Tegumento, músculos

La mayoría de los turbelarios tienen una epidermis celular ciliada. Las planarias de agua dulce, como *Dugesia* pertenecen al orden Tricladidos y son muy utilizadas en

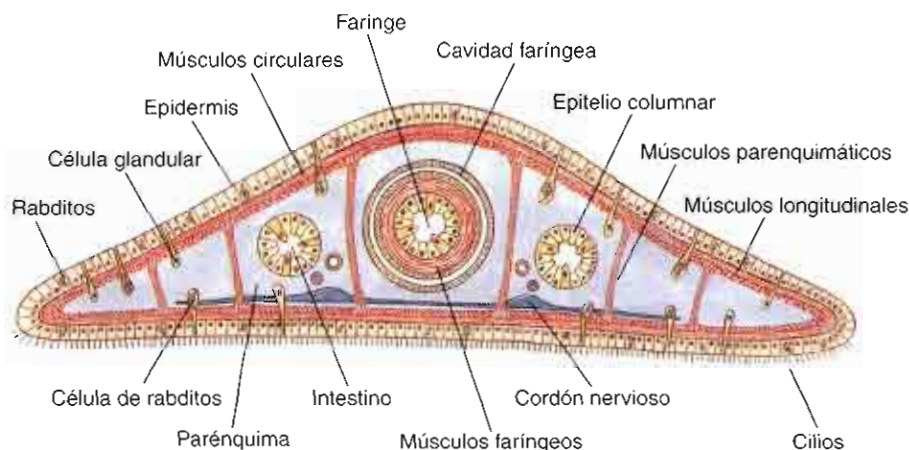


Figura 14-3

Sección transversal de una planaria a través de la región faríngea y en la que se muestran las relaciones de las estructuras del cuerpo.

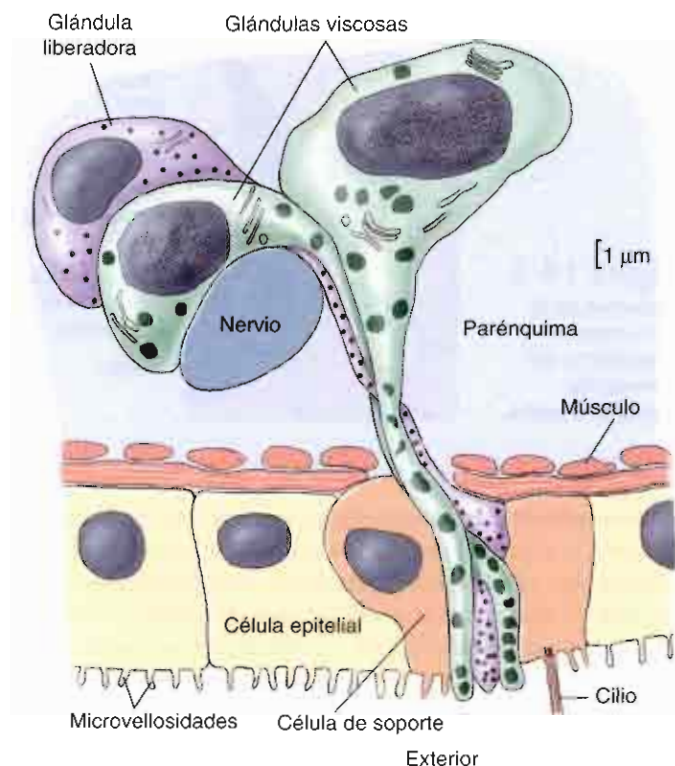


Figura 14-4

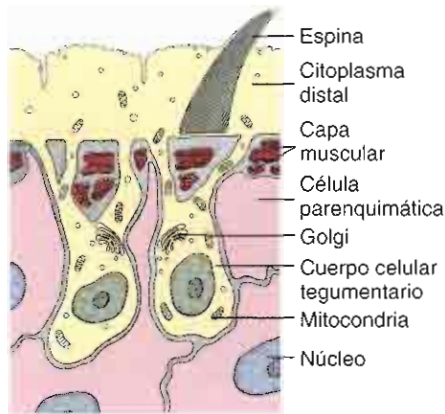
Reconstrucción de una glándula adhesiva doble del turbelario *Haplopharynx* sp. Hay dos glándulas viscosas y una de liberación, localizadas por debajo de la pared del cuerpo. Las células de anclaje están situadas en el interior de la epidermis, y una de las glándulas viscosas y la de liberación están en contacto con un nervio.

los laboratorios de prácticas elementales. Su epidermis ciliada descansa en una membrana basal. Contiene **rhabditos** en forma de varilla que, cuando se descargan en el agua, se hinchan y forman una funda mucosa protectora alrededor del cuerpo. En la superficie de la epidermis se abren células mucosas glandulares (Figura 14-3). En la epidermis de la mayoría de los órdenes de turbelarios se encuentran órganos adhesivos de **glándula doble**. Estos órganos constan de tres tipos celulares: células glandulares viscosas, células de liberación y células de anclaje (Figura 14-4). Las secreciones de las células viscosas fijan las microvellosidades de las células al sustrato, y las secreciones de las células de liberación proporcionan un mecanismo químico de rápido desprendimiento.

Por debajo de la membrana basal de la pared del cuerpo de los turbelarios hay capas de **fibras musculares** que se disponen circular, longitudinal y diagonalmente. Una red de células

Figura 14-5

Esquema de la estructura del tegumento del trematodo *Fasciola hepatica*.



parenquimáticas, desarrolladas a partir del mesodermo, llenan los espacios entre los músculos y los órganos viscerales. Las células parenquimáticas en algunas planarias, tal vez en todas, no son células independientes, sino las porciones no contráctiles de las células musculares.

Unos pocos turbelarios presentan una epidermis **sin-cital** (los núcleos no están separados entre sí mediante membranas celulares).

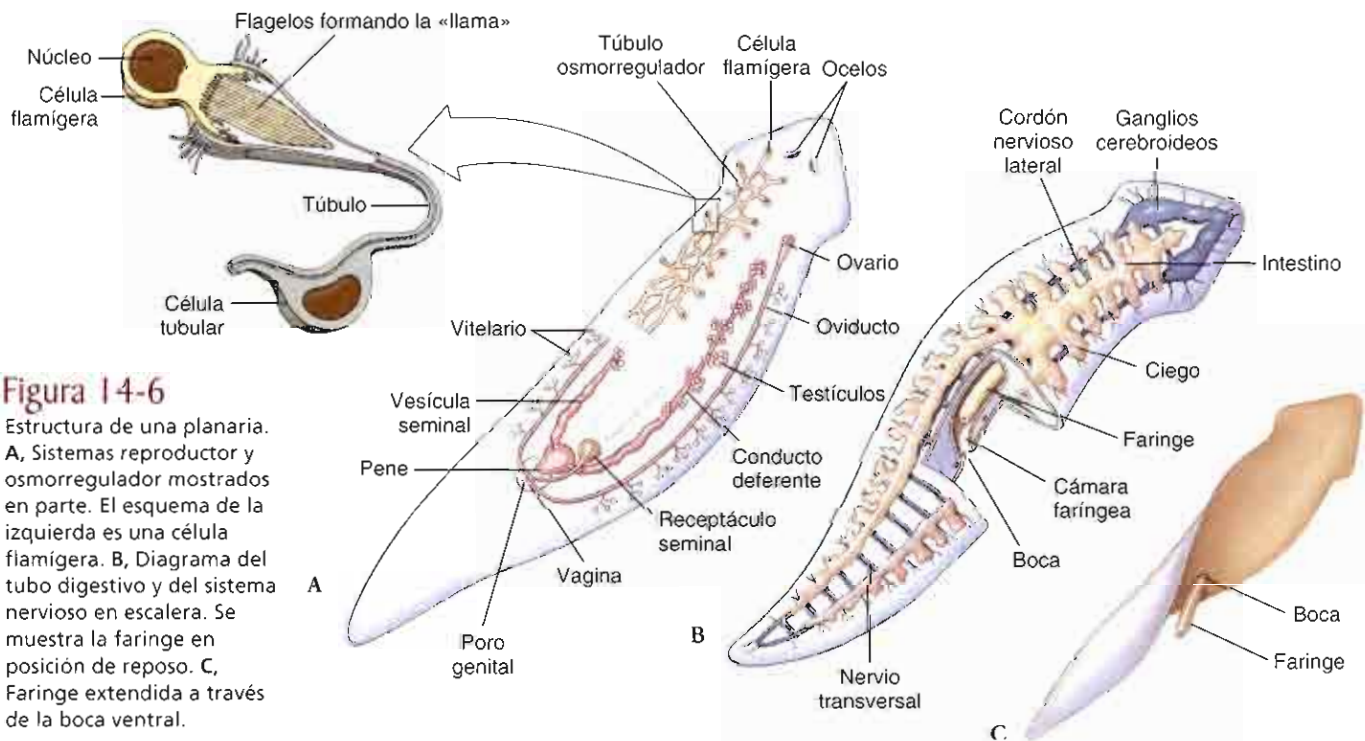
Todos los miembros de los Trematodos, Monogeneos y Cestodos son parásitos y en estado adulto su pared del cuerpo, es inusual entre los animales. Además carecen de cilios. Más que por una «epidermis» su pared del cuerpo se designa como **tegumento**, término menos comprometido (Figura 14-5). Este modelo tegumentario característico es la base para unir a los trematodos, monogeneos y cestodos en un taxón conocido como **Neodermados**

(Figura 14-28). Es una disposición epidérmica peculiar que se puede relacionar con una adaptación al parasitismo, aunque esta consideración no está todavía aclarada.

Nutrición y digestión

El tubo digestivo de los platelmintos, excepto el de los cestodos que carecen de él, consta de una boca, una faringe y un intestino (Figura 14-6). En las planarias la faringe se encuentra encerrada en una **vaina faríngea** (Figura 14-6) y desemboca posteriormente justo en el interior de la boca, a través de la cual puede salir. El intestino tiene tres ramas o troncos muy ramificados, uno anterior y dos posteriores. El conjunto forma una **cavidad gastrovascular** revestida de epitelio columnar (Figura 14-6). La boca de los trematodos y monogeneos generalmente desemboca en el extremo anterior del cuerpo, o cerca de él, en una faringe muscular no extensible (Figuras 14-7 y 14-16). Posteriormente el esófago comunica con un intestino ciego, generalmente con forma de **Y**, aunque puede o no estar muy ramificado según las especies.

Las planarias son principalmente carnívoras, alimentándose especialmente de pequeños crustáceos, nematodos, rotíferos e insectos. Pueden detectar alimento a cierta distancia mediante los quimiorreceptores. Enredan a sus presas en secreciones de las células glandulares mucosas y de los rabditos. Una planaria agarra sus presas con su extremo anterior, enrolla su cuerpo alrededor de la presa, extiende su probóscide y absorbe el alimento en pequeñas cantidades. Los monogeneos y los trematodos raspan las células hospedadoras y se alimentan de los desechos y fluidos corporales.

**Figura 14-6**

Estructura de una planaria. A, Sistemas reproductor y osmorregulador mostrados en parte. El esquema de la izquierda es una célula flamígera. B, Diagrama del tubo digestivo y del sistema nervioso en escalera. Se muestra la faringe en posición de reposo. C, Faringe extendida a través de la boca ventral.

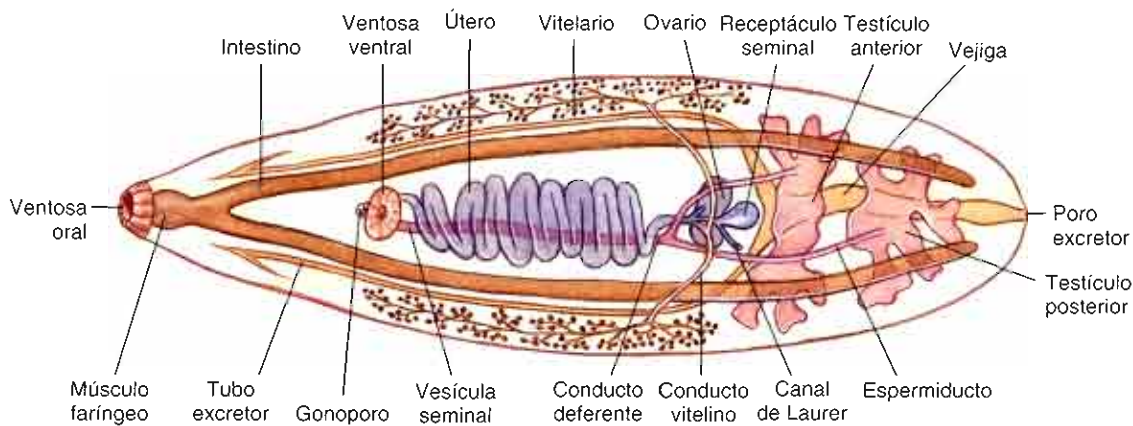


Figura 14-7
Estructura de la
duela del hígado
del hombre,
Clonorchis sinensis.

Las secreciones intestinales contienen enzimas proteolíticas para la **digestión extracelular**. Los trozos de alimento son succionados al interior del intestino, donde las células fagocíticas de la gastrodermis completan la digestión (**intracelular**). El alimento no digerido se expulsa a través de la faringe. Por carecer de tracto digestivo, los cestodos tienen que depender de la digestión del hospedador, y la absorción se limita a pequeñas moléculas del tracto digestivo de los hospedadores.

Excreción y osmorregulación

Excepto en los turbelarios del orden Acelos, el sistema osmorregulador de los platelmintos consta de **protonefridios** (órganos excretores y osmorreguladores con su extremo interno cerrado) con **células flamíferas** (Figura 14-6A). La célula flamífera tiene forma de copa con un penacho de flagelos que se extienden desde su cara interna. En algunos turbelarios y en todos los Neodermados los protonefridios forman un **entramado**, esto es, el borde de la copa se continúa en expansiones en forma de dedo que se entrelazan con prolongaciones similares de una célula tubular. El espacio (luz) encerrado por la célula tubular se continúa en conductos colectores que finalmente se abren al exterior mediante poros. El batido de los flagelos (que recuerda a una llama vacilante) impulsa fluido hacia los conductos colectores y proporciona una presión negativa para extraer líquido a través de delicadas interconexiones del entramado. Generalmente la pared del conducto fuera de la célula flamífera posee pliegues o microvellosidades que probablemente actúan en la reabsorción de ciertos iones o moléculas. Aunque excretan cantidades pequeñas de amoníaco a través de los protonefridios, los principales desechos metabólicos son claramente expulsados por difusión a través de la pared del cuerpo.

En las planarias los conductos colectores se anastomosan en una red a lo largo de cada lado del animal (Figura 14-6) y pueden vaciarse a través de muchos nefridioporos. Se puede decir que este sistema es principalmente osmorregulador ya que en los turbelarios marinos, que no

tienen que expulsar exceso de agua, está reducido o no existe. Los monogeneos generalmente tienen dos poros excretores que desembocan lateralmente. Los conductos colectores de los trematodos vacían en una vejiga que se abre al exterior por un poro terminal (Fig. 14-7). En los cestodos hay dos canales excretores principales a cada lado del cuerpo y que se extienden a lo largo de éste (Figura 14-20). Se unen en el último segmento (proglótide, p. 338) para formar una vejiga excretora que desemboca en un poro terminal. Cuando el proglótide terminal se desprende, los dos canales desembocan por separado.

Sistema nervioso

El sistema nervioso más primitivo de los platelmintos, se encuentra en algunos turbelarios, es un **plexo nervioso subepidérmico** parecido al plexo nervioso de los cnidarios. Otros turbelarios tienen, además del plexo nervioso, de uno a cinco pares de **cordones nerviosos longitudinales** situados bajo la capa muscular. Los turbelarios más evolucionados tienden a tener un menor número de cordones. Las planarias de agua dulce tienen un par ventral (Figura 14-6A). Los nervios conectivos forman un modelo de tipo escalera de cuerda. El cerebro es una masa bilobulada de células ganglionares que surgen anteriormente desde el cordón nervioso ventral. Excepto en los platelmintos acelos (que incluso podrían no ser miembros del filo Platelminthos), que tienen un sistema difuso, se pueden distinguir diversos tipos de neuronas: sensoriales, motoras y de asociación, lo que constituye un importante avance en la evolución del sistema nervioso.

Órganos sensoriales

La locomoción activa en los turbelarios se ve favorecida no sólo por la cefalización del sistema nervioso, sino también por los avances en el desarrollo de los órganos de los sentidos. Los **ocelos**, manchas oculares sensibles a la luz, son comunes en los turbelarios (Figura 14-6A), los monogeneos y las larvas de trematodos.

Las células táctiles y quimiorreceptoras son abundantes por el cuerpo, y en las planarias forman órganos definidos en las aurículas (lóbulo con aspecto de orejas a los lados de la cabeza). Algunos también tienen estatocistos para el equilibrio y reorreceptores para apreciar la dirección de la corriente. Abundan los terminales sensoriales alrededor de la ventosa oral de los trematodos, del escólex (p. 339) de los cestodos y alrededor de los poros genitales en ambos grupos.

Reproducción y regeneración

Muchos turbelarios se reproducen tanto asexualmente (por fisión) como sexualmente. Asexualmente, las planarias de agua dulce simplemente se constriñen por detrás de la faringe y se separan en dos animales, cada uno de los cuales regenera las partes perdidas —un sistema rápido de incrementar la población—. Hay pruebas de que una densidad de población reducida va seguida de un incremento en la tasa de división. En algunas formas en los que hay bipartición, los individuos no se separan enseguida, sino que permanecen unidos formando cadenas de zooides (Figura 14-8).

Los trematodos se reproducen asexualmente en los caracoles, sus huéspedes intermediarios. Los detalles de sus asombrosos ciclos vitales se describen en la página 333. Algunos cestodos juveniles presentan reproducción asexual por gemación, produciendo cientos, o en algunos casos, miles de descendientes (p. 341).

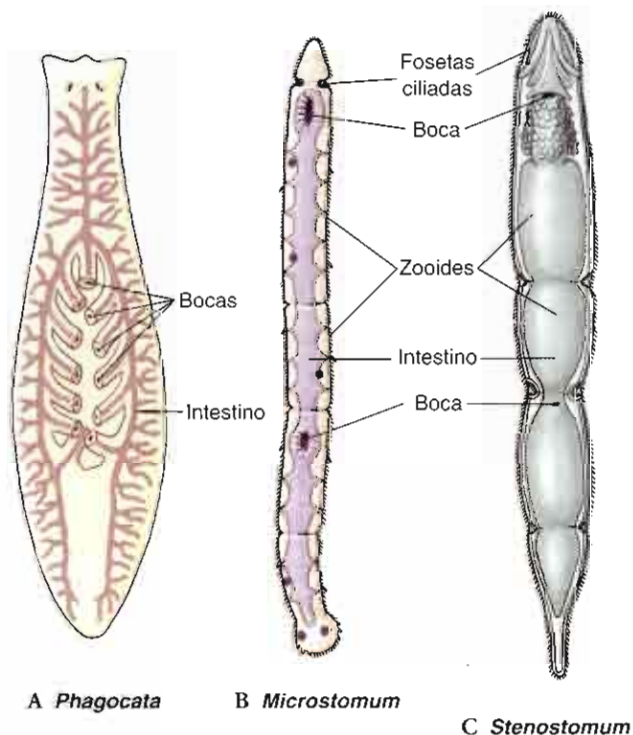


Figura 14-8

Algunos pequeños turbelarios de agua dulce. A, *Phagocata* tiene numerosas faringes. B y C, La división incompleta produce serie de zooides que permanecen unidos durante algún tiempo.

Casi todos los turbelarios son monoicos (hermafroditas) pero practican la fecundación cruzada. En algunos turbelarios el vitelo para nutrir a los embriones en desarrollo está contenido en la propia célula huevo (**endolecito**), y la embriogénesis muestra la segmentación espiral determinada típica de los protóstomos (p. 239). La posición de huevos endolecitos se considera un carácter ancestral en los platelmintos. Otros grupos de turbelarios más los trematodos, monogeneos y cestodos, comparten una condición derivada en la que los gametos femeninos contienen poco o nada de vitelo, y éste es proporcionado por células procedentes de órganos denominados **vitelarios**. Las células vitelinas son conducidas hasta la unión con el **oviducto** por medio de **viteloductos** (Figuras 14-6 y 14-7). Por lo general un determinado número de células vitelinas rodea al cigoto dentro de la cáscara del huevo; el desarrollo es así **ectolecito**. La segmentación se ve afectada de tal manera que no se puede distinguir un modelo de segmentación espiral. El conjunto formado por las células vitelinas y el cigoto, rodeado por la cáscara del huevo, se desplaza por el **útero** y finalmente es liberado a través de un poro genital común o de un poro uterino independiente (Figura 14-7).

Los órganos reproductores masculinos presentan uno, dos o más **testículos** conectados a **vasos eferentes** que se unen para formar un único **vaso deferente**. Éste generalmente conduce a una **vesícula seminal** y de aquí a un **pene** semejante a una papila, o a un órgano copulador extensible denominado **cirro**.

Durante la época de reproducción, los turbelarios desarrollan tanto órganos masculinos como femeninos, que generalmente, desembocan en un poro genital común (Figura 14-6-A). Después de la cópula, uno o más huevos fecundados y algunas células con vitelo se encierran en un pequeño capullo. Los capullos se fijan por pequeños pedúnculos a la cara inferior de piedras o plantas. Los embriones emergen como jóvenes que parecen adultos maduros. En algunas formas marinas, a partir del embrión se desarrolla una larva ciliada que nada libremente.

Los monogeneos emergen como larvas nadadoras que se fijan al hospedador siguiente y se desarrollan como individuos jóvenes. Las larvas de los trematodos emergen del huevo como larvas ciliadas que penetran en un hospedador intermediario, un caracol, o bien pueden eclosionar solamente después de ser comidas por el caracol. La mayoría de los cestodos sólo eclosionan después de ser consumidos por un hospedador intermediario. Muchos animales sirven como hospedadores intermediarios, y según las especies de cestodos, se requieren uno o más hospedadores intermediarios específicos para poder completar el ciclo vital.

Clase Turbelarios

Existen pruebas que confirman las relaciones monofiléticas entre los Trematodos, los Monogeneos y los Cestodos, y algunos autores opinan que estos tres grupos de-

berían agruparse en un clado único denominado **Neodermata** (basándose en la sinapomorfia de la neodermis, p. 328). Importantes pruebas moleculares y morfológicas actuales muestran que los Turbelarios son parafiléticos, e incluso se discute la validez de los Turbelarios como clase. Los Turbelarios representan un grupo artificial, pero los seguimos presentando aquí como grupo porque predominan en la literatura zoológica y porque no hay un consenso general para cómo revisar la clasificación de los turbelarios.

La mayoría de los turbelarios son gusanos de vida libre con una longitud comprendida entre 5 mm, o menos, y 50 cm. La mayoría son formas que reptan, para lo que combinan los movimientos ciliares y musculares. La boca se encuentra en el lado ventral. A diferencia de los trematodos y los cestodos, tienen ciclos vitales sencillos.

Las planarias muy pequeñas se mueven mediante cilios. Otras lo hacen por deslizamiento, con la cabeza ligeramente levantada sobre una vía mucosa secretada por las glándulas adhesivas marginales. El batido de los cilios epidérmicos arrastra al animal a través de la vía mucosa, mientras que se puede ver cómo pasan desde la cabeza hacia atrás ondas musculares rítmicas. Los grandes policlados y los turbelarios terrestres se arrastran mediante ondulaciones musculares, de un modo semejante al de los caracoles.

Con frecuencia se distingue a los turbelarios basándose en la forma del digestivo (presente o ausente; simple o ramificado; patrón de ramificación) y de la faringe (simple; plegada; bulbosa). Excepto para el orden Policlados (Gr. *Poly*, muchos, + *klados*, rama) los turbelarios con huevos endolecitos tienen un digestivo sencillo, o no lo tienen, y la faringe es simple. En unos pocos turbelarios existe una faringe reconocible. Los policlados tienen faringe plegada y digestivo con muchas ramas (Figura 14-9).

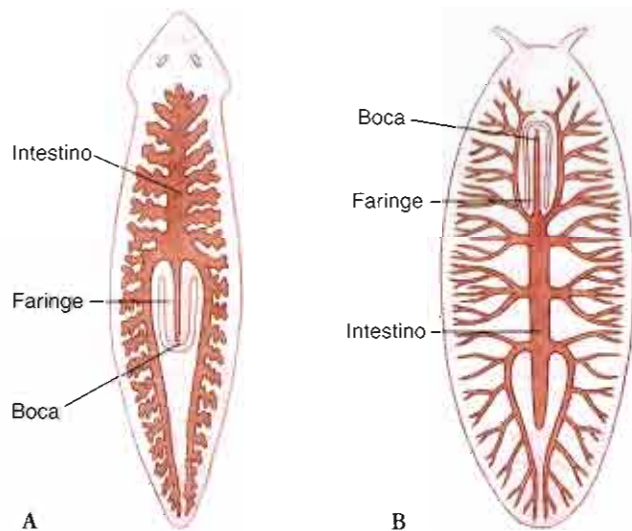


Figura 14-9

Esquema del tubo digestivo en dos órdenes de turbelarios. A, Tricládidos. B, Policládidos.



Figura 14-10

Pseudobiceros hancockanus, un turbelario marino policládido. Los policládidos marinos son a menudo grandes y de colores vistosos. También aparecen en la fotografía los pólipos naranjas de *Tubastrea aurea*, un coral hermatípico, y *Aplidium cratiferum*, un tunicado colonial (Capítulo 23) que tiene un aspecto cartilaginoso.

Incluyen a muchas formas marinas de tamaño moderado a grande (desde 3 a más de 40 mm) (Figura 14-10), y la gran ramificación del intestino está correlacionada con el tamaño. Los miembros del orden Tricládidos (Gr. *Treis*, tres, + *klados*, rama), que son ectolecitos e incluyen a las planarias de agua dulce, tienen intestino de tres ramas (Figura 14-9).

Los miembros del que ha sido tradicionalmente orden Acelos (Gr. *a*, sin, + *kollos*, hueco) (Figura 14-11) se han considerado como los menos modificados a partir de la forma ancestral. De hecho, los estudios moleculares



Figura 14-11

Numerosos turbelarios acelos (*Waminoa* sp.) sobre un coral blando de la Gran Barrera australiana.

sugieren que los acelos no deben situarse en el filo Plathelminthes y que representan los Bilaterales divergentes más primitivos (p. 346). Son de pequeño tamaño y tienen boca, aunque carecen de cavidad gastrovascular y de sistema excretor. El alimento simplemente pasa por la boca a espacios transitorios que están rodeados por mesénquima, donde las células fagocíticas gastrodérmicas digieren el alimento intracelularmente. Algunos autores han propuesto que esta forma simple de cuerpo podría parecerse al antecesor de los filos de bilaterales. Sin embargo, otros, argumentan que los acelos son una forma derivada que evolucionó de un antecesor celomado de cuerpo grande. Las relaciones exactas de los Acelos con el resto de los Bilaterales son aún motivo de debate.

La considerable capacidad de regeneración de las planarias ha proporcionado un interesante sistema para estudios experimentales del desarrollo. Por ejemplo, una porción extraída de la mitad de una planaria puede regenerar una nueva cabeza y una nueva cola. No obstante, la porción mantiene su polaridad original: en el extremo anterior crece la cabeza y en el posterior la cola. Si se añade un extracto de la cabeza a un medio de cultivo que contenga animales decapitados, impedirá la regeneración de nuevas cabezas; esto sugiere que las sustancias de una región impedirán la regeneración de la misma región en otra parte del cuerpo. Se podrían citar otros muchos experimentos.

Clase Trematodos

Todos los trematodos son duelas parásitas y, cuando adultos, se encuentran casi todos como endoparásitos de vertebrados. Tienen fundamentalmente forma de hoja con una o más ventosas pero carecen del opisthaptor presente en las duelas monogenéticas (p. 287).

Algunas adaptaciones estructurales al parasitismo son evidentes: diversas glándulas de penetración o glándulas que producen el material del quiste; órganos de fijación como ventosas o ganchos y una capacidad reproductora incrementada. Por otra parte, los trematodos muestran varias características con los turbelarios ectolecitos, como un tubo digestivo bien desarrollado (pero con la boca en el extremo anterior, o cefálico), y sistemas reproductor, excretor y nervioso similares, así como una musculatura y un parénquima que están modificados sólo ligeramente en comparación con los turbelarios. Los órganos de los sentidos están poco desarrollados.

De las subclases de los Trematodos, los Digeneos (Gr. *dis*, doble, + *genos*, raza) constituyen un grupo grande y bien conocido, con muchas especies de importancia médica y económica.

Subclase Digeneos

Con raras excepciones, los trematodos digeneos tienen un ciclo vital complejo, siendo el primer hospedador (**intermediario**) un molusco y el hospedador **definitivo** (en el que tiene lugar la reproducción sexual, a veces de-

Clasificación del filo Plathelminthes

Clase Turbellarios (L. *turbellae* [pl.], agitación, movimiento, + *aria*, como o relacionado con): las **planarias**. En general, formas de vida libre con cuerpos aplanados y blandos; cubiertos de epidermis ciliada que contiene células secretoras y corpúsculos con forma de varilla (rabditos); boca generalmente en la superficie ventral, a veces cerca del centro del cuerpo; sin cavidad del cuerpo excepto lagunas intercelulares en el parénquima; la mayoría hermafroditas, pero algunos tienen división asexual. Un taxón parafilético en espera de revisión. Ejemplos: *Dugesia* (planaria), *Microstomum*, *Planocera*.

Clase Trematodos (G. *trematodes*, con agujeros, + *eidos*, forma): las **duelas digenéticas**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial sin cilios; con forma de hoja o cilíndrico; generalmente sin ganchos, con ventosas oral y ventral; tubo digestivo en general con dos ramas; la mayoría monoicos; desarrollo indirecto, con el primer hospedador un molusco, el último hospedador en general es un vertebrado; parásitos en todas las clases de vertebrados. Ejemplos: *Fasciola*, *Clonorchis*, *Schistosoma*.

Clase Monogeneos (Gr. *mono*, uno, + *gene*, origen, nacimiento): las **duelas monogenéticas**. Cuerpo de los adultos cubierto por un tegumento sincitial sin cilios; en general, en forma de hoja o cilíndrico; órgano posterior de fijación con ganchos, ventosas o grapas, generalmente en combinación; monoicos, desarrollo directo; con un único hospedador y normalmente con una larva ciliada de vida libre; todos parásitos; la mayoría en la piel o en las branquias de peces. Ejemplos: *Dactylogyrus*, *Polystoma*, *Gyrodactylus*.

Clase Cestodos (Gr. *kestos*, cinturón, + *eidos*, forma): las **tenías**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial no ciliado; forma general del cuerpo acintado; escólex con ventosas o ganchos, a veces ambos, para la fijación; cuerpo generalmente dividido en series de proglótides; sin órganos adhesivos; en general monoicos; larvas con ganchos; parásitos del tubo digestivo de todos los vertebrados; desarrollo indirecto con dos o más hospedadores; el primer hospedador puede ser vertebrado o invertebrado. Ejemplos: *Diphyllobothrium*, *Hymenolepis*, *Taenia*.

nominado **último** hospedador u hospedador final), un vertebrado. En algunas especies interviene un segundo hospedador intermediario, incluso a veces un tercero. El grupo se ha diversificado ampliamente y sus miembros parasitan a casi todos los tipos de clases de vertebrados. Los digeneos viven, según las especies, en una gran variedad de localizaciones en su hospedador: todo el tubo digestivo, el sistema circulatorio, y los tractos respiratorio, urinario y reproductor.

Uno de los fenómenos biológicos más asombrosos del mundo es el ciclo vital de los digeneos. Aunque los ciclos de diferentes especies varían mucho en detalle, un

ejemplo típico incluiría los estados adulto, huevo (embrión encapsulado), miracidio, esporocisto, redia, cercaria y metacercaria (Figura 14-12). El huevo encapsulado o larva, pasa generalmente del hospedador definitivo a sus heces y debe alcanzar el agua para su desarrollo posterior. En ella, eclosiona dando una larva ciliada de vida libre, el **miracidio**, que penetra en los tejidos de un caracol, donde se transforma en un **esporocisto**. El esporocisto se reproduce asexualmente para producir más esporocistos o cierto número de **redias**. Éstas, a su vez, se reproducen asexualmente para formar más redias o para producir **cercarias**. De esta forma, un único huevo puede dar lugar a un enorme número de descendientes. La cercaria emerge del caracol y puede tanto penetrar en el hospedador definitivo (por ejemplo, la duela de la sangre *Schistosoma mansoni*) o penetrar en un segundo hospe-

dador intermediario (por ejemplo, la duela del pulmón *Paragonimus westermani*), o se enquistada en la vegetación u otros objetos para convertirse en **metacercaria**, que esencialmente son las duelas juveniles. Cuando el hospedador definitivo come una metacercaria, el joven migra al lugar donde sucede la infestación final y se desarrolla el adulto.

Algunos de los parásitos humanos y de animales domésticos más importantes pertenecen a los digeneos (Tabla 14.1). El primer ciclo vital digenético investigado fue el de *Fasciola hepatica* (L. *fasciola*, pequeño haz, banda), que causa «putrefacción del hígado» en ovejas y otros rumiantes. El adulto de la duela vive en los canalículos hepáticos del hígado y sus huevos pasan a las heces. Después de la eclosión, el miracidio penetra en un caracol y se transforma en esporocisto. Hay dos generaciones

Figura 14-12
Ciclo vital de *Clonorchis sinensis*.

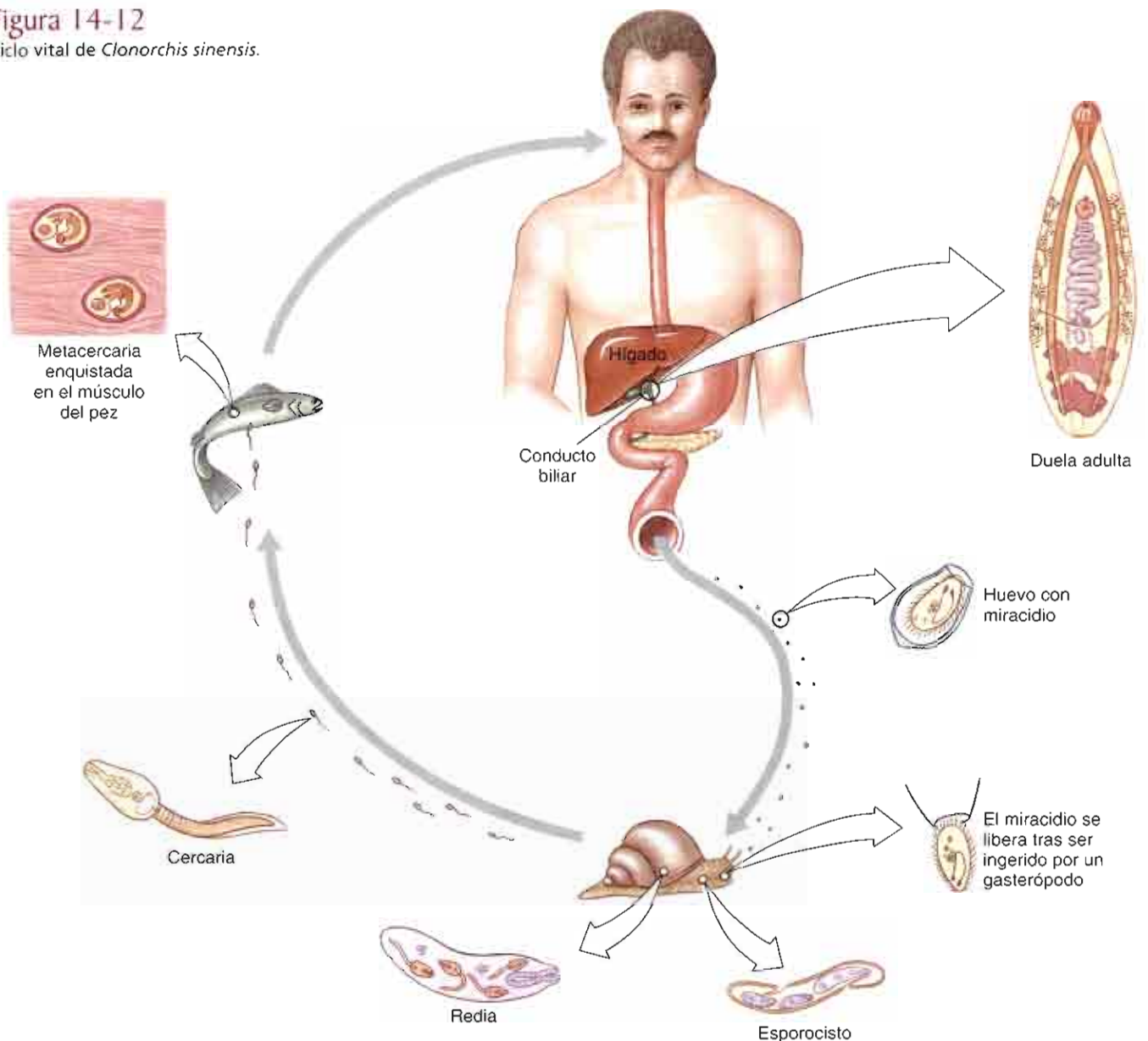


TABLA 14.1

Ejemplos de duelas que parasitan al hombre

Nombres comunes y científicos	Medios de infestación; incidencia en el hombre
Duelas de la sangre (<i>Schistosoma</i> spp.); hay tres especies, predominantes, existen otras. <i>S. mansoni</i> <i>S. haematobium</i> <i>S. japonicum</i>	La cercaria en el agua penetra la piel; 200 millones de personas infestadas con una o más especies. África, América Central y América del Sur África Asia oriental
Duelas del hígado (<i>Clonorchis sinensis</i>)	Al comer pescado crudo con metacercarias; unos 30 millones de casos en Asia Oriental.
Duelas del pulmón (<i>Paragonimus</i> spp.), siete especies, la de mayor incidencia es <i>P. westermani</i>	Al comer cangrejos dulciacuicolas crudos con metacercarias; Asia y Oceanía; África subsahariana, América Central y América del Sur; varios millones de casos en Asia.
Duela intestinal (<i>Fasciolopsis buski</i>)	Al comer vegetación acuática con metacercarias; 10 millones de casos en Asia Oriental.
Duela del hígado de la oveja (<i>Fasciola hepatica</i>)	Al comer vegetación acuática con metacercarias; amplia incidencia en la oveja y ganado vacuno; ocasionalmente en el hombre.

de redias, y la cercaria se enquistan en la vegetación. Cuando las ovejas u otros rumiantes (y a veces el hombre) comen la vegetación infestada, las metacercarias se desenquistan y crecen, dando lugar a duelas jóvenes.

***Clonorchis sinensis*: duela del hígado del hombre**

Clonorchis (Gr. *clon*, rama, + *orchis*, testículos) es la duela del hígado del hombre más importante, y es común en muchas regiones del Oriente, especialmente en China, sur de Asia y Japón. Con frecuencia también infesta gatos, perros y cerdos.

Estructura Estos gusanos varían entre 10 y 20 mm de longitud (Figura 14-7). Su estructura es en casi todo la típica de muchos trematodos. Tienen una **ventosa oral** y una **ventosa ventral**. El **tubo digestivo** consta de faringe, un esófago muscular y dos ciegos intestinales largos sin ramificar. El **sistema excretor** está formado por dos túbulos protonefridiales, con ramificaciones provistas de células flamígeras. Los dos túbulos se unen para formar una vejiga mediana que desemboca al exterior. El sistema nervioso, como el de otros platelmintos, está compuesto por dos ganglios cerebroides conectados a cordones longitudinales que tienen conectivos transversales.

El **sistema reproductor** es hermafrodita y complejo. Está compuesto por dos **testículos** ramificados que se unen para formar un **vaso deferente**, éste se ensancha en una **vesícula seminal**. La vesícula seminal conduce a un **conducto eyaculador** que termina en la abertura genital. El sistema femenino contiene un **ovario** ramificado con un corto **oviducto**, al que se unen los conductos del **receptáculo seminal**, el **vitelario** y el **ootipo**. El ootipo está rodeado de una masa glandular, la **glándula de Mehlis**, de función desconocida, desde la que sale hacia el poro genital un **útero** muy repliegado. La fecundación cruzada entre los individuos es común, y el esperma se

almacena en el receptáculo seminal. Cuando se libera un óvulo desde el ovario, se une con un espermatozoide y un grupo de células vitelinas y es fecundado. Las células vitelinas liberan un material proteico que se estabiliza por una reacción química y forma la cáscara del huevo, se le añaden las secreciones de las glándulas de Mehlis y el huevo pasa al útero.

Ciclo vital El hábitat normal de los adultos son los conductos hepáticos humanos y de otros mamíferos que se alimentan de peces (Figura 14-12). Los huevos, que contienen un miracidio cada uno, se vierten al agua con las heces, pero no eclosionan hasta que no han sido ingeridos por un caracol *Parafossarulus* o de géneros afines. Los huevos, no obstante, pueden vivir durante algunas semanas en el agua. En el caracol, el miracidio penetra en los tejidos y se transforma en el esporocisto (una estructura en forma de bolsa con células germinales embrionarias), que produce una generación de redias. La redia es alargada, con un tubo digestivo, un sistema nervioso, un sistema excretor y muchas células germinales en fase de desarrollo. La redia pasa al hígado del caracol, donde las células germinales continúan su desarrollo y producen cercarias con forma de renacuajo. Estos dos estados asexuales en el hospedador intermedio pertenecen a un único miracidio que ha dado lugar a unas 250 000 cercarias infestivas.

La cercaria escapa al agua, nada hasta que se encuentra con un pez de la familia ciprinidos y entonces perfora bajo las escamas hasta llegar al músculo. Aquí las cercarias pierden sus colas y se enquistan como metacercarias. Si un mamífero come pescado infestado, crudo o poco cocinado, el quiste de la metacercaria se disuelve en el intestino y la duela joven migra por el conducto biliar, donde se transforma en adulto. Aquí las duelas pueden vivir entre 15 y 30 años.

El efecto de las duelas en el hombre depende principalmente de la extensión de la infestación, que origina

dolores abdominales y otros síntomas. Si la infestación es fuerte, puede causar una grave cirrosis del hígado y conducir a la muerte del paciente. Los casos se diagnostican a través del examen de las heces. La destrucción de los caracoles portadores de estados larvarios es un buen método de control. Sin embargo, el método más simple de impedir la infestación es asegurarse de cocinar suficientemente el pescado.

Schistosoma: duelas de la sangre

La **esquistosomiasis**, infestación por duelas de la sangre del género *Schistosoma* (Gr. *schistos*, dividido, + *soma*, cuerpo), se distingue como una de las principales enfermedades infecciosas del mundo, con 200 millones de personas afectadas. La enfermedad se ha difundido extensamente en gran parte de África y parte de Sudamérica, el Pacífico, Oriente Medio y Extremo Oriente. El antiguo nombre genérico es *Bilharzia* (de Theodor Bilharz, parasitólogo alemán que descubrió *Schistosoma haematobium*) y la infestación fue llamada bilharziosis, un nombre utilizado todavía en muchos sitios.

Desgraciadamente, algunos proyectos que intentan levantar el nivel de vida en algunos países tropicales, como el de la Gran Presa de Aswan en Egipto, han incrementado el predominio de la esquistosomiasis al crear más hábitat para el caracol hospedador intermediario. Antes de que fuera construida la presa, las 500 millas del río Nilo entre Aswan y El Cairo estaban sujetas a inundaciones anuales; la alternancia de inundaciones y sequías mataba muchos caracoles. Cuatro años después de que se terminara la presa, el predominio de la esquistosomiasis se había incrementado siete veces a lo largo de este tramo de río. El predominio en los pescadores alrededor del lago por encima de la presa aumentó desde un nivel muy bajo a un 76%.

Las duelas de la sangre difieren de muchas otras duelas en que son dioicas, y tienen dos ramas del tubo digestivo unidas en un único tubo en la parte posterior del cuerpo. El macho es ancho y macizo, con un surco ventral largo por detrás de la ventosa ventral, el **canal ginecóforo**. Éste rodea a la hembra, larga y delgada. (Figura 14-13).

Tres especies son responsables de la mayor parte de las esquistosomiasis en el hombre: *Schistosoma mansoni*, que originalmente vive en los vasos que irrigan el intestino grueso; *S. japonicum*, que se encuentra frecuentemente en los capilares del intestino delgado, y *S. haematobium*, que vive en los capilares de la vejiga urinaria. *S. mansoni* es común en zonas de África, Brasil, norte de Sudamérica y las Indias Occidentales; los principales hospedadores intermediarios son los caracoles del género *Biomphalaria*. *S. haematobium* está extendido predomi-

nantemente en África, y utiliza caracoles de los géneros *Bulinus* y *Physopsis* como principales hospedadores intermediarios. *S. japonicum* está confinados al Extremo Oriente y sus larvas se hospedan en algunas de las especies del género *Oncomelania*.

El modelo de ciclo vital de las duelas de la sangre es similar en todas las especies. Los huevos se expulsan con las heces o con la orina humana; si llegan al agua, eclosionan dando miracidios ciliados, que deben encontrar en pocas horas al tipo requerido de caracol para sobrevivir. En el caracol se transforman en esporocistos, que producen otra generación de esporocistos. Estos últimos originan directamente las cercarias, sin formación de redias. Las cercarias salen del caracol y nadan hasta que entran en contacto con la piel desnuda del hombre; penetran en ella perdiendo sus colas en el proceso, y alcanzan un vaso sanguíneo por el que entran al torrente circulatorio. No existe estado de metacercaria. Los esquistosomas jóvenes se dirigen a los vasos sanguíneos del sistema porta hepático y pasan un período de desarrollo en el hígado antes de migrar a sus localizaciones características. Conforme la hembra adulta libera los huevos, son empujados de algún modo a través de los capilares del intestino o de la vejiga; se expulsan con las heces o la orina, según las especies. Muchos huevos no siguen este difícil camino, y son arrastrados por el flujo sanguíneo desde el hígado a otras áreas, donde se convierten en centros de inflamación y de reacciones tisulares (véase Figura 35-7).

Los principales efectos de la esquistosomiasis son producidos por los huevos. En *Schistosoma mansoni* y *S. japonicum* los huevos producen ulceración y abscesos en la pared intestinal, así como diarrea hemorrágica y dolor abdominal. De forma similar, *S. haematobium* produce ulceración de la pared de la vejiga, con hematuria y micciones dolorosas. Los huevos, arrastrados al hígado o a otros lugares, causan síntomas asociados con los órganos donde se alojan. Cuando permanecen retenidos en el lecho capilar del hígado, impiden la circulación y producen cirrosis, una reacción fibrilar que interfiere con la función hepática (Figura 14-14). De las tres especies, *S. haematobium* es considerada como la menos grave y *S. japonicum* como la más peligrosa. El pronóstico es difícil en las infestaciones fuertes de *S. japonicum* sin tratamiento precoz.

El mejor control se efectúa educando a la población para eliminar sus deposiciones higiénicamente, un problema difícil para la gente pobre que habita en condiciones primitivas o insalubres.

Esquistosomiasis de la piel (sarna del nadador)

Son varias las especies de esquistosomas que producen un sarpullido o dermatitis cuando sus cercarias penetran en un hospedador en el que son incapaces de continuar su desarrollo. Las cercarias de varios géneros cuyos hospedadores normales son pájaros norteamericanos causan dermatitis en los bañistas de los lagos del norte: la grave-

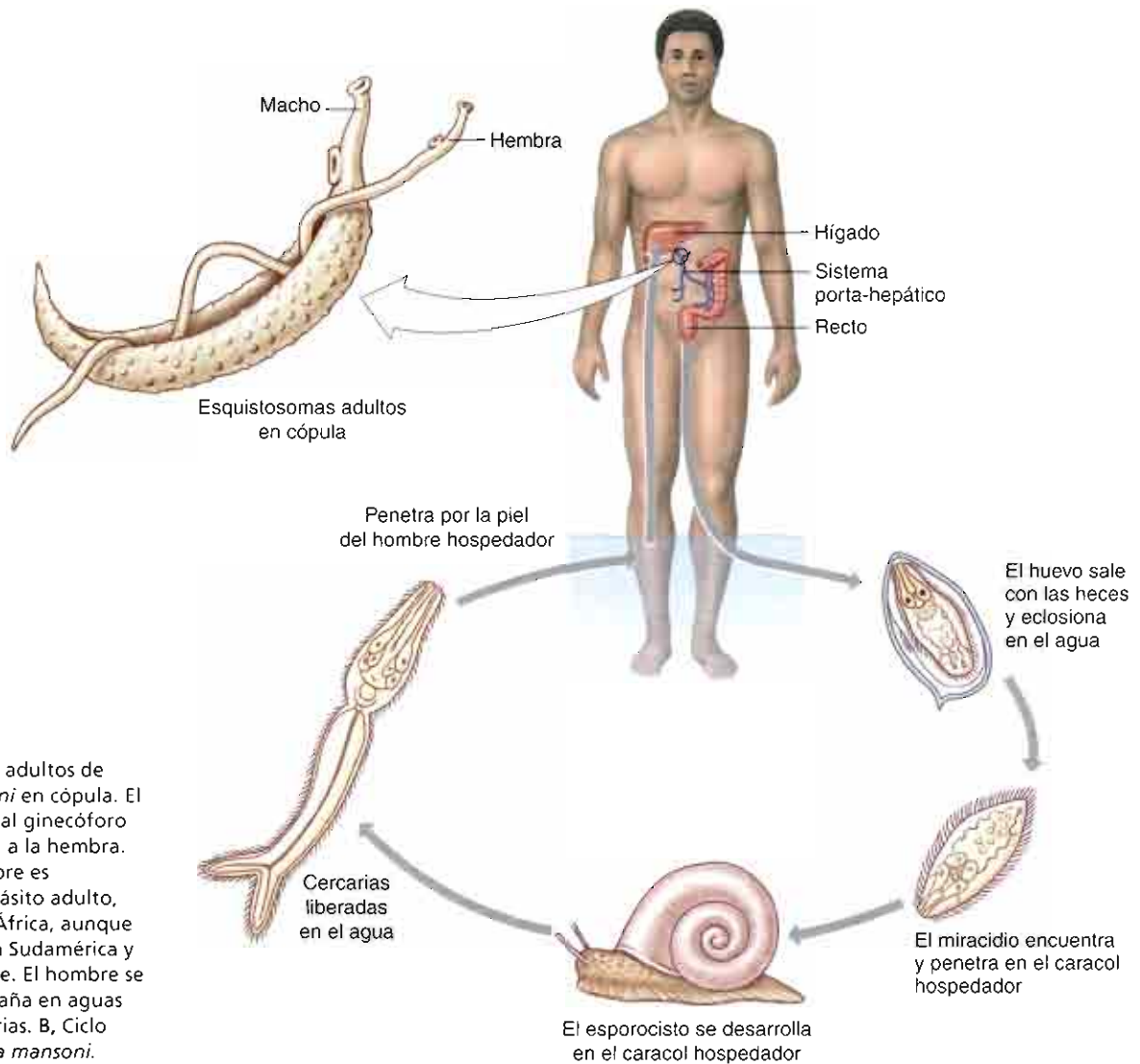


Figura 14-13

A, Macho y hembra adultos de *Schistosoma mansoni* en cópula. El macho tiene un canal ginecóforo alargado que rodea a la hembra. En general, el hombre es hospedador del parásito adulto, principalmente en África, aunque también aparece en Sudamérica y en alguna otra parte. El hombre se infesta cuando se baña en aguas infestadas de cercarias. **B,** Ciclo vital de *Schistosoma mansoni*.

El mejor control de la esquistosomiasis es el tratamiento adecuado de los desechos corporales, aunque se han propuesto otras estrategias que han tenido distinta fortuna: la quimioterapia, el control del vector y la vacuna. El desarrollo de esta última es objeto de muchas investigaciones, pero todavía no se dispone de una vacuna eficaz. El control de los vectores por gestión ambiental y por medios biológicos parece prometer. El control biológico incluye la introducción de especies de caracoles, cangrejos y peces que se alimenten de los caracoles vectores. Sin embargo, el control biológico intentado para otras especies frecuentemente está lleno de impactos ambientales inesperados. En algunos casos, el control biológico ha proporcionado a largo plazo más problemas que las especies causantes sometidas a control. Muchos biólogos consideran tales introducciones como de riesgo extremo y opinan que deberían suprimirse.



Figura 14-14

Corte superficial de un hígado en el que se ven algunos casos de fibrosis. El paciente tenía 27 años y murió de hematemesis (vomitando sangre) asociada con inflamación del hígado y del bazo. En la autopsia, aparecieron alrededor de 180 parejas adultas de *Schistosoma mansoni*.

Cortesía de A. W. Cheever/From H. Zaiman, *A Pictorial Presentation of Parasites*.

norte: la gravedad del sarpullido aumenta con un número creciente de contactos con los organismos, o sensibilización. Después de la penetración, las cercarias se fijan y mueren por los mecanismos inmunitarios del hospedador, y liberan sustancias alergénicas que producen la dermatitis. La situación es más una molestia que una seria amenaza contra la salud, pero podría representar pérdidas económicas a las personas que dependen de los negocios turísticos alrededor de los lagos infestados.

Paragonimus: duelas del pulmón

Se conocen varias especies de *Paragonimus* (Gr. *para*, cerca de, + *gonimos*, generar), una duela que vive en el pulmón de diversos mamíferos hospedadores. *Paragonimus westermani* (Figura 14-15) encontrada en Oriente, sudoeste del Pacífico y algunas partes de Sudamérica, parasita un cierto número de carnívoros silvestres, hombres, cerdos y roedores. Sus huevos son expulsados en el esputo al toser, tragados y eliminados con las heces. Los cigotos se desarrollan en el agua y el miracidio penetra en un caracol hospedador. Dentro del caracol, los miracidios dan lugar a los esporocistos, que a su vez darán lugar a las redias. Las cercarias abandonan las redias y luego son esparcidas en el agua o ingeridas directamente por los cangrejos de agua dulce que hacen presa de los caracoles infestados. La metacercaria se encuentra en cangrejos dulciacuícolas, y la infestación se adquiere al ingerir cangrejos crudos o poco cocinados. La infestación produce síntomas respiratorios, con dificultades respira-

torias y tos crónica. Los casos mortales son corrientes. Una especie muy cercana, *P. kellicotti*, se encuentra en el visón y en animales similares de Norteamérica, pero sólo se ha registrado un caso en el hombre. Su metacercaria se encuentra en los cangrejos de río.

Otros trematodos

Fasciolopsis buski (L. *fasciola*, pequeño haz, + *opsis*, apariencia) parasita el intestino del hombre y del cerdo en la India y en China. Los estados larvarios aparecen en varias especies de caracoles planorbidos, y la cercaria se enquistaba en las castañas de agua, una vegetación acuática comida cruda por hombres y cerdos.

Leucochloridium se caracteriza por sus notables esporocistos. Los caracoles (*Succinea*) ingieren vegetación infestada con huevos procedentes de excrementos de pájaros. Los esporocistos se agrandan y se ramifican, y la cercaria se enquista dentro del esporocisto. El esporocisto se introduce en la cabeza y en los tentáculos del caracol, que se vuelven claramente rayados con bandas naranjas y verdes, y laten a intervalos frecuentes. Los pájaros son atraídos por los tentáculos agrandados, ingieren los caracoles y así se completa el ciclo vital.

Clase Monogeneos

Las duelas monogénicas se han considerado por tradición como un orden de los Trematodos, pero los datos moleculares y morfológicos confirman que presentan suficientes diferencias como para ser clasificados aparte. El análisis cladista las sitúa próximas a los cestodos y algunos autores argumentan que cestodos y duelas monogénicas deberían clasificarse juntos en una unidad taxonómica única. Son todas parásitas, principalmente de las branquias y superficies externas de los peces. Unas pocas se encuentran en las vejigas urinarias de ranas y tortugas, y se ha citado una en el ojo de un hipopótamo. Aunque están muy extendidos y son comunes, parece que los monogénicos causan poco daño a sus hospedadores en condiciones naturales. No obstante, como otros numerosos organismos patógenos de peces, se convierten en una seria amenaza cuando sus hospedadores están amontonados, como por ejemplo en una piscifactoría.

Los ciclos vitales de los monogénicos son directos, con un único hospedador. De los huevos eclosiona una larva ciliada, el **oncomiracidio**, que se fija al hospedador. El oncomiracidio lleva unos ganchos en su parte posterior que en muchas especies se transforman en un gran órgano fijador posterior (**opisthaptor**) (Figura 14-16) del adulto. Dado que los monogénicos deben adherirse al hospedador y resistir la fuerza del agua que fluye sobre las agallas o la piel, la radiación adaptativa ha producido una amplia colección de opisthaptores en diferentes especies. Los opisthaptores pueden llevar ganchos grandes y pequeños, ventosas y grapas, que con frecuencia se combinan entre sí.

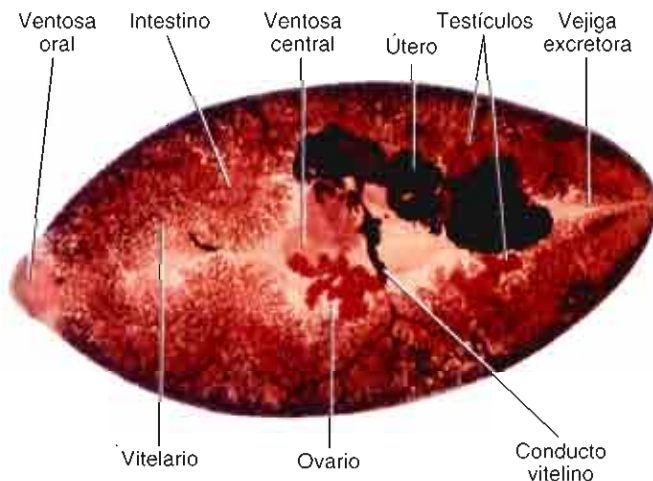


Figura 14-15

La duela del pulmón *Paragonimus westermani*. Los adultos alcanzan los 2 cm de longitud. Los huevos que se descargan en el esputo o las heces eclosionan dando miracidios de vida libre que penetran en caracoles. Las cercarias entran desde los caracoles a cangrejos de agua dulce y se enquistan en los tejidos blandos. El hombre se infesta comiendo cangrejos mal cocinados o bebiendo agua que contenga larvas liberadas de los cangrejos muertos.



Figura 14-16

Vista ventral de una duela monogenética, *Gyrodactylus cylindriciformis*.

Clase Cestodos

Los cestodos, o tenias, difieren en muchos aspectos de las clases precedentes. Generalmente, tienen cuerpos largos y planos en los que hay una serie lineal de juegos de órganos reproductores. Cada juego se denomina **proglótide** y está limitado, por lo general, en sus extremos anterior y posterior por zonas de musculatura débil, marcadas externamente por surcos. Carecen de tubo digestivo. Como en los monogeneos y los trematodos, no hay cilios móviles externos en el adulto, y el tegumento tiene un citoplasma distal con cuerpos celulares hundidos debajo de la capa muscular superficial (Figura 14-17). No obstante, en contraste con los monogeneos y los trematodos toda su superficie está cubierta con pequeños salientes semejantes a las microvellosidades del intestino delgado de los vertebrados (p. 52). Estos **microtrícos** aumentan mucho la superficie del tegumento y son una adaptación vital del cestodo, ya que deben absorber todos los nutrientes a través del tegumento.

Casi todos los cestodos son monoicos. Tienen músculos bien desarrollados, y sus sistemas excretor y nervioso son en cierto modo similares a los de los otros platelmintos. No hay órganos especiales, pero tienen terminaciones sensoriales en el tegumento que son cilios modificados (Figura 14-17). Una de sus estructuras más especializadas es el **escólex**, que es el órgano de fijación. En general

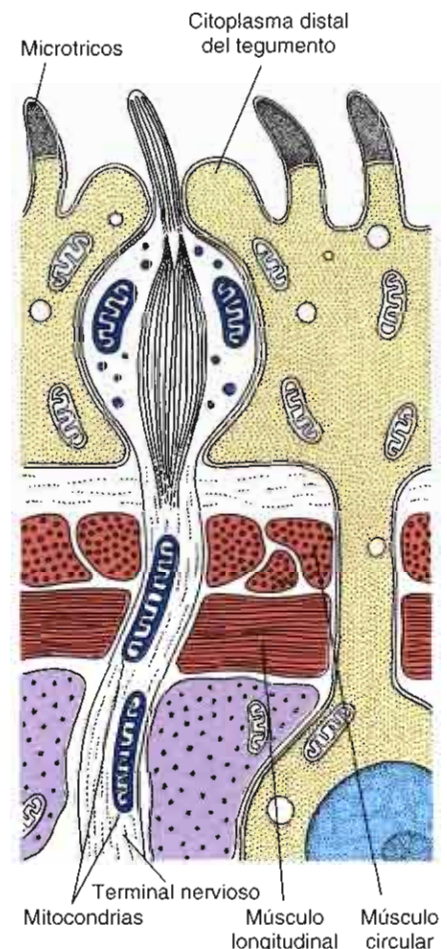
está provisto de ventosas u órganos parecidos a ventosas y, frecuentemente, con ganchos o tentáculos espinosos (Figura 14-18).

Con raras excepciones, los cestodos requieren al menos dos hospedadores, y el adulto es un parásito del tubo digestivo de los vertebrados. Con frecuencia uno de los hospedadores intermediarios es un invertebrado.

La subclase Eucestodos comprende la gran mayoría de especies en la clase. Con la excepción de dos pequeños órdenes, los miembros de esta subclase tienen el cuerpo dividido en una serie de proglótides, y por ello se denominan **polizoicos**. Todas sus formas larvarias tienen seis ganchos. La parte principal del cuerpo, la cadena de proglótides, se denomina **estróbilo**. Típicamente hay una zona **germinativa**, justo por detrás del escólex, donde se forman nuevos proglótides. Conforme se diferencian estos en la parte anterior, cada proglótide individual se desplaza posteriormente en el estróbilo, y sus gónadas maduran. A diferencia del resto de los platelmintos, muchos cestodos pueden autofecundarse, aunque la norma general sea la de la mutua fecundación cruzada cuando haya parejas disponibles. Cada proglótide contiene un sistema reproductor masculino y femenino completo, y durante la fecundación cruzada, el esperma de cada estróbilo es

Figura 14-17

Esquema de una sección longitudinal a través de una terminación sensorial del tegumento de *Echinococcus granulosus*.



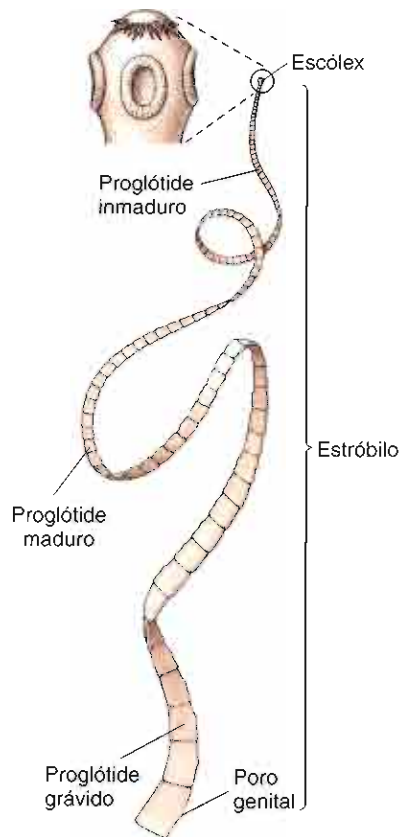


Figura 14-18

Una tenia; se muestran el escólex y el estróbilo. El escólex es el órgano de fijación.

transferido al otro. Sin embargo, se sabe que muchas tenias se doblan sobre sí mismas de manera que dos proglótides del mismo individuo puedan fecundarse entre sí. El embrión, que tiene cáscara, se forma en el útero del proglótide y, o bien es expulsado a través del poro uterino, o bien el proglótide completo se separa del animal cuando alcanza el extremo posterior.

Algunos zoólogos han sostenido que la formación de los proglótides de los cestodos representa la «verda-

dera» segmentación (metamería), pero en este libro no seguimos ese punto de vista. La segmentación de los cestodos se considera mejor como una réplica de los órganos sexuales que incrementa la capacidad reproductora, y no está relacionada con la metamería encontrada en los Anélidos, los Artrópodos y los Cordados (pp. 216 y 425).

Los parasitólogos conocen más de 1000 especies de cestodos que infestan a casi todas las especies de vertebrados. Normalmente, los adultos causan poco perjuicio a sus hospedadores. Los cestodos más comunes encontrados en el hombre se citan en la Tabla 14.2.

UN PRODIGIO SIN TUBO DIGESTIVO

Aunque carecen del fuerte esqueleto que asociamos con la mayoría de los grandes organismos, las tenias son muy largas llegando a medir lo que su huésped.

Monótonas secciones del cuerpo en una flexible producción lineal tienen conexiones nerviosas y excretoras y los medios para combinarse sexualmente y para criar a una incontable descendencia.

Pero no tienen tubo digestivo para hacer su propia digestión o vivir en libertad ni para saborear una comida de principio a fin.

Copyright © 1975 by John M. Burns. Rimpreso con autorización del autor, de *BioGraffiti: A Natural Selection* by John M. Burns. Publicado en rústica por W. W. Norton & Company, Inc., 1981.

***Taenia saginata*: tenia de la vaca**

Estructura *Taenia saginata* (Gr. *tainia*, banda, cinta) se conoce como la tenia de la vaca, pero el estado adulto vive en el intestino del hombre. La forma juvenil se en-

TABLA 14.2

Cestodos comunes del hombre

Nombre común y científico	Medio de infestación; incidencia en el hombre
Cestodo de la vaca (<i>Taenia saginata</i>)	Al comer carne de vaca poco cocinada, la más común de todas las tenias del hombre.
Cestodo del cerdo (<i>Taenia solium</i>)	Al comer cerdo poco cocinado; menos común que <i>T. saginata</i> .
Tenia de los peces (<i>Diphyllobothrium latum</i>)	Al comer pescado crudo o mal cocinado; común en la región de los Grandes Lagos en Estados Unidos y en otras áreas del mundo donde se come pescado crudo.
Tenia del perro (<i>Dipylidium caninum</i>)	Por hábitos no higiénicos de los niños (los jóvenes en pulgar o piojos); frecuencia moderada.
Cestodo enano (<i>Hymenolepis nana</i>)	Jóvenes en el escarabajo de la harina; común.
Tenia del quiste hidatídico (<i>Echinococcus granulosus</i>)	Quistes de los jóvenes en el hombre; infestación por contacto con los perros; común en cualquier sitio donde el hombre está en estrecha relación con perros y rumiantes.
Tenia del quiste hidatídico multilocular (<i>Echinococcus multilocularis</i>)	Infestación por contacto con zorros; menos común que el hidátide unilocular.

cuenta principalmente en el tejido intermuscular del ganado. El adulto maduro puede sobrepasar la longitud de 10 m. Su escólex tiene cuatro ventosas para fijarse a la pared intestinal, pero no ganchos. El escólex está conectado por un cuello corto con el estróbilo, que puede estar compuesto de un máximo de 2000 proglótides. Los proglótides grávidos, que llevan larvas infestantes provistas de cáscara (Figura 14-19), se desprenden y expulsan con las heces.

Aunque los cestodos carecen de verdadero metamerismo, hay la repetición de los sistemas reproductor y excretor en cada proglótide. Los canales excretores del escólex se prolongan a lo largo de todo el cuerpo por un par de canales excretores dorsolaterales y otro par ventrolateral. Estos pares de canales están conecta-

dos por un canal transverso cerca del lado posterior de cada proglótide. Presentan dos **cordones nerviosos** longitudinales, que desde un **anillo nervioso** en el escólex, recorren posteriormente los proglótides (Figura 14-20). Cada proglótide maduro contiene también músculos y parénquima, así como un juego completo de órganos masculinos y femeninos similares a los de los trematodos.

En este grupo de tenias, el vitelario es una **glándula vitelógena** única y compacta localizada justo por detrás de los ovarios. Cuando los proglótides maduros se desprenden y son expulsados con las heces generalmente alcanzan la vegetación cercana. Los proglótides se rompen al secarse, y después los embriones se esparcen por el suelo y la hierba, de donde pueden ser recogidos por

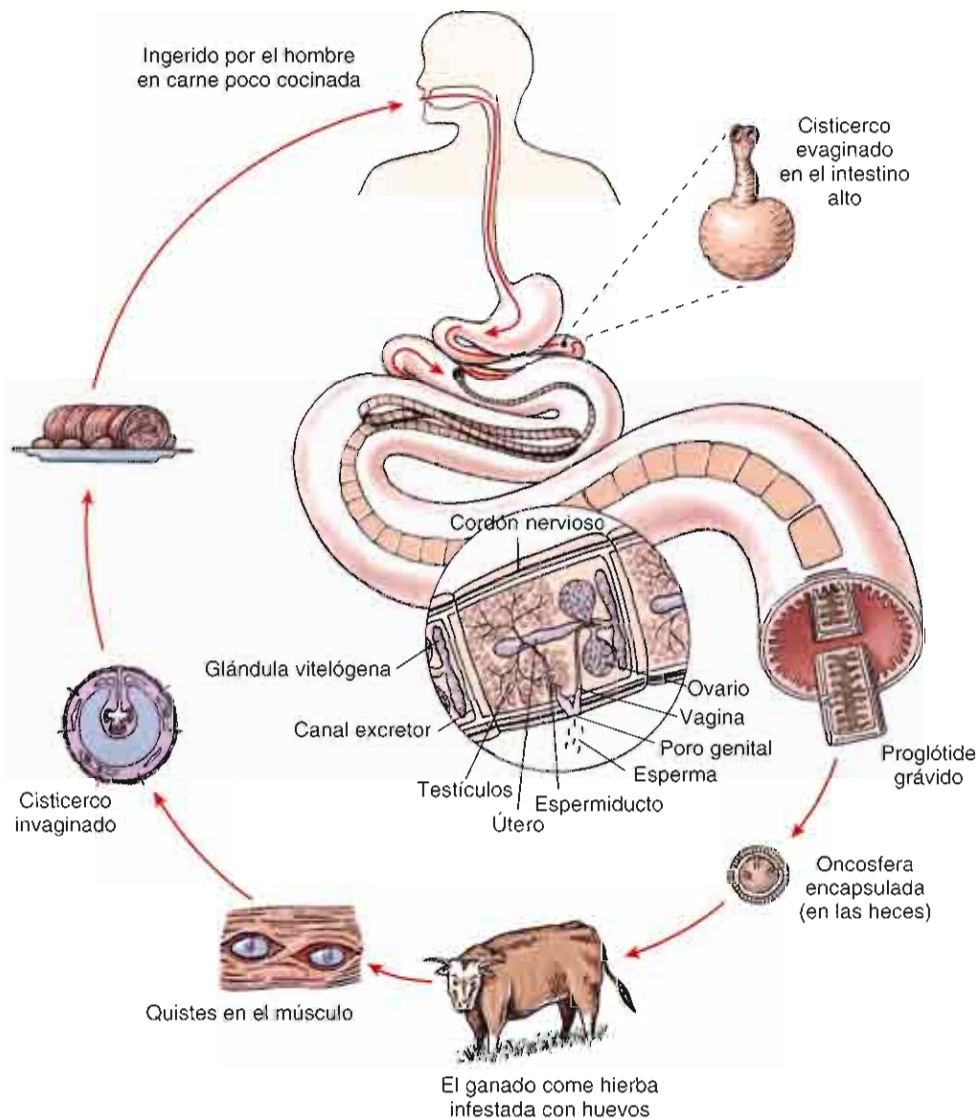


Figura 14-19

Ciclo vital de la tenia de la vaca, *Taenia saginata*. Los proglótides maduros se desprenden del intestino humano, abandonan el cuerpo con las heces, y se esparcen por la hierba y son ingeridos por el ganado. Los huevos eclosionan en el intestino de la vaca, liberando oncosferas, que penetran en los músculos y se enquistan desarrollando una vesícula. El hombre come carne de vaca infestada poco cocinada y los cisticercos se liberan en el intestino, donde se fijan a sus paredes, forman un estróbilo y maduran.

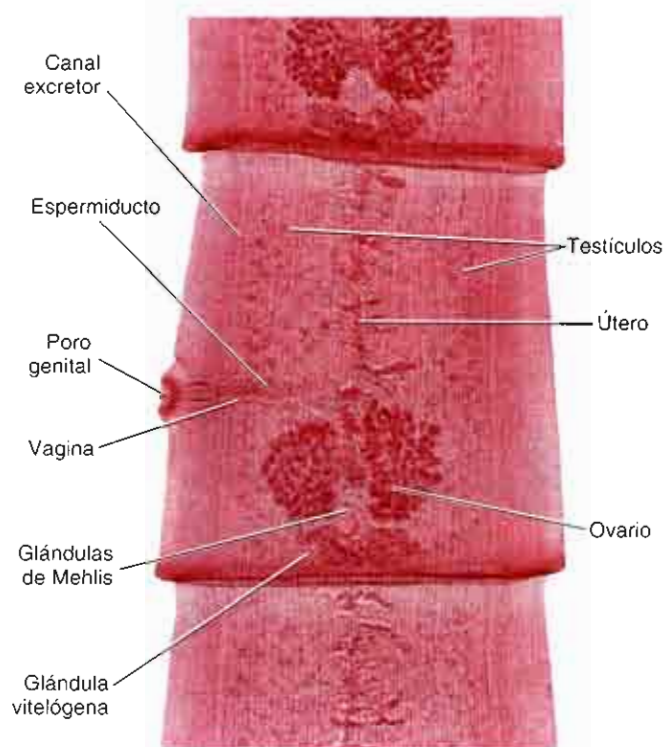


Figura 14-20

Microfotografía de un proglótide maduro de *Taenia pisiformis*, tenia del perro. También se muestran porciones de otros dos proglótides.

el ganado que se alimenta de ella. El embrión puede permanecer viable en la hierba hasta cinco meses.

Ciclo vital Las larvas encerradas en la cáscara (**oncosferas**) eclosionan al ser tragadas por el ganado y utilizan sus ganchos para perforar la pared intestinal y pasar a los vasos sanguíneos o linfáticos. Finalmente alcanzan la musculatura, donde se enquistan y transforman en **gusanos vesiculosos** (las formas juveniles se denominan **cisticercos**); aquí desarrollan un escólex invaginado pero permanecen quiescentes. Cuando un hospedador apropiado ingiere la carne infestada, la pared del quiste se disuelve, el escólex se evagina y se fija a la mucosa intestinal, empezando a desarrollarse nuevos proglótides. Para que se forme un animal adulto se necesitan dos o tres semanas. Cuando una persona está infestada con uno de estos cestodos expulsa diariamente con las heces numerosos proglótides maduros, aunque a veces salen al exterior deslizándose por el ano. El hombre se infesta comiendo carne asada, filetes y carnes a la parrilla poco cocinados. Considerando que un 1% del ganado americano está infestado, que el 20% de todo el ganado sacrificado no es inspeccionado oficialmente, y que hasta en la carne inspeccionada, una cuarta parte de las infestaciones pasan inadvertidas, no resulta sorprendente que la infestación por tenias sea común. No obstante, puede evitarse cocinando bien la carne.

Otros cestodos

***Taenia solium*: tenia del cerdo** El adulto de *Taenia solium* (Gr. *tainia*, banda, cinta) vive en el intestino delgado del hombre, mientras que los individuos juveniles viven en la musculatura del cerdo. El escólex tiene ventosas y ganchos dispuestos en su extremo (Figura 14-18), el **rostelo**. El ciclo vital de este cestodo es similar al de la tenia de la vaca, excepto en que el hombre se infesta comiendo cerdo poco cocinado.

Taenia solium se considera más peligrosa que *T. saginata*, ya que tanto el cisticercos como el adulto pueden desarrollarse en el hombre. Si los huevos o los proglótides son ingeridos accidentalmente por el hombre, los embriones liberados migran a algún órgano y forman cisticercos (Figura 14-21), condición a la que se denomina **cisticercosis**. Los ojos o el cerebro constituyen lugares comunes de infestación, lo que produce ceguera, serios síntomas neurológicos o la muerte.

***Diphyllobothrium latum*: tenia de los peces** El adulto de *Diphyllobothrium latum* (G. *dis*, doble, + *phylon*, hoja, + *bothrion*, agujero, zanja) se encuentra en el intestino del hombre, perros, gatos y otros mamíferos; los estados inmaduros aparecen en crustáceos y peces. Es el mayor de los cestodos que infestan al hombre, alcanzando hasta 20 metros de longitud. Las infestaciones por la tenia de los peces puede producirse en cualquier lugar del mundo donde las personas coman pescado crudo; en los Estados Unidos las infestaciones son más comunes en la zona de los Grandes Lagos. En Finlandia puede causar una anemia grave, pero al parecer esto no ocurre en otras regiones.

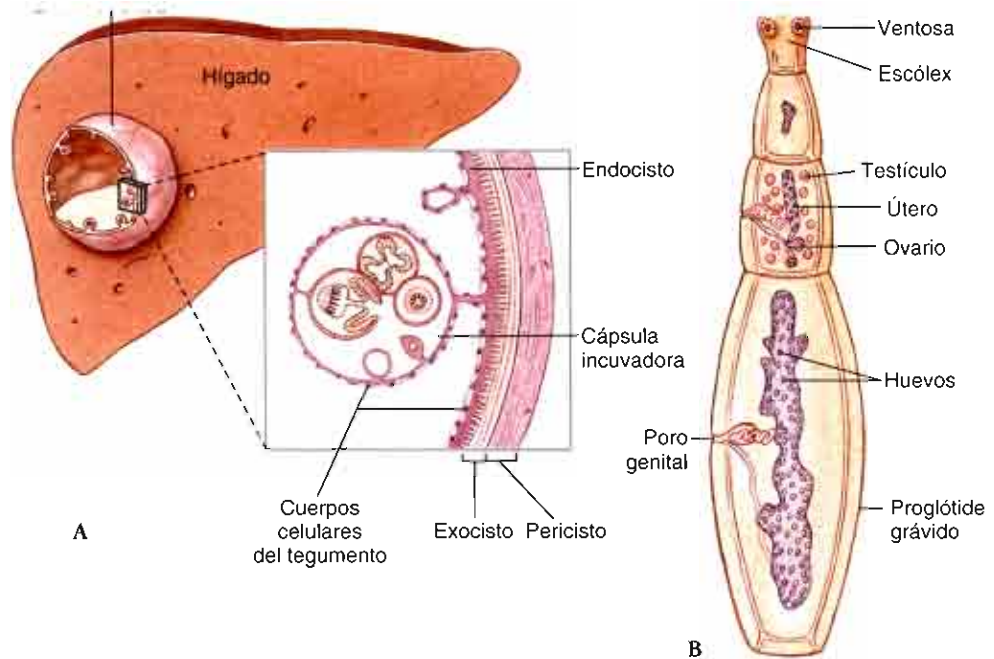
***Echinococcus granulosus*: tenia del quiste hídrico unilocular** *Echinococcus granulosus* (G. *echinos*, erizo, + *kokkos*, pepita) (Figura 14-22B), una tenia



Figura 14-21

Sección transversal del cerebro de una persona que murió de cisticercosis cerebral, una infestación con cisticercos de *Taenia solium*.

Echinococcus granulosus, tenia del perro, que puede ser peligrosa para el hombre. A, Quiste hidatídico completo encontrado en el ganado bovino, ovejas, cerdos, y, a veces, en el hombre; produce la enfermedad hidatídica o hidatidosis. El hombre adquiere la enfermedad por falta de higiene en su relación con perros. Cuando los huevos son ingeridos, las larvas liberadas se enquistan, por lo general, en el hígado, los pulmones y otros órganos. Las cápsulas que contienen escólices se forman en la capa interna de cada quiste. El quiste crece desarrollando otros quistes con cápsulas. Pueden crecer durante años, hasta alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto, haciendo necesaria la cirugía. B, El adulto vive en el intestino del perro o de otro carnívoro.



del perro, en el hombre causa la hidatidosis, una enfermedad grave de muchas partes del mundo. El gusano adulto se desarrolla en los cánidos y los jóvenes se encuentran en más de 40 especies de mamíferos, incluyendo el hombre, monos, ovejas, renos y bovinos. Así, en este caso, el hombre puede servir como último hospedador. El estado juvenil es un tipo especial de cisticerco denominado **quiste hidatídico** (Gr. *hydatis*, vesícula acuosa). Su crecimiento es lento, pero puede hacerlo durante mucho tiempo —hasta 20 años— y alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto en un lugar no restringido como el hígado. Si el hidátide crece en un lugar crítico como el corazón o el sistema nervioso central, pueden aparecer síntomas graves en poco tiempo. El quiste principal mantiene una cámara simple o unilocular, pero en su interior brotan nuevos quistes que contienen cada uno miles de escólices. Cada escólex producirá un individuo cuando sea comido por un cánido. El único tratamiento es la extracción quirúrgica del hidátide.

FILO NEMERTINOS (RINCOCELOS)

Los Nemertinos se llaman con frecuencia «gusanos cinta». Su nombre (Gr. *Nemertes*, una de las Nereidas, la infalible) hace referencia a la puntería infalible de la proboscide, un largo tubo muscular (Figuras 14-23 y 14-24). El filo se denomina también Rincocelos (Gr. *rhynchos*, pico, + *koilos*, hueco), lo que también se refiere a la proboscide. Son gusanos con forma de cinta o de hilo. Casi todos son marinos y algunos viven en tubos gelatinosos que ellos secretan. El grupo contiene unas 900 especies.

En general los nemertinos miden menos de 20 cm de longitud, aunque unos pocos alcanzan varios metros (Figura 14-25). *Lineus longissimus* (Gr. *linea*, filamento) se ha citado que estirado alcanza los ¡60 m de longitud! A menudo presentan colores brillantes, aunque muchos son mates o pálidos. *Gorgonorhynchus* (Gr. *Gorgo*, nombre de un monstruo hembra de aspecto horrible, + *rhynchus*, pico, hocico) es un género raro, en el que la proboscide está dividida en muchas otras que forman un conjunto de estructuras vermiformes cuando están evertidas.



Figura 14-23

Amphiporus bimaculatus (filo Nemertinos), puede alcanzar de 6 a 10 cm de longitud, aunque hay otras especies que pueden medir varios metros. La proboscide de este ejemplar se encuentra parcialmente extendida en el extremo del cuerpo; la cabeza se advierte por la presencia de dos manchas pardas.

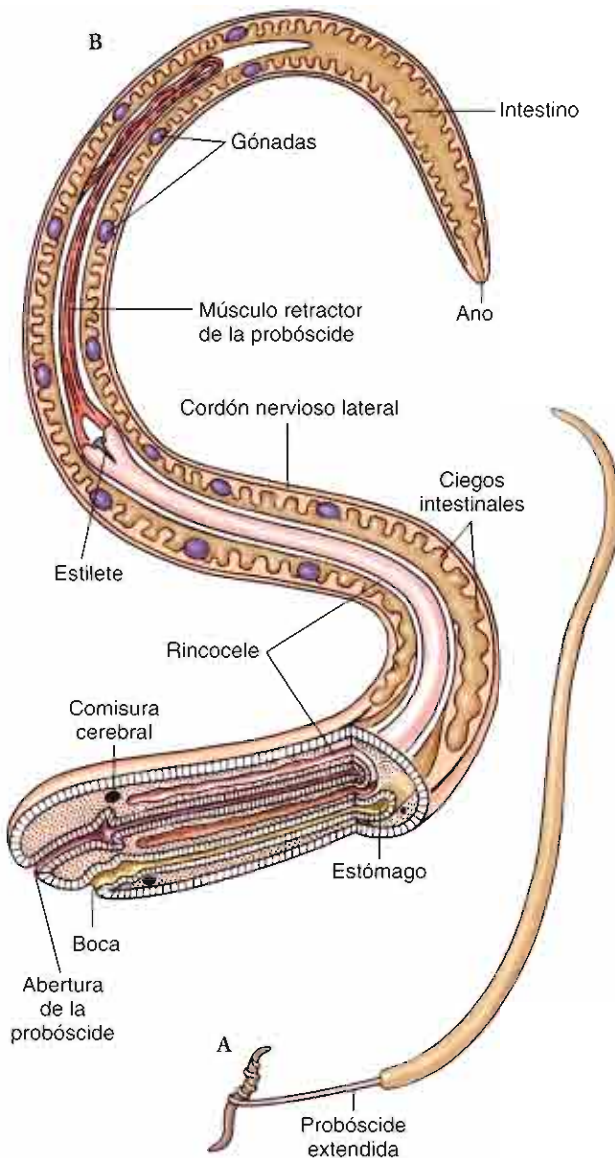


Figura 14-24

A, *Amphiporus*, con la probóscide extendida para capturar la presa. B, Estructura de una hembra del nemertino *Amphiporus* (esquema). Vista dorsal para mostrar la probóscide.

Con pocas excepciones, el modelo general del cuerpo de los nemertinos es similar al de los turbelarios. Como en éstos, la epidermis es ciliada y tiene muchas células glandulares. Otra semejanza reseñable es la presencia de células en llama en el sistema excretor. En muchos nemertinos, incluido *Lineus*, se han encontrado rabditos. No obstante los nemertinos difieren de los platelmintos en la presencia de una probóscide eversible exclusiva y en su sistema reproductor. Son principalmente dioicos. En las formas marinas hay una larva ciliada que tiene cierta semejanza con las larvas trocóforas de anélidos y moluscos. Tienen otras características de los platelmintos como son la presencia de simetría bilateral y de mesodermo sin celoma. Los conocimientos actuales indican que

los nemertinos provienen de una forma ancestral relacionada estrechamente con los platelmintos.

Los nemertinos presentan algunos caracteres derivados que no tienen los platelmintos. El más obvio, es la **probóscide** eversible y su vaina, que no tienen equivalente entre los platelmintos. Otra diferencia es la presencia de **ano** en el adulto, con lo que tienen un **tubo digestivo completo**. Un sistema digestivo con ano es más eficaz, porque no se necesita expulsar los materiales de desecho a través de la boca. Los nemertinos son también los animales más simples con **aparato circulatorio vascular** cerrado.

Unos cuantos nemertinos aparecen en suelos húmedos y en agua dulce, pero, con mucho, la mayor parte de ellos son marinos. En la bajamar se encuentran con frecuencia enrollados bajo piedras. Parece probable que sean activos en la pleamar y permanezcan quietos en la bajamar. Algunos nemertinos como *Cerebratulus* (L. *cerebrum*, cerebro, + *ulus*, sufijo dim.) viven con frecuencia en conchas vacías de moluscos. Las especies pequeñas viven entre algas o pueden encontrarse nadando cerca de la superficie del agua. Los nemertinos se recogen con frecuencia con dragados realizados a profundidades de 5 a 8 m o mayores. Unos pocos son comensales o parásitos, aunque la mayoría son depredadores de invertebrados pequeños. Unas pocas especies se han especializado en comer los huevos (considerados como ectoparásitos) de los cangrejos braquiuros y un gran número pueden consumir todos los embriones de su presa. *Prostoma rubrum* (Gr. *pro*, antes, delante de, + *stoma*, boca), que tiene 20 mm de longitud o menos, es una especie dulciacuícola bien conocida.

Forma y función

Muchos nemertinos son difíciles de estudiar porque son largos y frágiles. *Amphiporus* (Gr. *amphi*, ambos lados de, + *porus*, poro) (Figura 14-24), que se considera aquí co-



Figura 14-25

Baseodiscus es un género de nemertinos que generalmente miden varios metros de longitud. Esta especie, *B. mexicanus*, es de las Islas Galápagos.

Características del filo Nemertinos

1. Simetría bilateral; cuerpo muy contráctil, cilíndrico anteriormente y aplanado posteriormente.
2. Tres capas germinales.
3. Epidermis con cilios y células glandulares; con rabditos en algunos.
4. Cavidades del cuerpo con parénquima, que es en parte gelatinoso.
5. **Probóscide eversible**, alojada en una cavidad (rincocelo) por encima del tubo digestivo, carácter exclusivo de los nemertinos.
6. **Sistema digestivo completo** (boca a ano).
7. Musculatura de la pared del cuerpo con una capa externa circular y otra interna longitudinal, con fibras diagonales entre las dos; a veces con una capa circular adicional por debajo de la capa longitudinal.
8. **Sistema circulatorio con dos o tres vasos longitudinales**.
9. Acelomados, aunque el rincocelo puede considerarse técnicamente como un verdadero celoma.
10. Sistema nervioso en general con un cerebro tetralobulado conectado a cordones nerviosos longitudinales pares o, en algunos, a cordones mediodorsales y medioventrales.
11. Sistema excretor formado por dos canales enrollados, ramificados y con **células flamígeras**.
12. Sexos separados con gónadas simples; reproducción asexual por fragmentación: unos pocos hermafroditas; **larva pilidio** en algunos.
13. Sin sistema respiratorio.
14. Con **fosetas ciliadas** sensoriales o **hendiduras cefálicas** a cada lado de la cabeza, que comunican el exterior con el cerebro; órganos táctiles y ocelos (en algunos).
15. En contraste con los platelmintos, hay pocos nemertinos parásitos.

mo un tipo representativo, es una forma pequeña que mide entre 2 y 10 cm de longitud (Figura 14-24). Su pared del cuerpo comprende una epidermis ciliada y capas de musculatura circular y longitudinal (Figura 14-26). La locomoción se realiza principalmente por deslizamiento sobre una pista mucosa, aunque las especies más grandes se mueven por contracciones musculares. Algunas especies grandes incluso son capaces de nadar con movimientos ondulatorios cuando son amenazadas.

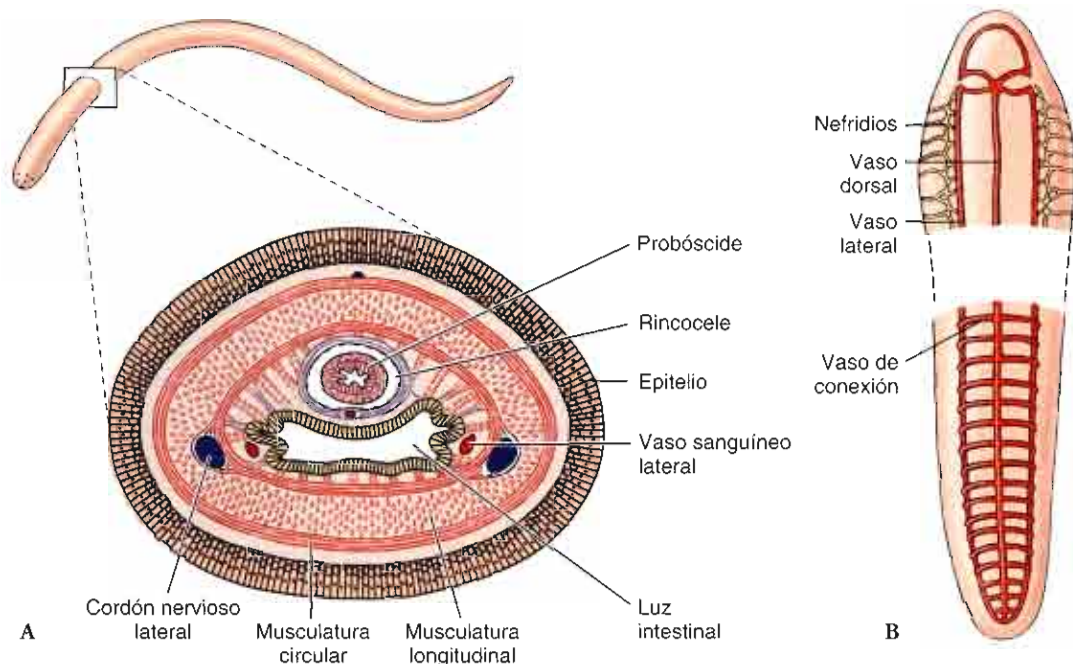
La boca es anterior y ventral y el tubo digestivo completo se extiende a lo largo del cuerpo para terminar en

el ano. El desarrollo de un ano marca un avance significativo con respecto a los sistemas gastrovasculares de platelmintos, ctenóforos y cnidarios. Ahora no es necesaria la regurgitación de los desechos; la ingestión y la defecación pueden suceder simultáneamente. Generalmente no hay músculos intrínsecos en la pared del tubo digestivo, en su lugar los cilios mueven el alimento a través del intestino. La digestión es principalmente extracelular, en la luz digestiva.

Las presas favoritas de la mayoría de los nemertinos son los anélidos y otros invertebrados pequeños. Según

Figura 14-26

A, Esquema de un corte transversal de un nemertino hembra. **B**, Sistema excretor y circulatorio de un nemertino. Los bulbos flamígeros a lo largo de los conductos nefridiales están asociados estrechamente con los vasos sanguíneos laterales.



Clasificación del filo Nemertinos

Clase Enopla (Gr. *enoplos*, armado). Probóscide generalmente armada con estiletes; boca abierta delante del cerebro. Ejemplos: *Amphiporus*, *Prostoma*.

Clase Anopla (Gr. *anoplos*, no armado). La probóscide carece de estiletes; la boca se abre debajo o por detrás del cerebro. Ejemplos: *Cerebratulus*, *Tubulanus*, *Lineus*. Se discute la validez de la clase Anopla porque algunos autores argumentan que es un grupo parafilético.

las especies, las dietas pueden ser muy especializadas o extremadamente variadas. Algunas especies parece que son capaces de detectar a las presas solamente cuando chocan con ellas. Cuando encuentran a la presa, el nemertino la agarra con su trompa, que se encuentra en una cavidad propia, el **rincocelo**, por encima del tracto digestivo (pero no conectada con él). La probóscide es un largo tubo muscular cerrado, que sale por el llamado poro de la probóscide, situada en el extremo anterior por encima de la boca (Figura 14-24). La presión ejercida por los músculos sobre el líquido del rincocelo hace que la larga trompa salga rápidamente a través del poro de la probóscide. La eversión de la probóscide deja expuestas barbas agudas llamadas estiletes (ausentes en algunos nemertinos). La probóscide, cubierta por una mucosidad pegajosa, se enrolla alrededor de la presa y la apunala (a menudo repetidamente) con los estiletes, mientras vierte sobre la presa una secreción tóxica (Figura 14-24). Luego retrae su probóscide, dirige su presa hacia la boca y la traga.

Los nemertinos tienen un verdadero sistema circulatorio, la sangre fluye gracias a la combinación de las paredes contráctiles de los vasos y a los movimientos generales del cuerpo. El resultado es un flujo irregular, y a menudo, de direcciones inversas en los vasos. Existen entre dos y muchos protonefridios con bulbos flamígeros estrechamente asociados con el sistema circulatorio, de manera que su función parece ser auténticamente excretora (para eliminar los desechos metabólicos), en contraste con el papel aparentemente osmorregulador de los Platelminths.

Los nemertinos tienen un par de ganglios nerviosos y uno o más pares de cordones nerviosos longitudinales conectados por nervios transversales.

Algunas especies se reproducen asexualmente por fragmentación y regeneración. A pesar de ser un filo relativamente pequeño, los nemertinos muestran una sorprendente variedad de estrategias reproductivas. La mayoría de las especies son dioicas y la fecundación es frecuentemente externa, aunque se conocen muchas excepciones. Algunas especies son hermafroditas y algunas tienen fecundación interna e incluso algunas tienen desarrollo ovovivíparo.

FILO GNATOSTOMÚLIDOS

La primera especie de gnatostomúlidos (Gr. *gnathos*, mandíbula, + *stoma*, boca, + *L. ulus*, sufijo dim.) se observó en 1928 en el mar Báltico, pero su descripción no se publicó hasta 1956. Desde entonces se han encontrado en muchas partes del mundo, incluyendo la costa atlántica de los Estados Unidos, y se han descrito unas 80 especies de 18 géneros.

Los gnatostomúlidos son animales delicados con aspecto de gusano que miden menos de 2 mm de longitud (Figura 14-27). Viven en los espacios intersticiales de los sedimentos de arena muy fina de la costa y en el cieno desde el nivel intermareal hasta varios cientos de metros de profundidad, pudiendo soportar condiciones de muy bajo contenido en oxígeno. A menudo se encuentran en gran número y con frecuencia asociados con gastrotricos, nematodos, ciliados, tardígrados y otras pequeñas formas. Los gnatostomúlidos pueden deslizarse, nadar en giros y espirales y doblar la cabeza a uno y otro lado. El sistema nervioso está parcialmente descrito y parece estar básicamente asociado con las fosetas ciliadas y cilios sensoriales de la cabeza. Como con el sistema nervioso, la descripción de los sistemas reproductores y el comportamiento de apareamiento de estos gusanos no es completo. Los gnatostomúlidos son fundamentalmente hermafroditas protándricos o simultáneos y parecen tener fecundación cruzada mutua que sucede internamente. Se cree que los animales fecundados producen un único cigoto. Se carece de detalles del desarrollo.

Al carecer de pseudocelo, aparato circulatorio y ano, los gnatostomúlidos probablemente dependan de la difusión para las funciones circulatoria, excretora y el intercambio gaseoso. Respecto a esto, muestran algunas similitudes con los turbelarios, por lo que al principio se incluyeron en este grupo. No obstante, su parénquima está poco desarrollado y su faringe recuerda al mástax de los rotíferos (p. 364). La faringe está armada con un par de mandíbulas laterales que utilizan para raspar hongos y bacterias del sustrato. Y, aunque la epidermis es ciliada,

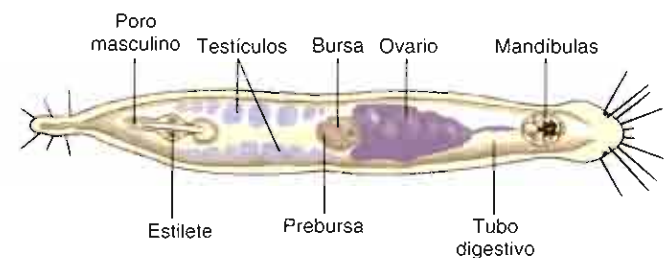


Figura 14-27

Gnathostomula jenneri (filo Gnatostomúlidos) es un pequeño miembro de la fauna intersticial que habita entre los granos de arena o de fango. Las especies en esta familia se encuentran tanto en aguas someras como a varios cientos de metros de profundidad.

cada célula epidérmica tiene un único cilio, una condición que se encuentra rara vez en los animales bilaterales inferiores, excepto en algunos gastrotricos (p. 369).

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

Filogenia

Algunos investigadores creen que un **antecesor planuloide** (quizás uno muy similar a la larva plánula de los cnidarios) puede haber dado origen a una rama de descendientes sésiles o flotadores libres y radiales, que originaron los cnidarios, y a otra rama que adquirió hábitos reptadores y simetría bilateral. La simetría bilateral es una ventaja selectiva para los animales reptantes y nadadores, ya que las estructuras sensoriales se concentran en el extremo anterior (cefalización), que es el primero que encuentra los estímulos ambientales.

En un trabajo reciente^{**} se consideran las secuencias de la subunidad menor 18S del rDNA, los modelos de segmentación de desarrollo embrionario y la estructura del sistema nervioso, como la evidencia de que los aceolos no son, de hecho, miembros del filo Platelminthos. Estos investigadores concluyen que los aceolos son un grupo hermano del resto de los Bilaterales. No obstante, importantes investigaciones históricas y análisis morfológicos actuales contradicen esta afirmación y actualmente no existe un consenso claro para las relaciones de los Aceolos con el resto de los Bilaterales. Si esta interpretación es cierta entonces los platelmintos actualmente constituidos son polifiléticos. Sin embargo, otros científicos que interpretan los datos de las secuencias del DNA de la subunidad ribosómica mayor, concluyen que otro orden de Turbelarios (no los Aceolos) fue la base de los platelmintos^{**}. Ninguno de estos trabajos cuestiona la parafilia de los Turbelarios.

* Ruiz-Trillo, et al. 1999. Science 283:1919-1923.

** Livaitis and Rohde. 1999. Invert Biol. 118:42-56.

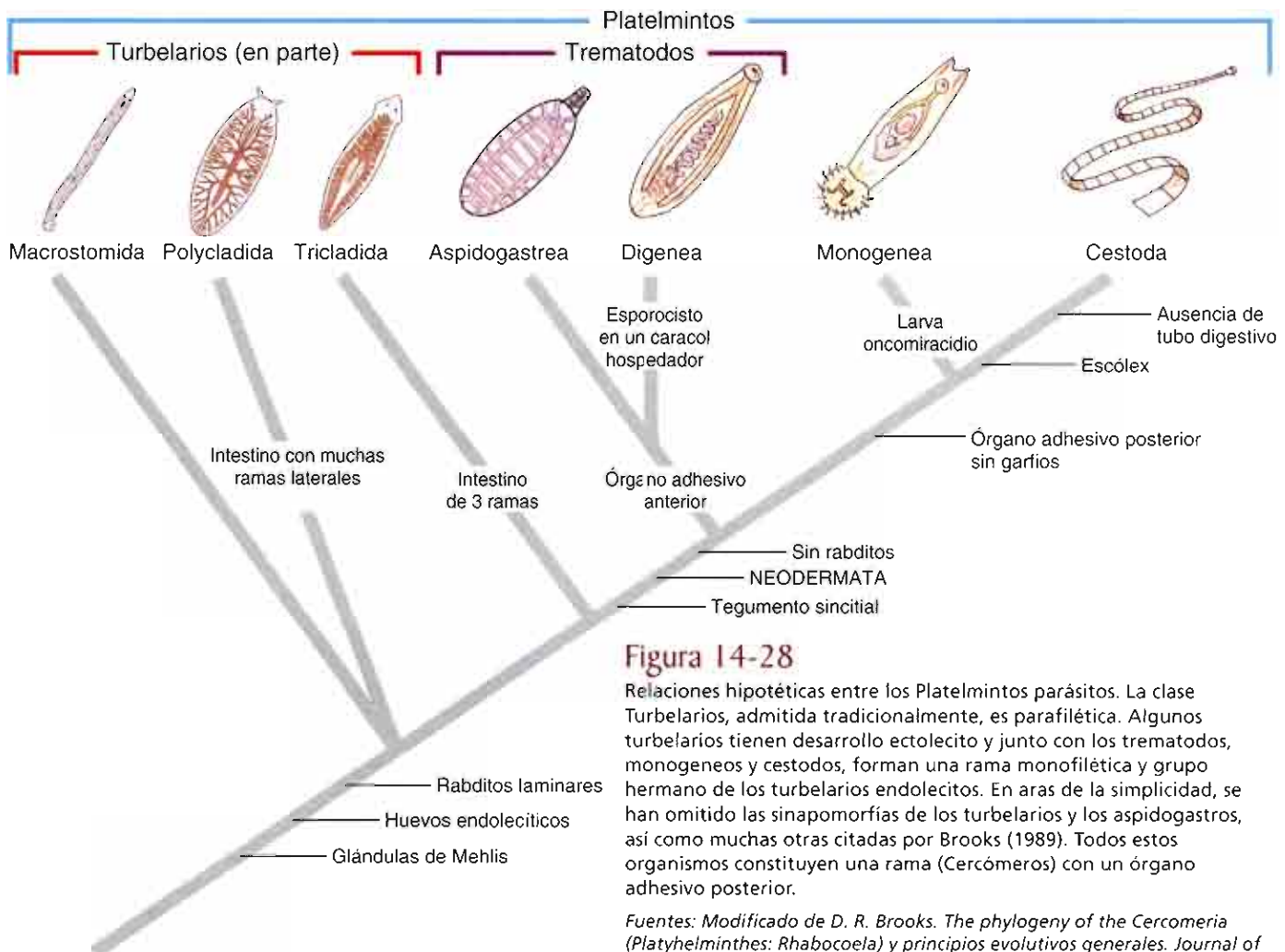


Figura 14-28

Relaciones hipotéticas entre los Platelminthos parásitos. La clase Turbelarios, admitida tradicionalmente, es parafilética. Algunos turbelarios tienen desarrollo ectolecítico y junto con los trematodos, monogeneos y cestodos, forman una rama monofilética y grupo hermano de los turbelarios endolecíticos. En aras de la simplicidad, se han omitido las sinapomorfías de los turbelarios y los aspidogastros, así como muchas otras citadas por Brooks (1989). Todos estos organismos constituyen una rama (Cercómeros) con un órgano adhesivo posterior.

Fuentes: Modificado de D. R. Brooks. *The phylogeny of the Cercaria (Platyhelminthes: Rhabdicoela) y principios evolutivos generales. Journal of Parasitology* 75:606-616, 1989.

Parece claro que los Turbelarios son parafiléticos, pero por el momento mantenemos el grupo porque presentar una clasificación basada en una aplicación estricta del cladismo requeriría introducir taxones y caracteres que quedan fuera del alcance de este libro y todavía no son comunes en la literatura zoológica común. Por ejemplo, los turbelarios ectolecitos deberían estar junto a los trematodos, los monogeneos y los cestodos en un grupo hermano de los turbelarios endolecitos (Figura 14-28). Algunas sinapomorfias, incluida la arquitectura única del tegumento, indican que los neodermados (trematodos, monogeneos y cestodos) forman un grupo monofilético, lo que está confirmado por la secuencia de datos de algunos de los diferentes marcadores moleculares*.

Las relaciones de los Nemertinos y Gnatostomúlidos con el resto de los filos de bilaterales no están claras, aunque aparentemente pertenecen a los Lofotrocozoos (p. 363). Las semejanzas ultraestructurales de las mandíbulas de los gnatostomúlidos y el trophi de los rotíferos (p. 364) sugieren que estos dos grupos pueden ser grupos hermanos.

* Telford, *et al.* 2003. *Proc. R. Soc. London B.* 270:1077-1083

Radiación adaptativa

De todas formas, el que los platelmintos sean un grupo monofilético válido permanece como sujeto de debate, aunque hay pocos argumentos de que los turbelarios son un grupo parafilético en espera de revisión. Hay pocas dudas de que el modelo platelminto ha tenido éxito y que los descendientes de los antiguos gusanos planos han radiado ampliamente. Los descendientes de aquellos platelmintos han tenido particularmente éxito como parásitos y muchos grupos de platelmintos se han especializado grandemente para una existencia parásita.

Los nemertinos han basado su diversidad evolutiva en la proboscide. Aunque los nemertinos han evolucionado más que los platelmintos en lo que se refiere a la complejidad de su organización, como grupo han sido acusadamente menos prósperos y no han sufrido la radiación adaptativa de los platelmintos.

Igualmente, los gnatostomúlidos no han radiado ni han sido tan numerosos o diversos como los platelmintos. No obstante, han explotado el ambiente marino intersticial, particularmente zonas de muy baja concentración de oxígeno.

RESUMEN

Los Platelminetos, los Nemertinos y los Gnatostomúlidos son los filos más simples con simetría bilateral, una condición de valor adaptativo para los animales activos reptantes o nadadores. Carecen de celoma o pseudoceloma (con la posible excepción de los Nemertinos) y, por tanto, son acelomados. Son triblásticos y con un nivel de organización de órganos y sistemas.

La superficie externa de los turbelarios está cubierta por un epitelio celular, ciliado, al menos en parte, que contiene numerosas células mucosas y rabditos en forma de varilla, que actúan juntos en la locomoción. Los miembros de las demás clases de platelmintos presentan un tegumento sincitial no ciliado, con un citoplasma distal vesicular y cuerpos celulares debajo de las capas musculares superficiales. En la mayoría la digestión es extracelular e intracelular; los cestodos deben absorber nutrientes predigeridos a través del tegumento, ya que carecen de tracto digestivo. La osmorregulación se realiza mediante las células flamíferas de los protonefridios, y la expulsión de los desechos metabólicos y la respiración se efectúa por difusión a través de la pared del cuerpo. Excepto los Acelos, los platelmintos tienen un sistema nervioso de tipo escalera, con neuronas motoras, sensoriales y de asociación. La mayor parte de los platelmintos son hermafroditas y muchos también se reproducen asexualmente.

La clase Turbelarios es un grupo parafilético, con miembros en su mayoría carnívoros y de vida libre. Los trematodos digeneos tienen un molusco como hospedador intermediario y casi siempre un vertebrado como hospedador definitivo. La enorme tasa de reproducción asexual que tiene lugar en el hos-

pedador intermediario aumenta la probabilidad de que alguno de los descendientes alcance al hospedador definitivo. Aparte del tegumento, los digeneos comparten muchos rasgos estructurales básicos con los turbelarios. Los digeneos incluyen muchos parásitos importantes del hombre y los animales domésticos. Contrastan con los monogeneos, que son importantes parásitos de peces y tienen un ciclo vital directo (sin hospedador intermediario).

Los cestodos, o tenías, poseen generalmente un escólex en su extremo anterior, seguido de una larga cadena de proglótides cada uno de los cuales tiene un juego completo de órganos reproductores de ambos sexos. Como adultos, viven en el tubo digestivo de vertebrados. La superficie de absorción de su tegumento está aumentada debido a la presencia de microtricos. Las larvas, con cáscara, pasan a las heces, y los juveniles se desarrollan en un hospedador intermediario vertebrado o invertebrado.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con ano y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y capturan sus presas enredándolas con su larga proboscide extensible.

Los Gnatostomúlidos constituyen un curioso filo de pequeños gusanos marinos que viven entre los granos de los sedimentos del fondo. No tienen ano, y comparten ciertas características con una amplia diversidad de grupos como turbelarios, rotíferos, esponjas y cnidarios. El resultado es que sus relaciones con los otros filos permanecen muy inciertas.

Los platelmintos y los cnidarios proceden, probablemente, de un antecesor común (planuloide), algunos de cuyos descendientes se volvieron sésiles o flotadores de vida libre y radiales (cnidarios), y otros reptantes y bilaterales (platelmintos).

El análisis secuencial del rDNA, así como algunos criterios morfológicos y del desarrollo, sugieren que los Acelos, considerados hasta ahora como un orden de los turbelarios, divergieron de un antecesor compartido con otros Bilaterales y constituyen el grupo hermano de todos los otros filos bilaterales.

CUESTIONARIO

- ¿Por qué la simetría bilateral tiene valor adaptativo para los animales activamente móviles?
- Empareje los términos de la columna de la derecha con las clases de la columna izquierda:

— Turbelarios	a. Endoparásito
— Monogeneos	b. Vida libre y comensal
— Trematodos	c. Ectoparásito
— Cestodos	
- Cite algunas características que distinguen a los Platelmintos.
- Diferencie dos mecanismos mediante los cuales los platelmintos proporcionan el vitelo a sus embriones. Evolutivamente, para los platelmintos, ¿cuál es ancestral y cuál derivado?
- Describa brevemente el modelo de organización de los turbelarios.
- ¿Qué comen las planarias (platelmintos triclados) y cómo digieren el alimento?
- Describa brevemente el sistema osmorregulador, el sistema nervioso y los órganos sensoriales de los turbelarios, los trematodos y los cestodos.
- Compare la reproducción asexual de los turbelarios, los trematodos y los cestodos.
- Compare el ciclo de vida típico de los monogeneos con el de un trematodo digeneo.
- Describa y compare el tegumento de la mayoría de los turbelarios y las otras clases de Platelmintos. ¿El tegumento proporciona la prueba de que trematodos, monogeneos y cestodos forman una rama dentro de los Platelmintos? ¿Por qué?
- Responda a las siguientes preguntas respecto a *Clonorchis* y *Schistosoma*: a) ¿Cómo infestan al hombre? b) ¿Cuál es su distribución geográfica general? c) ¿Cuáles son las principales enfermedades que producen?
- ¿Por qué es más peligrosa la infestación de *Taenia solium* que la de *Taenia saginata*?
- Cite dos cestodos que tengan al hombre como hospedador intermediario.
- Defina los términos siguientes: escólex, microtricos, proglótides, estróbilo.
- Señale tres diferencias entre nemertinos y platelmintos.
- ¿Dónde viven los gnatostomúlidos?
- Una prueba reciente sugiere que los acelos no son miembros de los Platelmintos aunque constituyen un grupo hermano de todos los demás Bilaterales. Si es así, ¿qué consecuencia tiene para la integridad filogenética de los Platelmintos el hecho de que los Acelos permanezcan en el filo? ¿Qué prueba indica que la tradicional clase Turbelarios es parafilética?

BIBLIOGRAFÍA

- Brooks, D. R. 1989. The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes, Rhabdocoela) and general evolutionary principles. *J. Parasitol.* **75**:606-616. *Análisis cladista de los platelmintos parásitos.*
- Desowitz, R. S. 1981. New Guinea tapeworms and Jewish grandmothers. New York, W. W. Norton & Co. *Relación de parásitos y enfermedades parasitarias del hombre. Entretenida e instructiva. Recomendada para todos los estudiantes.*
- Ehlers, U. 1985. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. En Conway Morris, S., J. D. George, R. Gibson and H. M. Platt (eds.). The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford, Clarendon Press. *Presenta las relaciones de los grupos generalmente asignados al taxón parafilético Turbelarios.*
- Livaitis, M. K. and K. Rodhe. 1999. A molecular test of platyhelminth phylogeny: inferences from partial 28S rDNA sequences. *Invert. Biol.* **118**:42-56. *Este trabajo no establece una posición basal para los Acelos y presenta pruebas de que los Monogenea son parafiléticos.*
- Rieger, R. M. and S. Tyler. 1995. Sister-group relationship of Gnathostomulida and Rotifera-Acanthocephala. *Inver. Biol.* **114**:186-188. *Evidencias de que los gnatostomúlidos son un grupo hermano de un clado que agrupa a rotíferos y acantocéfalos.*
- Roberts, L. S. and J. Janovy, Jr. 2000. Foundations of parasitology. ed. 6. Dubuque, Iowa, McGraw-Hill Higher Education. *Importante y reciente lectura de platelmintos parásitos.*
- Ruiz-Trillo, J., M. Riutort, D. Timoth, J. Little-Wood, E. A. Hermiou, and Baguña. 1999. Acoel flatworms: earliest Platyhelminthes. *Science* **283**:1919-1923. *Argumentos por los que los Acelos se consideran como un grupo hermano del resto de los Bilaterales.*
- Strickland, G. T. 2000. Hunter's tropical medicine and emerging infectious diseases, ed. 8. Philadelphia, W. B. Saunders Company. *Una fuente de información valiosa sobre parásitos de importancia médica.*
- Telford, M. J., A. E. Lockyear, C. Cartwright-Finch y D. T. Littlewood. 2003. Combined large and small subunit ribosomal RNA phylogenies support a basal portion of the acoelomate flatworms. *Proc. R. Soc. London B* **270**:1077-1083. *Una revisión actual de las pruebas moleculares que apoyan la salida de los Acelos de los Platelmintos.*

ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro en www.mhhe.com/hickmanipz13 donde encontrará los enlaces correspondientes a las siguientes materias:

Phylum Platyhelminthes
Class Turbellaria
Class Trematoda
Class Cestoda
Class Monogenea
Phylum Nemertea
Phylum Gnathostomulida

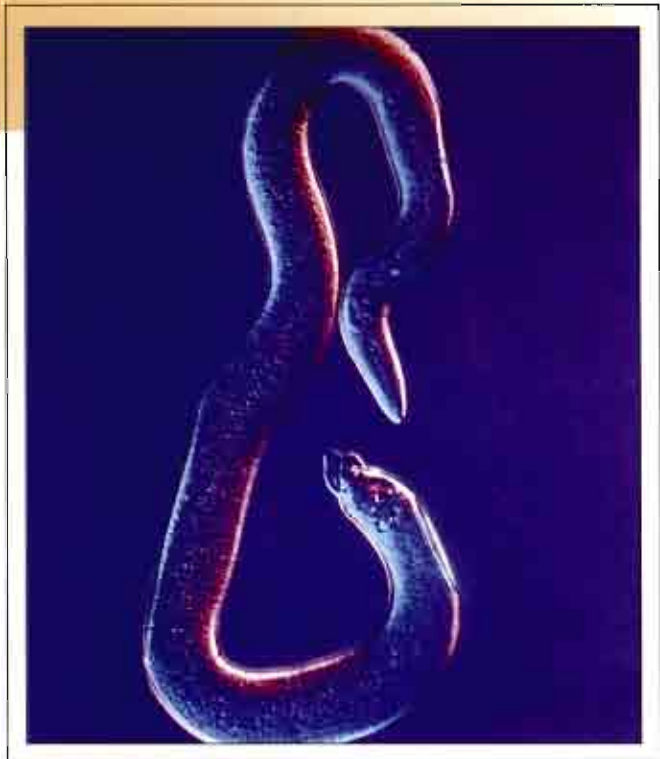
Los animales pseudocelomados

FILOS DE ECDISOZOOS

Nematodos
Nematomorfos
Kinorrrincos
Loricíferos
Priapulidos

FILOS DE LOFOTROCOZOOS

Rotíferos
Acantocéfalos
Gastrotricos
Endoproctos



Macho de *Trichinella spiralis*, un nematodo.

Un mundo de nematodos

Sin la menor duda, los nematodos son los animales pseudocelomados más importantes, tanto por su número como por su impacto sobre el hombre. Los nematodos son abundantes en casi todas partes del mundo, aunque la mayoría de la gente solamente los conoce, y los teme, como posibles parásitos del hombre o de sus mascotas. No nos damos cuenta de los millones de estos organismos que habitan en el suelo, en el océano y en las aguas dulces, en las plantas y en toda clase de animales. Su impresionante abundancia llevó a N. A. Cobb* a escribir en 1914:

«Si toda la materia del universo, excepto los nematodos, desapareciera, todavía podríamos reconocer nuestro mundo, y si, como espíritus sin cuerpo, pudiéramos investigarlo, encontraríamos sus

montañas, colinas, valles, lagos, ríos y océanos representados por una fina capa de nematodos. Los árboles todavía formarían filas fantasmales, representando nuestras calles y avenidas, y todavía podríamos localizar nuestras ciudades y pueblos, porque por cada masa de seres humanos habría una masa correspondiente de ciertos nematodos. La situación de ciertas plantas y animales sería aún descifrable y, con la suficiente información, incluso podríamos determinar sus especies mediante el examen de sus nematodos parásitos característicos.»

* Tomado de N. A. Cobb., 1914. Yearbook of the University of the United States Department of Agriculture, p. 472.